9 1/2 x 6 1/2
9 1/4 x 6
QK1
.F41
1915
107

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. SIEBENTER BAND

(DER GANZEN REIHE 107. BAND)

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 17 TAFELN UND 159 ABBILDUNGEN IM TEXT

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1915

B.S.L.

ALLE RECHTE VORBEHALTEN

Inhaltsverzeichnis.

Seite

D'ANGREMOND, A., Parthenokarpie und Samenbildung bei Bananen. Mit Tafel IV—XI und 14 Abbildungen im Text . . . . . 57—110

BURGEFF, H., Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei Phycomyces nitens Kunze. I. Mit Tafel XVI—XVII und 20 Abbildungen im Text . . . . . 259—316

BUYSMAN, M., Botanischer Garten in Nongko Djadjar bei Lawang (Ost-Java) . . . . . 213—226 und 351—369

ESENBECK, ERNST, Beiträge zur Biologie der Gattungen Potamogeton und Scirpus. Mit 59 Abbildungen im Text . . . . . 151—212

HERRIG, FRIEDR., Beiträge zur Kenntnis der Blattentwicklung einiger phanerogamer Pflanzen. Mit 26 Abbildungen im Text . . . 327—350

HERZOG, TH., Zwei kleistokarpe Moose der bolivianischen Hochcordillere. Mit 5 Abbildungen im Text . . . . . 317—326

LOEW, OSKAR und BOKORNY, THOMAS, Über intravitale Fällungen. Mit 1 Abbildung im Text . . . . . 111—114

LUNDEGÅRDH, HENRIK, Experimentell-morphologische Beobachtungen. Mit 14 Abbildungen im Text . . . . . 433—449

PAULMANN, R., Über die Anatomie des Laubblattes. Mit 5 Abbildungen im Text . . . . . 227—258

RENNER, O., Befruchtung und Embryobildung bei Oenothera Lamarckiana und einigen verwandten Arten. Mit Tafel XII u. XIII und 15 Abbildungen im Text . . . . . 115—150

SCHERRER, ARTHUR, Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei Anthoceros. Mit Tafel I—III . . . . . 1—56

WISSELINGH, C. VAN, Über die Nachweisung und das Vorkommen von Carotinoiden in der Pflanze . . . . . 371—432

Heft I, pag. 1—114 erschien am 9. Mai 1914
„ II, „ 115—226 „ „ 15. Juni 1914
„ III, „ 227—370 „ „ 16. Dezember 1914
„ IV, „ 371—478 „ „ 15. Februar 1915.

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. SIEBENTER BAND

(DER GANZEN REIHE 107. BAND)

ERSTES HEFT

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL

PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 11 TAFELN UND 15 ABBILDUNGEN IM TEXT

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1914

ERSCHIENEN AM 9. MAI 1914

Eb

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
SCHERRER, ARTHUR, Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei Anthoceros. Mit Tafel I—III	1—56
D'ANGREMOND, A., Parthenokarpie und Samenbildung bei Bananen. Mit Tafel IV—XI und 14 Abbildungen im Text	57—110
LOEW, OSKAR und BOKORNY, THOMAS, Über intravitale Fällungen. Mit 1 Abbildung im Text	111—114

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Soeben erschien:

Kißkalt und Hartmann

Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie

Erster Teil:

Bakteriologie

Von

Dr. Karl Kißkalt

o. ö. Professor der Hygiene an der Universität Königsberg

Dritte Auflage

Mit 40 Abbildungen im Text. (VIII, 112 S. gr. 8°.) 1914

Preis: 3 Mark, geb. 4 Mark

Inhalt: I. Hälfte des Kurses. Herstellen der Lösungen. — **Übung 1—18:** Einfachste Methoden zur Erkennung und Isolierung von Bakterien. — Untersuchung eines pathogenen Mikroorganismus. Milzbrand. — Methoden zur Differentialdiagnose zwischen zwei nahe verwandten Bakterienarten: Typhus und Coli. — Untersuchung einiger anderer pathogener Mikroorganismen. Geflügelcholera- und Schweinerotlaufbazillen. — Keime in Luft und Erde. — Nährbödenbereitung. — Tuberkulose. — Staphylokokken und Streptokokken. — Diphtherie. — Choleraähnliche Vibrionen. — Kapselbazillen. — Desinfektion. — Herstellen von Typhusserum. — Wasseruntersuchung. — Pneumokokken. — Schimmel und Hefen. — Bakterien aus der Proteusgruppe. — **II. Hälfte des Kurses. Übung 19—47:** Prodigiosus, Pyocyaneus. — Methoden der Anaërobenzüchtung. — Präzipitine. — Bakteriolyse. — Involutionsformen. — Malignes Ödem. — Geißelfärbung. — Tetanus. — Influenza. — Bac. botulinus. — Anaphylaxie. — Meningokokken. — Gonokokken. — Rotz. — Hämolyse. — Züchten von Typhusbazillen aus Stuhl und Wasser. — Phagocytose. — Aktinomykose. — Dysenterie, Paratyphus. — Bakterizide Wirkung des Blutserums. — Diphtheriegift und -antitoxin. — Untersuchung von Tonsillen, Conjunctiva, Rachen, Harn, Fäzes, Smegma usw. — Züchten von Tuberkelbazillen aus Sputum. — Pathogene Schimmelpilze. — Bestimmung des Colititers. — Leuchtbakterien. — Komplementfixierung, Wassermannsche Reaktion. — Opsonine. — Untersuchung eines unbekannten Mikroorganismus. — Register.

Die vorliegende Neuauflage ist nach Erfahrungen in Kursen und entsprechend den Fortschritten der Wissenschaft einer ziemlich weitgehenden Umarbeitung unterzogen worden; fast keine Seite ist unverändert geblieben. Außerdem sind einige Übungen, speziell auf dem Gebiete der Immunitätslehre, neu hinzugekommen.

Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei Anthoceros.

Von **Arthur Scherrer.**

(Mit Tafel I—III).

Einleitung.

Nachdem Sachs durch seine experimentellen Untersuchungen die Chlorophyllkörner als Assimilationsorgane der Pflanze erkannt hatte, waren es vor allem aus dieser wichtigen Feststellung sich ergebende physiologische Fragen, welche während längerer Zeit das Interesse der Forscher in vermehrtem Maße in Anspruch nahmen. Erst als Schimper (1880) die Stärkebildner, die „Organe der Stärkebildung in den nicht assimilierenden Zellen", auffand, wurde die allgemeine Aufmerksamkeit wieder mehr auf die morphologischen und biologischen Verhältnisse, namentlich auf die Frage nach der Entstehung der Chromatophoren gelenkt. Es entstanden eine Reihe grundlegender Arbeiten, welche eine Umwälzung der damaligen, von Sachs (1862), Pfeffer (1872), Haberlandt (1877) u. a. vertretenen Anschauungen über die Entstehungsgeschichte der Chromatophoren herbeiführten.

Schmitz (1882), Schimper (1883, 1885) und Meyer 1883, I) kamen durch eingehende, zum Teil unabhängig voneinander angestellte Untersuchungen an den verschiedensten pflanzlichen Objekten zu dem Ergebnis, daß die Chromatophoren individualisierte Zellbestandteile darstellen, die sich höchstwahrscheinlich niemals durch Neubildung, sondern ausschließlich durch Teilung vermehren. Diese Lehre von der Individualität der Chromatophoren fand allseitige und nachhaltige Anerkennung. Trotzdem sind die Untersuchungen über die Entstehung der Chromatophoren seither keineswegs zum Abschluß gekommen. Die Kontinuitätslehre war nicht so fest begründet, daß ein anderes Resultat von vornherein als gänzlich ausgeschlossen hätte erscheinen müssen. Schimper selbst sagt doch (1885, pag. 12): „Ja, ich muß gestehen, daß die Beweiskraft meiner mühsam erworbenen Resultate über die Entstehung

der Chromatophoren bei den höheren Pflanzen zum guten Teil auf der vollständigen Analogie, welche sie mit den Algen, wo die Vorgänge leicht zu kontrollieren sind, aufgedeckt haben, beruht."

So halten Mikosch (1886) und Belzung (1887, 1891) an der alten Ansicht fest, wonach die Chlorophyllkörner einem im Zellplasma vor sich gehenden Differenzierungsprozeß ihre Entstehung verdanken. Außerdem können nach Belzung die durch Kristallisation der in der Zelle gelösten „matière amylacée" entstandenen Stärkekörner durch direkte Metamorphose in Chlorophyllkörner („chloroamylites") übergehen. Nicht weniger Bedenken als Belzung, dessen erste Arbeit von Schimper (1887) einer eingehenderen Kritik unterzogen wurde, erregte Eberdt (1891) mit seinen verworrenen Ansichten über die Stärkebildner.

Wertvolle Beiträge für die Schimper-Meyer'schen Ansichten lieferten Bredow (1891), Famintzin (1893) und Miller (1911) durch ihre Untersuchungen der Chromatophoren in reifenden und keimenden Samen.

Auf die Chromatophorenkontinuität gründet Mereschkowsky (1905, 1910) seine Symbiosentheorie; er deutet die Pflanzenzelle als ein symbiontisches Verhältnis einer Tierzelle mit in sie eingedrungenen Cyanophyceen. Ähnliche Ansichten vertritt auch Famintzin (1912, I, II, III), der namentlich die experimentelle Seite des Problems, ob die Zelle nicht einen symbiontischen Komplex darstellen könnte, schon bedeutend gefördert hat.

Im schärfsten Gegensatz zu diesen, eine Kontinuität der Chromatophoren voraussetzenden Theorien, stehen die Angaben einer Entstehung der Chromatophoren aus dem Zellkern. Seit Gris (1857) ist dieser Gedanke nie mehr aufgetaucht, bis vor wenigen Jahren nacheinander zwei Forscher dem Zellkern neuerdings eine Rolle bei der Chromatophorenentstehung übertragen haben. 1909 beschreibt Schiller die bei der Keimung auftretenden Chromatophoren als Abkömmlinge eines oder mehrerer Nukleoli, die aus dem Zellkern „wandern" oder „explosionsartig" aus demselben herausgeschleudert werden, in kleine Körnchen (Chromatophoren) zerfallen, die sich dann in der ganzen Zelle verteilen. Die zweite der erwähnten Arbeiten enthält eine Beobachtung von Stauffacher (1910), der folgenden Entstehungsvorgang der Chromatophoren angibt: Junge Chromatophoren liegen immer in der Kernsubstanz. Das runde Chlorophyllkorn paßt dabei genau in eine entsprechende Einbuchtung des Kerns. „Die Situation ist nur

dadurch zu erklären, daß wir annehmen, die Chlorophyllkörner seien da, wo sie jetzt liegen, entstanden und zwar aus dem Kern.“ Dieser wird dabei in gleichem Maße kleiner, als die entstandenen Chlorophyllkörner an Zahl und Größe zunehmen.

Die sowohl unter sich, als von den Resultaten anderer Autoren außerordentlich stark abweichenden Ergebnisse der Schiller'schen und Stauffacher'schen Arbeiten, gaben Veranlassung zu vorliegenden Untersuchungen.

Meine Untersuchungen über Entstehung und Vermehrung der Chromatophoren in Pflanzenzellen begannen im Dezember 1910 und sollten vergleichend an den verschiedensten Vertretern des Pflanzenreiches ausgeführt werden. Durch Herrn Prof. Dr. A. Ernst beraten, wählte ich folgende Untersuchungsobjekte:

Als Vertreter der Algen: Chara ceratophylla, der Lebermoose: Fegatella conica, der Laubmoose: Funaria hygrometrica und Mnium punctatum, der Pteridophyten: Phyllitis Scolopendrium, Selaginella Martensii, Equisetum arvense und maximum, von Gymnospermen: Larix decidua, Taxus tardiva, Cephalotaxus Fortunei und Tsuga canadensis und endlich als Repräsentanten der Angiospermen: Elodea canadensis, Lilium tigrinum, Amaryllis formosissima, Hippuris vulgaris und Tussilago Farfara.

Als kurz nach Beginn meiner Untersuchungen von Lewitsky (1910) und Pensa (1910) eine Entstehung der Chromatophoren aus Chondriosomen behauptet wurde, mußte ich auch zu dieser Frage Stellung nehmen. Das machte die Anwendung spezieller Fixierungs- und Färbungsmethoden auf die ganze Reihe der nach älteren Angaben präparierten Objekte nötig.

Nach Überwindung der technischen Schwierigkeiten gelang es mir festzustellen, daß in gewissen Pflanzenzellen Strukturen sich differenzieren lassen, die weder als deformierte Chromatophoren, noch sonst als Kunstprodukte angesehen werden dürfen und denen sowohl nach Benda'scher Behandlung, als nach Eisenhämatoxylinfärbung eine vollkommene färberische und morphologische Analogie mit den tierischen Chondriosomen zukommt. Ich werde die erwähnten Plasmaeinschlüsse ebenfalls mit dem Ausdruck Chondriosomen belegen, als Kollektivbegriff für Mitochondrien und Chondriokonten. Es soll später begründet werden, warum diese Bezeichnungen für Gebilde pflanzlicher Zellen beibehalten wurden, trotzdem deren Identität mit den tierischen Chondriosomen — bei der jetzt in der Zoologie herrschenden Auf-

fassung wenigstens — mir nach meinen erhaltenen Resultaten sehr zweifelhaft erscheinen will.

In älteren Zellen höherer Pflanzen sind Chromatophoren und Chondriosomen, trotz gleicher Färbbarkeit, leicht zu unterscheiden. In Meristem- und Eizellen treten aber Körner auf, die nach ihrem tinktoriellen Verhalten, sowie nach Form und Größe ebensogut für Jugendstadien in Entwicklung begriffener Chromatophoren, wie als Mitochondrien oder kleine Chondriokonten angesehen werden können. Die Verhältnisse liegen nicht eindeutig genug, um für oder gegen eine Auffassung, wie sie von Lewitsky und Pensa geäußert wurde, angeführt werden zu dürfen. Ich sah deshalb von einer Fortsetzung der Untersuchungen höherer Pflanzen vorerst ab. Da auch die Ergebnisse bei Chara ceratophylla und den oben aufgeführten Leber- und Laubmoosen nicht völlig befriedigten, galt es, ein Objekt ausfindig zu machen, das bei einfachstem Bau und bestimmter, möglichst kleiner Chromatophorenzahl, den mannigfachen komplizierten, technischen Behandlungen keine zu großen Schwierigkeiten entgegenstellte, wie gerade die Algen, welche die übrigen Wünsche sonst genügend erfüllt hätten. Herr Prof. Dr. A. Ernst empfahl mir Anthoceros. Dieses Lebermoos zeigt neben den bereits erwähnten, noch weitere Verhältnisse, die sich für meine speziellen Untersuchungen als die denkbar günstigsten erwiesen. Der zarte Bau von Thallus und Sporogon ermöglicht ein vollständiges Eindringen der Fixierungsflüssigkeiten in alle Gewebepartien; Zerschneiden oder Injektionen, also Eingriffe, die im allgemeinen für feinere cytologische Untersuchungen nicht zu empfehlen sind, müssen nicht angewendet werden. Die Resistenzfähigkeit des großen, in Einzahl vorkommenden Chromatophors gegenüber Fixierungsmedien gibt nie zu Zweifeln Anlaß, ob man Chondriosomen oder deformierte Chromatophoren vor sich habe. Das Fehlen von Ölkörpern und der fast gänzliche Mangel irgendwelcher Fettsubstanzen im ganzen Entwicklungsgang, sind für die Klarheit der Bilder von großer Bedeutung. Die Organisation des Sporogons ermöglicht es, auf einem oder wenigen Schnitten, das Verhalten der Chromatophoren während der Sporogenese festzustellen. Endlich bildet die Durchsichtigkeit der Sporenmutterzellen bis nach der Tetradenteilung ein nicht zu unterschätzendes Moment für die Lebendbeobachtung.

An Anthoceros sollte nun die Lösung folgender Fragen angestrebt werden: Sind die Chromatophoren individualisierte Zellbestandteile, die sich, entsprechend den Angaben von Schimper (1883, 1885), Meyer (1883, I) u. a., nur durch Teilung vermehren, oder differen-

zieren sich die Chromatophoren aus Chondriosomen, wie neuerdings von Pensa (1910, 1911 und 1912), Lewitsky (1910, 1911, I u. II), Guilliermond 1911, II u. f.), Forenbacher (1911) und Nicolosi-Roncati (1912, II) angegeben worden oder findet sonst in Pflanzenzellen irgendwie eine Chromatophorenneubildung statt?

Die erhaltenen Resultate sind im II. Teil dieser Arbeit niedergelegt, dem sich ein weiterer Hauptabschnitt angliedert, der von obiger Fragestellung unabhängige Beobachtungen enthält.

Die Ansicht von der genetischen Unabhängigkeit der Chromatophoren und Chondriosomen, welche in vorliegender Arbeit bewiesen werden soll, ist in allerletzter Zeit auch von anderen Forschern geäußert, aber nur in einem einzigen Falle mit den nötigen Beweisen belegt worden. So versucht Schmidt (1912, I u. II) in zwei kritischen Referaten auf rein induktivem Wege alle „Zweifel über die Entwicklung der Chromatophoren aus Chromatophoren“ zu zerstreuen und kommt ferner zu dem „genügend empirisch gestützten Schlusse“, daß die pflanzlichen Chondriosomen insgesamt nur „wechselnd gestaltete Chromatophoren in den verschiedensten Stadien ihrer Entwicklung“ sein können. Rudolph (1912) ist bei der Nachuntersuchung der Lewitsky'schen Angaben über die Chondriosomen der Keimlinge und älteren Sprosse von Asparagus officinalis zu einem etwas abweichenden Befunde gelangt. Nach Rudolph dürfen die Chromatophoren weder als Derivate der Chondriosomen, noch die Chondriosomen als Entwicklungsstadien der Plastiden angesehen werden. Gewisse Figuren der Tafel XVIII, namentlich Fig. 5 und 6, sprechen nun allerdings für eine solche Deutung; aber die Frage, ob in den jüngsten Meristemzellen und Eizellen (welche gar nicht in die Untersuchung einbezogen wurden), nicht doch Beziehungen zwischen Chromatophoren und Chondriosomen bestehen, ist von Rudolph keineswegs gelöst worden. Erst Sapěhin hat im Septemberheft der Ber. der Deutsch. botan. Ges. 1913 — zu einer Zeit, wo meine Untersuchungen schon abgeschlossen waren und ich bereits eine vorläufige Mitteilung meiner Ergebnisse vorbereitete — Resultate von Untersuchungen an günstigeren Objekten (Polytrichum, Funaria, Bryum, Mnium) mitgeteilt, welche die Frage einer definitiven Lösung — wenigstens für die Laubmoose — näher gebracht haben. Sapěhin fand „in der Spore, dem Protonema, der Scheitelzelle des jungen und älteren Stengels, während der Ovo- und Spermatogenese, im Embryo und seiner Scheitelzelle, im Archesporium und wieder in der Spore“ stets Chromatophoren vor, die nur durch Teilung aus einander hervorgingen. War so die „Individualität

der Plastide ganz klar demonstriert", so zeigte anderseits das Vorkommen von Chondriosomen in fast allen Zellen des Gameto- und Sporophyten ebenso klar, daß „die Plastiden und die Chondriosomen voneinander ganz unabhängig sind".

Ich bin zu übereinstimmenden, in vielen Punkten aber noch beweiskräftigeren Feststellungen gelangt.

Bevor ich mich aber der Darlegung der eigenen Ergebnisse zuwende, will ich nicht versäumen der Herren dankbar Erwähnung zu tun, die das Zustandekommen meiner Arbeit fördern halfen. In erster Linie drängt es mich, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Ernst, den aufrichtigsten Dank auszusprechen für das rege Interesse und die wertvollen Ratschläge, mit welchen er meine Untersuchungen förderte, für die große Bereitwilligkeit, mit welcher er mir bei der Beschaffung von Material und Literatur zur Seite stand und endlich für die mir gütigst zur Verfügung gestellten, eigenen Bücher und optischen Instrumente. Ferner schulde ich verbindlichsten Dank den Herren Dr. K. Müller, Augustenberg, Baden und Dr. A. Näf in Neapel, die mir durch freundliche Vermittlung von Herrn Prof. Dr. A. Ernst das notwendige Material von Anthoceros verschafften.

I. Material und Methoden der Untersuchung.

Ich untersuchte zwei Arten der Gattung Anthoceros:

Anthoceros Husnoti und A. punctatus.

Anfangs August 1912 übersandte mir Herr Dr. K. Müller, Assistent an der Großherzogl. bad. landwirtsch. Versuchsanstalt in Augustenberg, einer der besten Lebermooskenner Deutschlands, lebendes und nach meinen Angaben fixiertes Material von Anthoceros Husnoti, aus dem nördlichen Schwarzwald (oberhalb Raumünzach, im Murgtale). Die lebenden Pflänzchen, die durch den Transport nicht im geringsten gelitten, wurden bei mäßiger Feuchtigkeit, auf gewöhnlichen Porzellantellern unter Glasglocken im Laboratorium gehalten. Die Kulturen entwickelten sich völlig normal und besser als im Warmhaus. Ein Teil der kultivierten Anthocerospflänzchen wurde nach einigen Tagen von mir fixiert und erwies sich bei späterer Verarbeitung als durchaus gleichwertig den am natürlichen Standort fixierten. Nach dem Verwelken der reifen Sporogone, von denen einige die ungewöhnliche Länge von 8—9 cm erreichten, setzte ein kräftiges Wachstum der Thallome ein. Sie hielten sich den ganzen Winter über und erzeugten reichlich Archegonien und Antheridien, so daß mir sowohl für

Lebenduntersuchung, wie zur Fixierung genügend Material zur Verfügung stand.

Zum Zwecke einiger Ergänzungs- und Kontrolluntersuchungen sammelte mir Herr Dr. A. Näf Ende Februar 1913 Anthocerosmaterial bei Neapel, am Wege von Antigniano nach Camaldoli. Herr Dr. K. Müller bestimmte die Art als Anthoceros punctatus. Unter den zum Teil schon der Reife entgegengehenden Sporogonen befanden sich sehr junge Embryonen, deren Untersuchung die Lücken in meinen Ergebnissen in willkommener Weise auszufüllen gestattete.

Zur Darstellung der Chondriosomen hielt ich mich, von einigen Abänderungen abgesehen, an die ursprüngliche Benda'sche Methodik. Die frischen Objekte kamen zur Fixierung in „Benda'sche Flüssigkeit": 15 Vol. 1 %ige Chromsäure, 4 Vol. 2 %ige Osmiumsäure, 3—5 Tropfen Eisessig. Gegenüber der Originalmischung von Flemming weist die Benda'sche Modifikation einen minimalen Gehalt an Essigsäure auf, da diese bei stärkerer Konzentration auf die Chondriosomen löslich wirken soll. Der Zartheit der Objekte Rechnung tragend, verwandte ich auch $^1/_2$ %ige Chromsäure; die Schrumpfungserscheinungen waren bedeutend geringer. Nach der angegebenen Zeit wurden die Objekte kurz ausgewaschen (1—2 Stunden) und hierauf der Postchromierung unterworfen, und zwar für 24 Stunden in einem Gemisch von Acetum pyrolignosum rectificatum und 1 %iger Chromsäure zu gleichen Teilen und für weitere 24 Stunden in einer 2 %igen Kaliumbichromatlösung. Jetzt erfolgte die gründliche Auswaschung während 24 Stunden in mehrfach erneuertem oder besser noch fließendem Wasser. Der vollständigen Entwässerung schloß ich sofort die Paraffindurchtränkung an, unter Verwendung von Xylol als Überführungsmedium. Die so behandelten Stücke zeigten makroskopisch keine Schwärzung, sondern die für nicht besonders fettreiche Gewebe charakteristische goldbraune Färbung.

Statt auf Deckgläschen klebte ich die Schnitte mit Eiweißglyzerin (Benda mit Wasser) direkt auf die Objektträger. Der Vorteil ist ersichtlich; er läßt sich aber in Fällen, wo große Schnittserien gefärbt werden müssen, nur unter bedeutender Mehrarbeit ausnützen. Die vom Paraffin befreiten 5—10 μ dicken Schnitte wurden in Wasser heruntergeführt, für 24 Stunden in einer 4 %igen Lösung von schwefelsaurem Eisenoxydammonium gebeizt und nach Abspülen in destilliertem Wasser in eine hellgelbe, wässerige Lösung von alizarinsulfosaurem Natrium (Kahlbaum) übertragen: 1 ccm einer gesättigten alkoholischen

(70%) Lösung auf 80—100 ccm destill. Wasser. Benda empfiehlt nun, die Schnitte vor dem Übertragen in das Kristallviolettgemisch, mit Fließpapier abzutrocknen. Diese Prozedur birgt Gefahren in sich und liefert durch die immer zurückbleibenden Papierhärchen unreine Bilder. Ich habe deshalb die Präparate nach der Alizarinfärbung mit destilliertem Wasser abgespült und dann je zwei Objektträger in eine viereckige flache Schale mit dem zur Hälfte mit destilliertem Wasser verdünnten Kristallviolett, Sol. Benda (Grübler), gebracht. Nach dem Erkalten der bis zur Dampfbildung sorgfältig erwärmten Farblösung, wurde der überflüssige Farbstoff mittelst Wasser aus den Schnitten entfernt und diese in 30%iger Essigsäure, bei mikroskopischer Kontrolle, 1—2 Minuten differenziert. Die durch Wasser von Essigsäure vollständig befreiten Schnitte trocknete ich wieder nicht mit Fließpapier, sondern an der Luft; bei aufrechter Stellung der Präparate im Farbkasten sind sie nach wenigen Minuten so weit trocken, daß sie nach kurzem Eintauchen in absoluten Alkohol und Bergamottöl in Xylol übertragen und in säurefreien Canadabalsam eingeschlossen werden können.

Bei einiger Übung erzielt man eine prächtige Kontrastwirkung zwischen den violetten, oft wie Bakterien erscheinenden Chondriosomen, dem rötlichbraunen Cytoplasma und den ebenso gefärbten ruhenden Kernen.

Da die Benda'sche Färbungsmethode sich auch zur Differenzierung der Chromatophoren ebensogut oder noch besser eignet als jede andere Färbung, so kam sie bei meinen Untersuchungen fast ausschließlich zur Anwendung.

Das Benda'sche Verfahren ist umständlich und ich habe deshalb versucht, dasselbe in einigen Punkten zu vereinfachen. Die Färbung, deren Effekt auf der Anwendung „der zwischen Eisenalizarin und basischen Anilinfarben entstehenden Doppellacke" beruht, muß im Prinzip unverändert bleiben; dagegen kann bei der Härtung zarter Objekte, wie Anthoceros, die ganze Prozedur der Postchromierung wegfallen. Für dichtere Gewebe, die dem raschen und tiefen Eindringen der Flemming'schen Lösung größeren Widerstand entgegenstellen, bietet die sekundäre Chromierung, wie meine Erfahrungen bestätigen, den Vorteil, daß „Härtungsergebnisse, die auch ohne Postchromierung gelegentlich gelingen, mit größerer Sicherheit eintreten" (Benda) und daß in tieferen Zellschichten die Darstellung der Chondriosomen noch möglich ist!

Die Gemische von Regaud (80 ccm 3%iges Kaliumbichromat und 20 ccm käufliches Formol) und Lewitsky (85 Tl. 10%iges Formalin,

15 Tl. 1 %ige Chromsäure und nachfolgende Behandlung mit starkem „Flemming") fixieren die Chondriosomen von Anthoceros ebenfalls, liefern aber bei weitem nicht die optisch differenten Bilder wie die Benda'sche Härtung. Zudem erlauben diese Methoden keine Sichtbarmachung der Chondriosomen mit dem Eisenalizarindoppellack; sie beschränkt sich auf eine bloße Eisenhämatoxylinfärbung. Diese Färbung, deren ich mich für die Regaud'sche und Lewitsky'sche Fixierung ausschließlich, für die Benda'sche nur ausnahmsweise bediente, gab bei Befolgung der von Heidenhain (1890) für die Zentralkörperdarstellung gegebenen Originalvorschrift sehr gute Resultate.

Lewitsky (1910) empfiehlt für die Formol-Chromsäurefixierung eine Nachbehandlung mit starkem Flemming'schen Gemisch. Damit will Lewitsky offenbar eine der Postchromierung gleichkommende Wirkung erreichen. Ich habe gefunden, daß diese Nachfixierung zur Darstellung mitochondrialer Strukturen bei Anthoceros nicht nur nicht nötig ist, daß sie aber, und das ganz allgemein, eine starke Schwärzung der Gewebe, auch der fettfreien, hervorruft. Die Schwärzung ist nicht bloß eine äußerliche, makroskopische, sondern sie äußert sich auch in den Schnitten sehr störend.

II. Die Kontinuität der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei Anthoceros.

1. Die Chromatophoren und Chondriosomen in den Zellen und Organen der Geschlechtsgeneration.

Am Außenrande des zarten, blattlosen, halbkreis- bis kreisförmigen, oft auch mehr bandartigen Thallus befinden sich zahlreiche, keilförmige Scheitelzellen. Sie liegen, je nach der Intensität des Wachstums, bald in tieferen, bald in seichteren Einbuchtungen des Thallusrandes, wodurch längere und kürzere, mehr oder weniger gekräuselte Randlappen entstehen. Ich will hier die Frage, ob eine Gruppe gleichwertiger Scheitelzellen, also eine Scheitelkante, einen Vegetationsscheitel bilden, oder ob eine Zelle allein die Segmentbildung veranlaßt, nicht diskutieren. Die letztere Auffassung scheint mir nach meinen Beobachtungen die wahrscheinlichere zu sein und wird auch in den folgenden Ausführungen vertreten werden (vgl. Müller 1906, pag. 2).

Jede Scheitelzelle ist dicht mit Plasma erfüllt und enthält immer einen großen, scheiben- oder linsenförmigen Chromatophor. Die Gestalt ergibt sich leicht aus der Vergleichung der verschiedenen Chromatophorenbilder in Fig. 1. Die Scheitelzelle und die — aus der Lage

der Kerne zu schließen — eben abgetrennte, jüngste Segmentzelle weisen je einen Chromatophor auf, der in Flächenansicht oder im Flächenschnitt sichtbar ist. Die Chromatophoren der beiden Segmenttochterzellen dagegen sind im Schnitt getroffen, der eine als regelmäßige Spindel, der andere als etwas gebogener Strang. Es sei auf diese beiden Querschnittsbilder ganz besonders aufmerksam gemacht; wir werden solchen Formen häufig wieder begegnen. Das Größenverhältnis von Scheitelzelle und Chromatophor ist ebenfalls aus Fig. 1 ersichtlich und stimmt völlig überein mit demjenigen an lebendem Material. Der Teilung des Chromatophors in der Scheitelzelle geht eine ziemlich bedeutende Längsstreckung voraus. Dann erfolgt die Teilung durch einfache Einschnürung, wobei der Kern fast ausnahmslos in der beginnenden Einfurchung Aufstellung nimmt (Fig. 2). Ich werde auf diese auffallende Erscheinung, sowie auf das Problem des aktiven oder passiven Verhaltens des Chromatophors im Teilungsvorgang, später zurückkommen. Die beiden Tochterchromatophoren rücken senkrecht zur Richtung der Teilungsebene auseinander, indem sie zugleich eine Drehung ausführen und ihre Längsachse in die Wachstumsrichtung des Thallus einstellen (Fig. 1 u. 3). Bei beginnender Zellteilung bilden die sich diametral gegenüberstehenden Chromatophoren die Anhaftungsstellen für die Kernteilungspindel (Fig. 3). Chondriosomen kommen in den Scheitelzellen auf keinem Entwicklungsstadium des Thallus vor, wenigstens ist mir in keinem Falle, trotz zahlreicher, spezieller Versuche, ihre Darstellung gelungen. Übrigens würde, da auf jedem Stadium der Thallusentwicklung in den Scheitelzellen große, grüne Chloroplasten vorhanden sind, auch das eventuelle Vorkommen von Chondriosomen an der Tatsache nichts ändern, daß in der Scheitelzelle von Anthoceros weder aus dem Cytoplasma, noch als besondere Differenzierung von Chondriosomen eine Neubildung von Chromatophoren stattfindet. Die Chromatophoren gehen durch Teilung auf die Segment-, von diesen auf die Thalluszellen über. In günstigen Fällen lassen sich in den jüngsten, noch ungeteilten Segmentzellen neben den Chromatophoren die ersten Chondriosomen nachweisen, als äußerst zarte, gestreckte oder gekrümmte Fädchen, untermischt mit feinen Mitochondrien. Bei der Teilung der Segmente in eine Innen- und eine Außenzelle, erhalten beide je einen Chromatophor und natürlicherweise auch diejenigen Chondriosomen, die bei der Cytokinese gerade in jeder der Zellkörperhälften vorhanden waren. Von einer Chondriokinese, d. h. einer bei der Zellteilung auftretenden Lageveränderung der Chondriosomen, zum

Zwecke einer massengleichen Verteilung auf die Tochterzellen, ist keine Spur wahrzunehmen.

Sowohl die Innenzellen, die in ihrer Gesamtheit den mittleren Teil des Thallusgewebes hervorbringen, als auch die Außenzellen, aus denen alle an der Oberfläche gelegenen Organe hervorgehen, enthalten Chromatophoren und Chondriosomen, ohne jeden Übergang der einen Struktur in die andere!

Es bleibt nun die Frage offen, ob dieses übergangslose Nebeneinander von Chromatophoren und Chondriosomen auch für die Derivate der Segmentinnen- und -außenzellen, also für die Thalluszellen und die Zellen der Geschlechtsorgane, bestehen bleibt.

Wir beginnen mit der Entwicklung des Thallus. Seine Differenzierung zeigt sich vorerst in dem Verschwinden der Segmentgrenzen, verursacht durch ein kräftig einsetzendes Wachstum der einzelnen Zellen und deren Chromatophoren. Zwischen den Zellen bilden sich kleine Interzellularräume, die bald beträchtliche Größe annehmen, so daß oft die ganze Breite des Thallus nur aus zwei großen Lufträumen, einer oberen, mittleren und unteren Zellschicht besteht[1]). Auf diesem Stadium der Thallusentwicklung kommen die Chondriosomen in größerer Zahl und durch Substanzzunahme deutlicher sichtbar geworden, als dickere, verschieden geformte Stäbchen im ganzen Cytoplasma zerstreut vor, wieder neben den Chloroplasten, ohne die geringste Beziehung zu denselben. Fig. 4 zeigt eine Zelle, welche diese Verhältnisse klar zur Darstellung bringt. Sie entstammt einem Thallus mit fast reifen Geschlechtsorganen und ist die Grenzzelle dreier Interzellularräume. Gegenüber den jüngeren, ist in dieser Thalluszelle eine deutliche Abnahme der Mitochondrien bemerkbar. Ihre Inhaltsdifferenzierung ist charakteristisch für dasjenige Entwicklungsstadium des Thallus, wo die Entwicklung der Sporogone einsetzt und der Gametophyt deren Ernährung zu übernehmen hat. Jetzt tritt im Thallus ein bis anhin nicht bestandener Unterschied im Chondriosomengehalt der einzelnen Zellen hervor, indem eine Anhäufung von Chondriosomen

---

1) Obschon es nicht im Rahmen meiner Arbeit liegt, auf morphologische Verhältnisse einzugehen, so habe ich doch hie und da kurz solche gestreift, namentlich in Fällen, wo es sich um noch nicht abgeklärte Fragen handelt, oder wenn meine Beobachtungen den Angaben anderer Autoren widersprechen. So stimmt z. B. obige Bemerkung über das Auftreten von Interzellularräumen im Thallus von Anthoceros Husnoti nicht überein mit der Ausführung von Schiffner, der sagt: „Mit Ausnahme der Spaltöffnungen finden sich keine Interzellularräume im Gewebe des Thallus“ (Schiffner, 1909, pag. 136).

in besonders lokalisierten Zellen stattfindet. Diese Erscheinung macht sich besonders geltend in den Zellen, welche direkt an den tief in den Thallus versenkten Sporogonfuß grenzen (Fig. 5 u. 6) oder nur in geringer Entfernung von demselben liegen. Die große Zahl der Chondriosomen ist es aber nicht allein, welche diese Zellen von den weiter vom Fuß entfernten unterscheidet, sondern auch deren Ausbildungsformen. Da ist vor allem festzustellen, daß sie eine außerordentliche Länge erreichen, was besonders bei Betrachtung der Fig. 7 auffallen dürfte, wo die längsten Fäden einiger Thalluszellen zusammengestellt sind. Im ferneren erscheinen die Chondriosomen als massige, breite Fäden, die in ihrem ganzen, oft leicht geschlängelten Verlauf (Fig. 7) gleich dick sind und nur hier und da an den Enden — ein- oder beidseitig — schwache Verdickungen aufweisen (Fig. 5, 6, 7). Eine Zusammensetzung aus Einzelkörnchen, die durch weniger stark färbbare Zwischenglieder zu rosenkranzartigen Gebilden verbunden sind, zeigen die Fäden nicht; sie sind vielmehr in ihrer ganzen Länge homogen und gestatten keinen Schluß auf ihre Genese. Soviel ist aber sicher, daß es sich nicht um in Plasma eingefügte Mitochondrienreihen handelt, also um Chondriomiten (Benda), sondern um Stäbe oder Fäden, die ausschließlich aus Mitochondrialsubstanz bestehen, die also morphologisch zu den Strukturen gerechnet werden müssen, für welche Meves (1907, I) den Ausdruck Chondriokonten (von *κοντός*, lateinisch contus, Stange, Stab) vorgeschlagen hat. In der Verteilung dieser Chondriokonten in den betreffenden Zellen, ist keine Regelmäßigkeit zu erkennen. Sie liegen ohne eine bestimmte Orientierung zu einer der Zellachsen und ohne jegliche morphologische Beziehung weder zum ruhenden (Fig. 5), noch zu dem sich teilenden (Fig. 6) Chromatophor, unregelmäßig durch den ganzen Zelleib verteilt. Diese regellose Lagerung der Chondriokonten wird auch durch die Mitose nicht beeinflußt. Erscheinungen, wie sie in tierischen Zellen (z. B. bei der Spermatogenese von Blaps, Blatta germanica usw., Duesberg 1911) beobachtet worden sind, wo die Chondriokonten im Beginn der Zellteilung parallel um die Spindelachse sich einordnen, die Teilungsfigur mantelförmig umgeben, um dann in ihrer Gesamtheit mit dem Zelleib durchgeschnürt und zu gleichen Teilen auf die Tochterzellen übertragen zu werden, lassen sich hier nicht wahrnehmen, obgleich die leiseste Andeutung einer Sondermitose bei der Größe der Chondriosomen nicht hätte entgehen können. Es findet also weder bei der früher schon erwähnten Teilung der Segmentzellen, noch bei der Teilung der ältesten Chon-

driosomen führenden Thalluszellen eine Chondriokinese statt, in dem Sinne, daß die Mitochondrialsubstanz zu quantitativ gleichen Teilen, ähnlich wie die Masse des Kerns, auf die Tochterzellen übergehen würde. Dagegen überdauern auch bei Anthoceros die Chondriosomen in allen Zellen, sofern sie überhaupt nachgewiesen werden konnten, die Mitose, machen also keine Ausnahme von dem „allgemein verbreiteten Gesetz, que les chondriosomes persistent pendant la mitose“ (Duesberg et Hoven, 1910).

Der Chondriosomenanhäufung in den erwähnten Thalluszellen entspricht eine ebensolche in den Zellen des Sporogonfußes, der interkalaren Meristemschicht und des unteren Teils der Theca. Immer sind aber neben den Chondriosomen auch Chromatophoren vorhanden, die allerdings verschiedene Gestalt aufweisen können. In den Zellen des Sporogonfußes sind sie, wohl infolge Funktionslosigkeit, sehr klein (Fig. 8) und besitzen im Leben eine bräunlichgelbe Färbung. Die Chondriosomen finden sich dagegen in diesen Zellen sehr zahlreich und zeigen auch dieselben Ausbildungsformen (Fig. 8) wie in den benachbarten Thalluszellen (Fig. 5 und 6). Hier wie dort sind die Mitochondrien fast gänzlich verschwunden und die wenigen Körner sind wohl als Querschnitte von Chondriokonten zu deuten. Im oberen Teil des Sporogonfußes, dem unteren Teil der Theca und der dazwischen liegenden Wachstumszone fallen neben den Chondriosomen gleich gefärbte aber anders gestaltete Strukturen auf; sie zeigen Ringform, wie die von Provazek (1903) für Chilomonas paramaecium, oder die Form sehr großer Körner, ähnlich den von Fauré-Fremiet (1906) für Glaucoma piriformis beschriebenen Chondriosomen.

Beziehungen zwischen lokaler Vermehrung oder Abnahme von Chondriosomen zu der Ausbildung der Chromatophoren bestehen nicht. Diese sind in den vom Sporogonfuß entfernten, chondriosomenarmen Thalluszellen in nichts verschieden von denjenigen der durch Chondriosomenreichtum ausgezeichneten Thalluszellen am Sporogonfuß.

Für die Deutung der Chondriosomen von Anthoceros ist von Wichtigkeit, daß die Zellen, welche an die häufig im Thallus vorkommenden Nostoc-Kolonien grenzen, sich ebenfalls durch eine größere Chondriosomenmenge von den übrigen Thalluszellen unterscheiden (Fig. 9, 10 und 11). Während wir aber für die Zellen des Sporogonfußes und die ihn umgebenden Thalluszellen außer der Vermehrung

der Chondriosomen auch eine bestimmte Ausbildung derselben, in Form sehr großer Chondriokonten, als die Regel kennen gelernt haben, lassen sich hier zwei Möglichkeiten beobachten. Die Chondriosomen erfahren entweder bloß eine Anhäufung (Fig. 9) und erinnern in ihrer Gestalt dann an die in jungen Thalluszellen vorkommenden (Fig. 4), oder aber sie sind ebenfalls als dicke, kürzere oder längere Chondriokonten differenziert (Fig. 10 und 11). In beiden Fällen entbehren natürlich die Zellen auch des Chromatophors nicht (Fig. 9 u. 11), der sich hier genau so teilt (Fig. 9), wie in der Scheitelzelle, wo die Chondriosomen fehlen. Bei genügender Differenzierung der Nostoc-Zellen sieht man im rot gefärbten Zentralkörper zahlreiche kleine, violett tingierte Körnchen eingeschlossen (Fig. 10 u. 11). Ich wage nicht, diese Körnchen mit den Mitochondrien in den Anthoceroszellen zu identifizieren, um so weniger als diese in ihrer Organisation doch wesentlich von den Schizophyceenzellen abweichen.

Überblicken wir die bis jetzt aufgeführten Tatsachen so ergibt sich: während der ganzen Entwicklung des Thallus — von der Differenzierung der Geschlechtsorgane vorläufig noch abgesehen — besteht nicht der geringste Anhaltspunkt zu einer Annahme, daß die Chromatophoren durch Neubildung aus Chondriosomen hervorgehen, über deren Herkunft sich die Forscher sehr kontrovers geäußert und sie bald als Differenzierungsprodukt, bald als Elementarbestandteil und endlich sogar als Grundgerüst des Cytoplasmas gedeutet haben. Die Chromatophoren der Thalluszellen lassen sich sämtlich auf denjenigen der Scheitelzelle zurückführen. Dieser Nachweis gelingt bei Anthoceros um so besser, als es in den Scheitelzellen nicht, wie in den Vegetationspunkten der Phanerogamen, zu einer embryonalen Reduktion der Chloroplasten kommt; sie behalten Farbe und Größe unverändert bei. Alle Thalluszellen, mit Ausnahme der Scheitelzelle, enthalten ferner — zeitlich und örtlich mehr oder weniger — Chondriosomen. Das Nebeneinandervorkommen der Chromatophoren und Chondriosomen in den Thalluszellen darf aber nicht als der Ausdruck eines genetischen Zusammenhanges zwischen beiderlei Gebilden betrachtet werden. Das gilt, wie aus der jetzt folgenden Betrachtung der Geschlechtsorgane hervorgehen wird, für die ganze Entwicklung des Gametophyten.

Die Antheridien entstehen endogen aus einer in der Nähe des fortwachsenden Scheitels gelegenen Teilzelle des dorsalen Segments, die anfänglich von einer einschichtigen, später mehrschichtig werdenden Zellage überdeckt ist. Das Antheridiumprimordium ist eine durch

Form und Dichte des Zellinhaltes ausgezeichnete Zelle, die anfänglich allseitig mit dem übrigen Gewebe in Verbindung steht. Durch Abrundung der Antheridiummutterzelle und Wachstum der anliegenden Zellen entsteht ein Hohlraum (Fig. 13). Die Antheridiumanlage wächst nicht direkt aus, sondern teilt sich in mehrere Tochterzellen [1]) (Fig. 12 und 13), welche nun erst zu Antheridien sich entwickeln. Der basale Teil der Antheridiumzelle weist gewöhnlich eine Vakuole auf oder ist plasmaarm, während apikalwärts das Plasma sich anhäuft und Kern, Chromatophor und Chondriosomen enthält (Fig. 12 und 13). Der Chromatophor umgibt gewöhnlich kalottenförmig den Kern und wir erhalten dann im Schnitt Bilder, wie sie in den Fig. 12 (Zelle links) und 13 (Zelle rechts) wiedergegeben sind. Diese Kalottenform des Chromatophors ist ein — wie ich mich durch das Studium des lebenden Materials hinlänglich überzeugen konnte — für gewisse Entwicklungsstadien des Gameto- und Sporophyten so konstantes, charakteristisches Vorkommnis, daß der Chromatophor auch in Fällen, wo er klein und zart ist, auch in fixierten Präparaten unzweideutig von den Chondriosomen unterschieden werden kann.

Dieselben Verhältnisse — Kern, Nebeneinander von Chromatophor und Chondriosomen — treffen wir wieder in den aus dem Stiel älterer Antheridien sekundär durch Sprossung entstandenen Antheridiumzellen (Fig. 14). Da diese aber von Anfang an bedeutend größer sind als die primären Antheridiumzellen, so erreichen auch der um den Kern gekrümmte Chromatophor und die im Plasma verteilten Chondriokonten eine beträchtliche Größe.

Die gestreckte, keulen- oder köpfchenförmige Antheridiumzelle zerfällt durch zwei senkrecht aufeinander stehende Längswände in vier Zylinderquadranten von gleicher Höhe und radialer Tiefe. Eine erste Querwand scheidet hierauf das Primordium in einen fertilen, apikalen und einen sterilen, basalen Teil [2]). Der erstere erfährt bald eine zweite

---

1) Die Maximalzahl der aus einem Antheridiumprimordium entstehenden Antheridiumzellen habe ich nicht festzustellen vermocht. Es kommen aber oft in einem Hohlraum bis acht Antheridien vor, von denen allerdings einige auch sekundär durch Sprossung entstanden sein können.

2) Bis hierher stimmt die Antheridiumentwicklung von Anthoceros Husnoti mit der von Waldner (1877, pag. 89) für Anthoceros laevis und punctatus geschilderten überein. In der Folge weichen aber meine Beobachtungen nicht unwesentlich ab. Bei Anthoceros Husnoti wird nämlich durch die zweite Querwand nicht eine niedere mittlere Querscheibe abgegliedert, sondern die apikale Etage in acht gleich große Zellen geteilt. Ferner beginnt bei Anthoceros Husnoti die Dif-

Querteilung, so daß die apikale Etage jetzt aus acht Zellen besteht. Im basalen Teil entstehen durch mehrere übereinander liegende Querwände die definitiven Stielzellen, von denen je vier ein Stockwerk bilden. Bis zu diesem Stadium der Antheridiumentwicklung, wo der fertile Teil aus acht Zellen besteht (Fig. 36) und die Querteilung der basalen Etage in die Stielzellen beginnt, sind alle Zellen in gleicher Weise im Besitz von Chromatophoren und Chondriosomen. Jetzt erfolgt im Antheridiumkörper die Anlage perikliner Wände, wodurch acht Innen- (spermatogene Zellen) von acht Außenzellen (Wandzellen) getrennt werden (Fig. 37; in dieser Figur ist auch eine folgende Teilung der Wandzellen durch Radialwände schon vollzogen). Auf dem so erreichten und allen folgenden Entwicklungsstadien habe ich niemals mehr in den spermatogenen Zellen Chromatophoren entdecken können, trotzdem im Stadium der Fig. 37 die spermatogenen Zellen noch eine ganz bedeutende Größe besitzen und die Chromatophoren auf lückenlosen Serienschnitten unmöglich der Wahrnehmung entgehen könnten. Ich habe unzählige Antheridien auf diesen Punkt hin untersucht, weil Sapěhin erst neuerdings (1913, I) für Funaria hygrometrica ein Übergehen der Plastiden in die spermatogenen Zellen und die Spermatozoiden beschrieben hat.

Meine Untersuchungen lebenden und fixierten Materials haben mich vollkommen überzeugt von dem Fehlen der Chromatophoren in den spermatogenen Zellen, bei ihrer ersten Anlage bis zur Umwandlung in Spermatozoiden. Es findet also bei Anthoceros Husnoti in den Antheridien eine frühzeitige Ausschaltung der Chromatophoren aus den spermatozoidenliefernden Zellen statt. Diese Erscheinung des Fehlens oder Verschwindens der Chromatophoren in reifen männlichen Geschlechtszellen oder während der Bildung derselben, steht keineswegs vereinzelt da. Schmitz (1882, pag. 122 bis 125) macht uns mit solchen Fällen bei Algen bekannt, bei denen allgemein in den männlichen Sexualzellen ein Schwinden der Chromatophoren Hand in Hand geht mit einer spezifischen Differenzierung der Gestalt. Man kann alle Übergänge finden von Isogameten, welche die Chromatophoren unverändert behalten, bis zu den Spermatien der Florideen, die von ihrer ersten Anlage an chromatophorenfrei sind. Ein weiterer interessanter Fall bildet Spirogyra; hier geht der Chromato-

---

ferenzierung in Innen- und Außenzellen erst nach dem Auftreten der zweiten Querwand, während sie bei den von Waldner beschriebenen Arten schon nach der ersten Querteilung beginnen kann.

phor der männlichen Zelle bei der Kopulation in die Zygote über, degeneriert und verschwindet aber innerhalb derselben (Chmielewsky, 1890, Tröndle, 1907).

Nachdem ich für die spermatogenen Zellen von Anthoceros Husnoti das Fehlen der Chromatophoren festgestellt hatte, suchte ich auch zu ermitteln, auf welchem Stadium der Antheridiumentwicklung die Chromatophoren verschwinden. Es existieren zwei Möglichkeiten. Die Chloroplasten können bei der Bildung der Wandzellen auf diese und auf die ersten spermatogenen Zellen übertragen, in letzteren aber rasch resorbiert werden, bevor noch eine Spermatogonienteilung stattgefunden; oder aber die Chromatophoren teilen sich bei der Wandbildung nicht, sondern bleiben ungeteilt in den Außenzellen (Wandzellen) zurück. In beiden Fällen resultiert ein Bild, wie es Fig. 37 darstellt.

Da ich den Teilungsvorgang in äußere und innere Zellen, welcher allein die Frage sicher hätte entscheiden können, nicht zu beobachten das Glück hatte, so mußte ich nach anderen Anhaltspunkten suchen. Solche sind, abgesehen von der Tatsache, daß sich in den Spermatogonien nie — von der ersten Anlage an bis zur ersten Teilung — Chromatophoren oder deren Degenerationsprodukte nachweisen lassen, vor allem in topographischen Verhältnissen gegeben. Diese sprechen für die zweite Möglichkeit. Auf dem Stadium der Fig. 36 ist nämlich in den Zellen des Antheridiumkörpers ein ganz bestimmtes Lageverhältnis zwischen Chromatophor und Kern auffallend; der erstere liegt ausnahmslos der Außenwand an, der letztere in der dieser gegenüberliegenden Spitze des Oktanten. Da nach allen meinen Beobachtungen, der Kernteilung und Anlage der paratangentialen Wand in jeder der Oktantenzellen, keine Teilung des Chromatophors vorausgeht, so glaube ich in der erwähnten Lagerung ein Mittel zu sehen, den Chromatophor am Übergehen in die Spermatogonien zu hindern. Ihre Nachkommen sind stets ohne Chromatophoren, während in den Wand- (Fig. 17) und Stielzellen (Fig. 18) die Chromatophoren bis zur vollständigen Reife des Antheridiums erhalten bleiben, aber zu den ebenfalls vorkommenden Chondriosomen, die namentlich in den Stielzellen (Fig. 18) bedeutende Dimensionen erreichen können, keinerlei Beziehungen verraten. Die grünen Chromatophoren der Wandzellen werden mit beginnender Reife der Antheridien ziegelrot. Dieser Verfärbung ist jedenfalls keine besondere Bedeutung beizumessen. Einen ähnlichen Farbenumschlag von grün in rot beobachtet man nämlich auch an den Chromatophoren der absterbenden Sporogonwandzellen, nach dem Aufspringen der Theca.

Die Chondriosomen lassen sich im Gegensatz zu den Chromatophoren bei der Spermiogenese während mehreren Teilungen deutlich verfolgen (Fig. 15). In den Spermatiden habe ich sie allerdings nicht mehr mit Sicherheit wahrnehmen können, da das Cytoplasma der äußerst kleinen Zellen gegenüber dem relativ großen Kern nur noch einen sehr beschränkten Raum einnimmt.

Das Archegonium ist bei Anthoceros vom Thallusgewebe nicht individualisiert, sondern bleibt vollständig mit demselben verschmolzen. Die Archegonien, von denen äußerlich keine Spur wahrzunehmen ist, entwickeln sich in der dorsalen Thallusfläche aus der Außenzelle eines in der Nähe des Vegetationspunktes gelegenen Segments. Mein Material enthielt hauptsächlich drei Stadien der Archegonentwicklung: solche mit noch ungeteilter Zentralzelle (Fig. 19), dann fertig differenzierte, mit Bauchkanal- und Eizelle (Fig. 21) und endlich solche im Zustand der Empfängnisreife, mit abgerundeter Eizelle und aufgelösten Bauch- und Halskanalzellen. Ist es mir auch nicht gelungen, die Chromatophoren und Chondriosomen in ihrem gegenseitigen Verhältnis während der ganzen Entwicklung des Archegoniums zu verfolgen, so ist das für den Zweck meiner Untersuchungen vollkommen belanglos. Die drei Endstadien zeigen so unzweideutige Verhältnisse, daß man über deren Deutung nicht einen Augenblick im Zweifel sein kann. Bilder, wie Fig. 19 und 21 werden jedermann zu überzeugen vermögen von der Existenz übergangslos nebeneinander gelagerter Chromatophoren und Chondriosomen in der Zentralzelle (Fig. 19) und deren Derivaten, der Bauchkanal- und Eizelle. In keiner der Archegonzellen kann — nach den charakteristischen Chromatophorenformen, wie wir sie für die vegetativen Zellen kennen gelernt — über die Identität des Chromatophors ein Zweifel herrschen. Andererseits beweist das Vorkommen eines Chromatophors in der Zentralzelle, den Halskanal- und Deckelzellen (Fig. 21), daß alle diese Zellen ihren Chromatophor durch Teilung desjenigen der Archegonmutterzelle, also einer äußeren Segmentzelle, erhalten haben. Es ist ganz ausgeschlossen, anzunehmen, daß der Chromatophor der Archegonmutterzelle bei der Teilung nicht auf die Tochterzellen und die weiteren Nachkommen übergehe, um dafür in der Zentralzelle, den Halskanal- und Deckelzellen — an welch letzteren beiden Orten die Chromatophoren mit den Zellen zu Grunde gehen — durch Neubildung aus den Chondriosomen differenziert zu werden. Muß also mit voller Sicherheit der Chromatophor der Zentralzelle auf denjenigen einer Thalluszelle zurückgeführt werden, so gilt das nicht weniger für den Chromatophor der Bauchkanal- und Eizelle.

Neben den verschieden gestalteten Chondriosomen, den feinen, kürzeren und längeren Stäbchen und Mitochondrien, fallen in der Zentralzelle (Fig. 20), oft auch in der Eizelle, ringförmige oder tröpfchenartige, durch ihre bedeutende Größe von den Mitochondrien unterscheidbare Strukturen auf, die sich tinktoriell wie Chondriosomen verhalten. Mit welchem Recht solche Gebilde mit den Chondriosomen identifiziert werden dürfen und von anderen Forschern, bei anderen Objekten identifiziert worden sind, will ich nicht erörtern.

Bei Anthoceros Husnoti erfährt die Bauchkanalzelle, gleich der Eizelle, eine bedeutende Größenzunahme und Abrundung. Im Zustand der Empfängnisreife des Archegoniums sind Bauchkanal- und Eizelle äußerlich vollkommen gleich und zeichnen sich aus durch den Besitz außerordentlich großer Chondriokonten [1]).

Ich glaube den einwandfreien Nachweis geführt zu haben von dem Vorhandensein eines Chromatophors in der Eizelle, seiner Individualität und genetischen Unabhängigkeit von den Chondriosomen. Die Continuität der Chromatophoren ist also im Archegonium eine vollständige, indem die Eizelle einen von der Archegoniummutterzelle — einer gewöhnlichen Thalluszelle — herstammenden Chromatophor besitzt.

2. Die Chromatophoren und Chondriosomen während der Sporogon-, Sporenmutterzellen- und Sporenentwicklung.

Nachdem die Existenz eines Chromatophors in der Eizelle nachgewiesen worden ist, läßt sich von vornherein erwarten, daß auch die Zellen des Sporophyts schon im jüngsten Embryo Chromatophoren enthalten werden. Diese Vermutung widerspricht allerdings den Ergebnissen von Davis (1899), dem wir die eingehendsten Untersuchungen über das Verhalten der Chromatophoren während der Sporogenese von Anthoceros verdanken. Davis war nicht imstande, in den Archesporzellen auch nur die Spur eines Chloroplasten zu finden. Dagegen bezeichnet er als auffallendste Veränderung in den Sporenmutterzellen „the appearance in fixed material of the chloroplast.“ Immerhin scheint

---

1) Ob die Bauchkanalzelle befruchtungs- und entwicklungsfähig ist, habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können. Bei einem an lebendem Material beobachteten Vorkommnis, wo innerhalb ein und desselben Involucrums zwei Sporogone sich vorfanden, war der einzige Handschnitt nicht genügend zur Entscheidung der Frage, ob die Sporogone aus demselben Archegonium oder aus verschiedenen, in zwei aufeinanderfolgenden Segmenten entwickelten Archegonien abstammten.

auch Davis das gänzliche Fehlen der Chloroplasten in den Zellen des Archespors für wenig wahrscheinlich gehalten zu haben. Er spricht deshalb die Hoffnung aus, über diesen Punkt in einer späteren Arbeit Aufschluß geben zu können. Die Arbeit ist bis heute nicht erschienen und die Beobachtungen, welche Němec (1910, pag. 373) über die Chromatophoren der Archesporschicht von Anthoceros punctatus mitteilte, waren namentlich auf das „Verhalten der Chloroplasten während der Teilung der Kerne und Zellen" gerichtet und haben den strittigen Punkt nicht zur Entscheidung gebracht. Es stand somit die Frage, ob wirklich in den Sporenmutterzellen oder im Archesporium von Anthoceros eine Neubildung der Chromatophoren erfolgt, bis heute noch offen. Meine Untersuchungen an lebendem und fixiertem Material von Anthoceros Husnoti und Anthoceros punctatus dürften auch diese Frage endgültig entscheiden und meine auf diesen Gegenstand bezugnehmenden Zeichnungen (Taf. II, Fig. 23—30) sind wohl geeignet, jeden Zweifel bezüglich der Richtigkeit meiner Angaben zu zerstreuen.

Die jüngsten Embryonen (von Anth. punctatus), die mir zur Verfügung standen, zeigten noch nicht die geringste Differenzierung. Die einzelnen Embryozellen sind fast isodiametrisch, enthalten einen Kern, dichtes oder nur schwach vakuoliges Plasma und in demselbem stets einen großen Chromatophor, der sich gewöhnlich wie eine Kalotte über den Kern stülpt und im Querschnitt dann ein Bild bietet, wie in Fig. 23. Auch die Chondriosomen fehlen nicht; ich habe sie aber in allen Zeichnungen über die Sporogenese (mit Ausnahme der Fig. 22 und der Fig. 33 und 34, wo sie überhaupt nicht mehr vorkommen) absichtlich weggelassen, weil sie gewöhnlich gerade in den Zellen am deutlichsten differenziert waren, in denen die Chromatophoren im Schnitt nicht getroffen oder schlecht gefärbt waren und umgekehrt. Die Chromatophoren bleiben in allen Zellen des Embryo unverändert, bis zu dessen Differenzierung. Dann macht man die Wahrnehmung, daß die Chromatophoren der Columella sich strangförmig ausziehen (Fig. 24), diejenigen des Archespors die charakteristische Krümmung um den Kern beibehalten (Fig. 26, 27 usw.), während endlich die Chromatophoren der Wandzellen sich scheibenförmig, flach ausbreiten. Von der Existenz der Chromatophoren in sämtlichen Archesporzellen kann man sich an jedem guten Längsschnitt durch ein lebendes Sporogon überzeugen; aber auch die Benda'sche Fixierungs- und Färbungstechnik gestattet, die Chromatophoren deutlich sichtbar zu machen. Das geht klar aus den Fig. 25—30 hervor. Es sind Archesporzellen, aus dem gleichen Schnitt, in aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien

bei der interkalaren Wachstumszone beginnend (Fig. 25) bis zur Ursporenmutterzelle (Fig. 30). Die kubischen, nach der Teilung flachprismatischen (Fig. 26) Archesporzellen (Fig. 25—29) sind in ihrer Größe kaum voneinander unterscheidbar; ihr Alter ist nur aus der Entfernung von der Wachstumszone ersichtlich. Die Übertragung des Chromatophors von den jüngsten in die älteren Archesporzellen erfolgt auf dieselbe Weise wie in den Zellen des Gametophyten. Der Chromatophor streckt sich in die Länge und wird dann entweder rasch durchgeschnürt oder aber die beiden Hälften werden ausgezogen und können durch ein schmales Verbindungsstück noch längere Zeit in ungetrenntem Zustand verharren, oft so lange, daß die beiden Tochterchromatophoren ihre zukünftige Lage — an den in der Längsachse des Sporogons liegenden Zellwänden — erreichen können, bevor die Trennung eine vollständige geworden ist (Fig. 28). Nach der Isolierung der diametral sich gegenüberstehenden Tochterchromatophoren tritt die Kern- und Zellteilung ein (Fig. 29). In den Ursporenmutterzellen nehmen die in den übrigen Archesporzellen noch kleinen Vakuolen an Größe zu. Der Chromatophor erfährt die Zweiteilung (Fig. 30). Jeder Tochterchromatophor wird zu dem Chromatophor einer Sporenmutterzelle. Dieser ist also keineswegs — wie Davis angibt — in der Sporenmutterzelle entstanden; er ist vielmehr ein Abkömmling des Chromatophors einer Embryozelle, der in letzter Linie auf den Chromatophor der Eizelle zurückgeführt werden muß.

Die Sporenmutterzellen erfahren ein rapides Wachstum; die Vakuolen vergrößern sich stark (Fig. 22) und fließen oft in einen einheitlichen Saftraum zusammen, Kern und Chromatophor an die Wand drängend (Fig 31). Der Chromatophor verläßt meistens sofort in der Sporenmutterzelle die ihm in den Archesporzellen zukommende Halbmondform; hie und da bleibt sie aber auf dem Monochloroplastenstadium noch eine Zeitlang erhalten (Fig. 22), um erst später der für die Sporenmutterzellen typischen Scheiben- oder Kugelgestalt der Chromatophoren zu weichen. Es ist sehr auffallend, daß in den Sporenmutterzellen, die ein intensives Wachstum auszeichnet (man vgl. den Größenunterschied der Fig. 31 u. 34), die Chondriosomen wieder zahlreich als massige Chondriokonten erscheinen (Fig. 22), während in den Archesporzellen nur spärliche Mitochondrien vorkommen. Nachdem aber die Herkunft des Chromatophors der Sporenmutterzellen deutlich genug gezeigt worden ist, braucht das Haltlose der Annahme einer Chromato-

phorenbildung aus Chondriosomen in diesen Zellen nicht noch besonders hervorgehoben zu werden.

Die Tetradenteilung der Sporenmutterzellen wird eingeleitet durch eine Vierteilung des Chromatophors. Die erste Teilung erfolgt sehr rasch, wenn die Sporenmutterzelle eine gewisse Größe erreicht hat. Teilungsbilder (Fig. 32) sind deshalb äußerst selten. Die Teilung selbst bietet nichts Besonderes, wohl aber die Veränderung der beiden Tochterchromatophoren. Sie liegen jetzt in einer zentralen, mit der Außenwand durch zarte Fäden verbundenen Protoplasmaansammlung und haben, wie die Zelle, bedeutend an Größe zugenommen. Die nun durchwegs kugeligen Chromatophoren bilden fortgesetzt Stärke, die schließlich bei weitem den größten Teil des Stromas ausfüllt. Der Chromatophor erscheint dann bei Anwendung der Benda'schen Färbung, welche die Stärke ungefärbt läßt, als großer, wabig-schaumig strukturierter Körper (Fig. 33). Die feinen, die einzelnen Stärkekörner umschließenden, schwach rot gefärbten Stromafäden enthalten noch die violetten Pyrenoidkörner (Fig. 33), die in allen Chromatophoren, von der Embryozelle (Fig. 23) bis zur Sporenmutterzelle (Fig. 32) sichtbar sind. Nach weiterer, manchmal kaum mehr wesentlicher Größenzunahme der Sporenmutterzellen vollzieht sich die zweite Teilung der Chromatophoren, aber wieder so rasch, daß man Teilungsbilder selten zu Gesicht bekommt. Die Struktur der vier Enkelchoroplasten (Fig. 34) ist nicht verschieden von derjenigen der Tochterchloroplasten (Fig. 33). Die Lagerung kann aber variieren. Bald liegen die vier Chloroplasten in den Ecken eines Tetraëders (Fig. 34), bald in einer Ebene. In Fällen, wo die Chromatophoren zunächst in einer Linie aneinander gereiht sind, findet später eine Umlagerung statt.

Die Sporenmutterzellen weisen im Zwei- und Vierchloroplastenstadium (Fig. 33 u. 34), d. h., wenn sie ihre definitive Größe erreicht haben, keine Chondriosomen mehr auf. Hingegen erscheinen, nachdem der Kern den doppelten Teilungsschritt ausgeführt und die vier Enkelkerne an der Innenseite je eines Chromatophors Aufstellung genommen, in dem Plasma jene bereits erwähnten tröpfchen- und ringförmigen Strukturen wieder, anfänglich schwach, erst in den Sporenzellen deutlich gefärbt. Die Frage, ob diese Gebilde, die sich tinktoriell wie Chondriosomen verhalten, mit diesen identisch, als eine spezielle Ausbildungsform, vielleicht als „sekretbereitende Mitochondrien" (Lewitsky 1913) anzusprechen sind, dürfte bei der in meiner Arbeit in den Vordergrund tretenden Frage nach der Individualität der Chromatophoren, von untergeordneter Bedeutung sein.

Viel wichtiger ist, daß jede junge Spore einen Chromatophor erhält, der, anfänglich mit Stärke prall gefüllt (Fig. 35), noch den gleichen schaumig-netzförmigen Bau zeigt wie in der Sporenmutterzelle. Die an seiner Oberfläche (Fig. 35) gelagerten, violetten Körner und Ringe, die den hellen Hof später verlieren, werden immer größer, bald einen beträchtlichen Teil des Zellumens erfüllend, wodurch die weitere Verfolgung des Chromatophors bis in die reifen Sporen erschwert, wenn auch nicht unmöglich gemacht wird.

Die Chloroplasten verlieren ihren grünen Farbstoff gelegentlich schon im Vierchloroplastenstadium der Sporenmutterzellen, meistens aber erst in den Sporen während der Ausbildung der Exine. Es beruht also offenbar bei Anthoceros das Farbloswerden der Chloroplasten wie bei den Algen „nicht an dem Mangel an Licht, sondern ist bloß eine Folge der Arbeitsteilung". Mit fortschreitender Reife der Sporen verschwindet die Stärke in den Chromatophoren; sie verwandelt sich in Fett, den spezifisch leichteren stickstoffreien Reservestoff. Die Funktion der Stärkebildung kommt nach meinen Beobachtungen den Leukoplasten der Anthoceros-Sporen nicht zu. Die farblosen Chromatophoren der Sporen stellen aber keineswegs etwa einen vorübergehenden Zustand vor der Resorption dar, sondern sie überdauern die Reifungszeit, um bei der Keimung wieder zu ergrünen und zu assimilieren.

Eine Neubildung der Chromatophoren aus Chondriosomen findet nirgends, weder bei der Bildung noch bei der Keimung der Sporen statt. Die Chromatophoren von Anthoceros bleiben während der ganzen Entwicklung des Gameto- und Sporophyten als morphologische Individualitäten erhalten, indem sie immer durch Teilung auseinander hervorgehen.

Sapĕhin's Ergebnisse bei Laubmoosen (Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1913, 7. Heft) und meine gleichzeitig mit diesem Autor an Anthoceros gewonnenen Resultate (Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1913, 8. Heft) haben zum erstenmal die genetische Unabhängigkeit der Chromatophoren von den Chondriosomen bewiesen; sie haben ferner für die untersuchten Bryophyten eine vollständige Kontinuität der Chromatophoren ergeben. Nach diesen Feststellungen bei Moosen und in Berücksichtigung des großen Tatsachenmaterials, das Schimper, Meyer u. a. zum Beweis der Individualität der Plastiden höherer Pflanzen zusammengetragen haben, kann für die letzteren die Annahme einer Entstehung aus Chondriosomen kaum aufrecht erhalten werden. Wir anerkennen zwar den in allen diesbezüg-

lichen Arbeiten enthaltenen, theoretisch interessanten Gedanken von der Einheit in fundamentalen Lebensprozessen, der — um nur einen Autor zu zitieren — in den Worten Lewitsky's zum Ausdruck kommt (1910, pag. 242): „Die soeben beschriebene Entwicklung der Chromatophoren aus den Chondriosomen zeigt, daß im Pflanzenreiche die letzteren als ebensolche Bildungs- oder Differenzierungsorganula, wie im Tierreiche betrachtet werden müssen." Nun ist aber auch für das Tierreich die vor allem von Meves und Duesberg behauptete Bedeutung der Chondriosomen, als die „histologisch-optisch sichtbaren" (Heidenhain) Anlagen oder Organellen sämtlicher spezifischer Differenzierungen der Zellen, noch keineswegs bewiesen. Heidenhain (1911, pag. 1089) betont mit Recht: „Was die weitere Entwicklung der Chondriosomen anlangt, so mag es sein, daß aus ihnen einige Differenzierungen des adulten Körpers hervorgehen. Doch wäre der betreffende Nachweis durch die fortlaufende Seriierung der Strukturbilder zu geben; die Farbenreaktion im allgemeinen halte ich nicht für beweiskräftig. Nach meinem Urteile genügen auch für die Muskelfibrillen die bisherigen Darlegungen von Meves und Duesberg nicht." Das Unbewiesene in der von Meves u. a. angestrebten Ausnützung der tierischen Chondriosomen als Anlagesubstanz, spricht aber entschieden gegen eine Herleitung der Chromatophoren höherer Pflanzen von Chondriosomen, da diese Annahme weniger auf Tatsachen, als vielmehr auf reine Analogie mit dem Tierreich sich gründet, was aus zahlreichen Arbeiten klar hervorgeht. Wollte man aber trotz alledem noch an einer Differenzierung der Chromatophoren aus Chondriosomen festhalten (für die höheren Pflanzen), so wäre man, nachdem Sapĕhin's und meine Befunde die gegenseitige Unabhängigkeit dieser Zellbestandteile außer Zweifel gesetzt, zu folgender Überlegung gezwungen: Bei den Algen findet nie eine Chromatophorenneubildung statt; die Chromatophoren gehen stets nur durch Teilung auseinander hervor (Schmitz 1882). Übereinstimmend ist das Verhalten der Chromatophoren bei Leber- und Laubmoosen (Sapĕhin und Scherrer, 1913); hier lassen sich außerdem von den Chromatophoren unabhängige Chondriosomen nachweisen. Bei den Phanerogamen ist die Kontinuität der Chromatophoren verloren gegangen, dafür sind die Chondriosomen, die ursprünglich bloße Stoffwechselprodukte waren — was wir eben noch erörtern werden — zu formativen Elementen geworden, zur Anlagesubstanz der Chromatophoren (Lewitsky u. a.). — An eine solche phylogenetische Spekulation wird aber im Ernste niemand glauben. Der aus meinen Resultaten an Anthoceros gezogene Schluß, daß auch bei den höheren

Pflanzen den Chondriosomen jedenfalls nicht die Rolle von Chromatophorenbildnern zukommen kann, scheint nach den gegebenen Darlegungen größte Wahrscheinlichkeit zu besitzen.

3. Über die Bedeutung der Chondriosomen von Anthoceros.

Da bei Anthoceros die Chondriosomen weder das der Chromatophorenbildung, noch anderen Differenzierungsprozessen (Anlage von Geweben, Bildung von Fettkörnern usw.) „zugrunde liegende materielle Substrat" darstellen und sich doch konstant in allen Zellen des Gameto- und Sporophyten finden — mit Ausnahme der Scheitelzelle, der ausgewachsenen Sporenmutterzellen und der Sporen — so legt das den Gedanken nahe, daß den Chondriosomen doch irgendeine Bedeutung im Leben der Pflanze zukommen müsse.

Anhaltspunkte für die Annahme einer Funktion liegen z. B. in den bereits betonten, auffallenden Unterschieden des Chondriosomengehaltes und der Chondriosomenausbildung bestimmter Zellen und Gewebe von Anthoceros vor. Wie wir gesehen haben, ist diese Erscheinung besonders ausgeprägt in den Zellen des Sporogonfußes (Fig. 8), den diesen benachbarten (Fig. 5 u. 6) oder in der Umgebung der Nostoc-Kolonien gelegenen Thalluszellen (Fig. 9—11) und in den durch intensives Wachstum ausgezeichneten Sporenmutterzellen (Fig. 22). Durch Chondriosomenreichtum zeichnen sich ferner die Zentralzellen aus (Fig. 19 u. 20), durch besonders große Chondriokonten die befruchtungsfähigen Eizellen. Alle diese Zellen sind charakterisiert durch intensive Stoffwechselvorgänge. Vom Thallus zum Sporogon findet ein reger Stofftransport statt, wahrscheinlich desgleichen von dem Thallus zu den Nostoc-Zellen oder umgekehrt[1]). Die Sporenmutterzellen erfahren eine enorme Größenzunahme; nach Erreichung der definitiven Größe verschwinden die Chondriosomen. Die Zentral-

---

1) Es sei darauf hingewiesen, daß gerade die ersten Beobachtungen über pflanzliche Chondriosomen an lebhaft funktionierenden Zellen gemacht wurden. Meves (1904) fand Chondriosomen in den Tapetenzellen von Nymphaea alba. Ebenfalls als Chondriosomen zu deutende Strukturen beobachteten Beer (1906) in den Tapetenzellen verschiedener Onagraceen, Tischler (1906) in den Tapetenzellen von Ribes intermedium, Schniewind-Thies (1897) in den Septalnektarien einiger Liliaceae. Němec (siehe bei Tischer, 1906, pag. 569) berichtet über „Mitochondrien oder chromidienartige Gebilde" in den Riesenzellen der Gallen.

zelle wächst vor ihrer Teilung, die Eizelle vor der Befruchtung beträchtlich heran. Dieses Zusammenfallen vermehrter Stoffwechseltätigkeit mit der Anhäufung und speziellen Ausbildung der Chondriosomen ist so häufig, daß es nicht zufällig sein kann. Ich stehe deshalb nicht an, diese beiden Erscheinungen in ursächlichen Zusammenhang miteinander zu bringen und den Chondriosomen von Anthoceros eine ernährungsphysiologische Bedeutung zuzumessen.

Ich bin mir wohl bewußt, auf Grund rein topographischer Verhältnisse auf diese Ansicht geführt worden zu sein, und daß mikrochemische und experimentelle Beweise, die zu erbringen den Rahmen der vorliegenden morphologischen Arbeit weit überschritten hätte, noch ausstehen. Aber die fortwährend sich mehrenden Stimmen, welche sowohl die tierischen, als die pflanzlichen Chondriosomen nicht als permanente, aktive, die verschiedensten Zellstrukturen liefernde Zellorgane anerkennen, rechtfertigen durchaus meine Annahme. So macht Löwschin (1913) auf die auffallend weitgehende Analogie zwischen Myelinformen und Chondriosomen aufmerksam und vermutet, daß diese Zellbestandteile identisch sind; diese Vorstellung ist von großer physiologischer Tragweite und bestätigt meine Ansicht von der Bedeutung der Chondriosomen.

Diejenigen Autoren, welche die pflanzlichen Chondriosomen mit den tierischen identifizieren, stützen sich vor allem darauf, daß zur Sichtbarmachung der betreffenden Strukturen im Tier- und Pflanzenreiche dieselben Methoden der Fixierung und Färbung in Anwendung gebracht werden müssen. Die chondriosomenfixierenden Flüssigkeiten zeichnen sich aus durch das Fehlen oder den minimalen Gehalt an Essigsäure. Somit ergibt sich als weitere Charakterisierung der Chondriosomen ihre Löslichkeit in Essigsäure. Benda beobachtete diese Eigenschaft für die Mitochondrien der Hodenzellen und modifizierte danach das Flemming'sche Fixierungsgemisch, indem er den Gehalt an Essigsäure herabsetzte. Nach Lewitsky (1912, I) und Guilliermond (1912, VI) sollen auch die pflanzlichen Chondriosomen in Essigsäure gelöst werden. Lewitsky bezeichnet als „chondriosomenzerstörend" eine Konzentration der Essigsäure von 20%, Guilliermond eine Konzentration, wie sie der Essigsäure in den Fixierungsgemischen von Lenhossek oder Bouin zukommt.

Da die lösende Wirkung der Essigsäure auf die Chondriosomen von Interesse ist, indem sie wenigstens einen Anhaltspunkt für die

Identifizierung der tierischen und pflanzlichen Chondriosomen abgeben kann, so habe ich über diesen Punkt an den Chondriosomen von Anthoceros spezielle Versuche angestellt. Zur Prüfung auf die Löslichkeit dienten mir die großen Chondriokonten des Sporogonfußes und des ihn umgebenden Thallus. Zuerst stellte ich fest, daß fertige Präparate aufgelöst, die Schnitte entfärbt und wieder gefärbt werden können, ohne Beeinträchtigung des bei der ersten Färbung erhaltenen Bildes. Hierauf wurden aus erstmalig gefärbten Schnitten einige Zellen mit möglichst großen Chondriokonten genau gezeichnet, die Präparate aufgelöst, für eine bestimmte Zeit in Essigsäure von verschiedener Konzentration gebracht, während ca. 1 Stunde ausgewaschen und zum zweiten Male gefärbt. An Hand der Zeichnung konnte festgestellt werden, ob eine Lösung der Chondriosomen stattgefunden oder nicht. Die Versuche wurden angestellt mit 5%iger Essigsäure, also dem Konzentrationsgrad, welchen die Säure in der starken Flemming'schen Lösung aufweist, mit 20%iger (Lewitsky), 30%iger, 50%iger und konzentrierter Essigsäure. Die Einwirkungszeit betrug 24—48 Stunden. In allen Fällen gelang es mir, die Chondriosomen noch sichtbar zu machen. Da die Bilder, welche bei Anwendung der verschiedenen Konzentrationsgrade der Essigsäure innerhalb 24 Stunden erhalten wurden, in ihrer Deutlichkeit keine Unterschiede zeigten, so ist es nicht ausgeschlossen, daß die Chondriosomen durch die Essigsäure nicht gelöst werden, wohl aber ihre Eigenschaft der Farbstoffspeicherung fast vollständig verlieren, ähnlich wie z. B. chromierte Stärkekörner. Sollten auch die pflanzlichen Chondriosomen, wie für die tierischen angegeben wird, keine einheitliche chemische Substanz darstellen, so könnte möglicherweise auch nur der Teil in Lösung gegangen sein, der die Färbung hauptsächlich bedingt, also wahrscheinlich die albuminoide oder protoplasmatische Grundlage, während die andere, vielleicht lipoide Substanz, zurückbleibt und sich fast oder gar nicht mehr färben läßt.

Das Verhalten der Chondriosomen von Anthoceros gegenüber Essigsäure möchte ich folgendermaßen formulieren:

Die Essigsäure setzt die Darstellungsmöglichkeit der Chondriosomen herab, wobei aber vorläufig unentschieden bleiben muß, ob eine teilweise Lösung der Chondriosomensubstanz oder bloß eine chemische Veränderung derselben im Sinne einer Sistierung der Tingierbarkeit stattfindet.

Besondere Aufmerksamkeit habe ich im Verlaufe der Untersuchung der Frage der Chondriosomenvermehrung zugewandt.

Wir haben schon auf das Fehlen oder spärliche Vorkommen der Mitochondrien und kleineren Stäbchen in den Zellen hingewiesen, in welchen die großen Chondriokonten sich vorfinden (Fig. 5, 6, 8, 10). Das deutet doch unmittelbar darauf hin, daß die in anderen Thalluszellen (Fig. 4) vorhandenen Mitochondrien und feinen Stäbchen zu den großen Chondriokonten geworden sind. Nach der physiologisch maximalen Beanspruchung aber verschwinden die Chondriokonten vollständig; sie sind in den Stoffwechselprozessen aufgegangen Den schönsten Beweis hierfür haben wir in den Sporenmutterzellen, in denen die Chondriokonten nicht mehr nachweisbar sind, wenn die Zellen ihre definitive Größe erreicht haben.

Aus dem bloßen Vorhandensein von Mitochondrien und Chondriokonten in den gleichen Zellen auf eine Teilung der Chondriosomen zu schließen, wäre nicht weniger willkürlich, als aus der Existenz größerer und kleinerer Stärkekörner einen genetischen Zusammenhang derselben zu konstruieren. Ein längerer Faden kann vielleicht hie und da durch Querbruch in kleinere Stücke zerfallen, ein Vorgang, der aber streng auseinanderzuhalten ist von dem Teilungsvorgang eines individualisierten Gebildes, z. B. eines Chromatophors. Der Satz „omne mitochondrium e mitochondrio“ besitzt für die Chondriosomen von Anthoceros keine Gültigkeit; er setzt einen kontinuierlich existierenden Zellbestandteil voraus, was die Chondriosomen nach dem oben Gesagten nicht sind.

Zum Schlusse dieses Abschnittes möchte ich noch einige Bemerkungen machen über die zur Anwendung gelangte Terminologie der Körner und fadenförmigen Strukturen. Meine Resultate über die Bedeutung der Chondriosomen weichen in so manchen Punkten von denen des Großteils der Forscher ab, welche sich mit diesem Gegenstand beschäftigt haben, daß es gerechtfertigt gewesen wäre, für die von mir beobachteten Strukturen neue Namen einzuführen. Ich habe aus verschiedenen Gründen davon abgesehen. Einmal, weil die gebrauchten Termini keine chemischen, sondern rein morphologische Begriffe darstellen und weil ich, gerade aus diesem Grunde, andererseits nicht einsehe, warum man in einer Disziplin, die noch so jungen Datums ist, wie die pflanzliche Chondriosomenforschung, durch möglichst viele neue Namen Verwirrung anrichten soll.

Ich habe die Ausdrücke in folgendem Sinne gebraucht: Der Name Mitochondrien (Fadenkörner) deutet mir die Eigenschaft derselben an, zu Fäden heranzuwachsen oder sich zu solchen zusammenzulagern. Will man die genetischen Vorgänge völlig außer acht lassen,

so kann der Ausdruck im weitesten Sinne besagen, daß die Mitochondrien substantiell gleich seien den Fäden, den Chondriokonten (Körnerfäden). Damit ist umgekehrt auch ausgedrückt, daß die Chondriokonten aus den Körnern hervorgegangen sind oder doch aus der gleichen Substanz bestehen wie diese. Die substantielle Übereinstimmung der beschriebenen Körner und Fäden trifft zweifellos für Anthoceros zu.

In obigem Sinne gebraucht, sind die Bezeichnungen völlig „neutral“; sie deuten weder auf eine verwandtschaftliche Beziehung der pflanzlichen zu den tierischen Chondriosomen hin, noch schließen sie eine solche aus.

III. Zur Kenntnis von Bau, Lage und Teilungsform der Chromatophoren von Anthoceros.

1. Teilungsvorgang und Lagerung der Chromatophoren.

Die Chromatophoren von Anthoceros stellen in der Regel scheiben- oder linsenförmige Gebilde dar, die von der Fläche betrachtet, mehr oder weniger kreisrund (Fig. 47), breitspindelförmig (Fig. 44) oder unregelmäßig ellipsoidisch (Fig. 43) erscheinen. Für die Anthoceroszellen gilt als allgemein charakteristisch der Besitz eines einzelnen Chromatophors. Dieses Verhalten bildet die Regel, ist aber, wie wir später sehen werden und wie schon Schimper nachwies (1885, pag. 21), nicht ohne Ausnahmen. Die Größe des einzelnen Chromatophors richtet sich nach der Funktionsbeanspruchung. In den kräftig assimilierenden Zellen des Thallus und der Sporogonwand (die Epidermis ausgenommen) bedeckt der Chromatophor den größten Teil der Wand, welcher er anliegt. In den Zellen des Sporogonfußes erreicht der bräunlich grüne Chloroplast kaum mehr die Größe des Kerns, ebenso in den Zellen des Involucrums.

Die Aufeinanderfolge der Teilungsvorgänge von Chromatophor Kern und Zelle ist uns schon bekannt. Sie ist für alle monochloroplastischen Zellen die gleiche.

Die Chromatophoren des Genus Anthoceros sind pyrenoidführend. Bevor ich auf den eigentümlichen Bau der Pyrenoide und ihr Verhalten bei der Chromatophorenteilung eintrete, sei es mir gestattet, vorerst den letzteren Vorgang allein noch etwas genauer zu betrachten. Fig. 44—46 zeigen den Verlauf der Teilung, wie er für beide untersuchten Arten typisch ist. Der Teilung geht ein Wachstum des Chromatophors in einer zur Teilungsebene senkrechten Richtung voraus. Das eigent-

liche Teilungsphänomen ist eine einfache Einschnürung in den mittleren Teilen des gestreckten Chromatophors (Fig. 45), wobei er gleichmäßig grün gefärbt bleibt. Durch Vertiefung der Furche wird, ohne daß die Chloroplasten auseinanderweichen, ihre vollständige Trennung herbeigeführt (Fig. 46). In den Sporogonwandzellen von Anthoceros punctatus, die immer zwei Chloroplasten enthalten, spielt sich die Teilung derselben nach einem etwas abweichenden Modus ab (Fig. 39—41). Hier schreitet die der Streckung folgende Einschnürung nur bis zu einem gewissen Punkte fort und steht dann still. Es bleibt in der Einschnürungszone eine die beiden Tochterchloroplasten verbindende Brücke zurück (Fig. 39). Sie wird durch das Auseinanderweichen der Chromatophoren immer dünner (Fig. 40 u. 41), bis sie schließlich zerreißt, was aber oft erst dann erfolgt, wenn die Zelle sich zur Teilung anschickt. Das Verbindungsstück verliert meistens früher oder später den Chlorophyllfarbstoff. Die Entfärbung kann auf sehr verschiedenen Stadien der Teilung eintreten, zuweilen schon, wenn die Einschnürung noch verhältnismäßig wenig fortgeschritten, häufiger dagegen erst, nachdem der Verbindungsstrang durch Ausziehen dünner geworden ist (Fig. 40 u. 41). Im ersteren Falle entsteht eine eigentliche farblose Teilungszone, wie sie zuerst Mikosch (1877) für die Chloroplasten der Luftwurzeln von Hartwegia comosa beschrieben hat.

An den durch einen schmalen Strang miteinander in Verbindung stehenden Tochterchromatophoren habe ich hie und da pseudopodienartige Fortsätze beobachten können (Fig. 42), die keineswegs etwa einen formbeständigen gelappten Rand bildeten[1]), sondern langsame, aber deutliche Ortsveränderungen zeigten. Die Bewegung der Pseudopodien, sowie die in Fig. 39—41 dargestellten Teilungsvorgänge der Chloroplasten konnten in einer 3 %igen Rohrzuckerlösung mehrere Stunden beobachtet werden. Die Zellen waren nach 9 Stunden noch lebend und bedurften nach diesem Zeitraume einer Behandlung mit 35 %iger Zuckerlösung, um plasmolysiert zu werden. Hinzugefügtes Wasser machte die Plasmolyse, sofern sie nicht zu stark vorgeschritten war, stets rückgängig, ein Zeichen für die Lebensfähigkeit der Zellen. Die amöboiden Formveränderungen der Chromatophoren sind an frischen

---

1) Nach Schimper (1885, pag. 45) stellen die Chloroplasten der Anthoceroten eine große „gelappte Scheibe“ dar. Demgegenüber sei bemerkt, daß die Chromatophoren der beiden von mir untersuchten Arten wohl meistens scheibenförmig, niemals aber gelappt sind. Man muß sich deshalb die in Fig. 42 abgebildeten Chromatophoren als durch amöboide Formveränderung, aus normalerweise anders gestalteten Chromatophoren entstanden denken.

Schnitten ebenso schön wie in Zuckerlösung, in reinem Wasser zu verfolgen, nur weniger lang. Plasmolytika zeigen keinen deutlich wahrnehmbaren Einfluß auf den zeitlichen Verlauf der Bewegungen (vgl. dagegen Küster, 1911, pag. 363). Die Bildung von Pseudopodien, welche durchaus keine Absterbephänome darstellt, beweist den flüssigen Aggregatzustand der Chromatophoren von Anthoceros und führt uns zugleich auf die Frage nach der Mechanik der Formveränderungen, als deren spezieller Fall wir auch die Chromatophorenteilungen auffassen dürfen. Resultiert die Einschnürung der Chromatophoren oder die Bildung und Veränderung von Pseudopodien allein aus der Tätigkeit der eigenen lebendigen Substanz oder aus der Einwirkung des umgebenden Protoplasmas der ganzen Zelle? In den zurzeit vorliegenden Tatsachen dürfte ein zwingender Beweis für die eine oder andere Ansicht kaum enthalten sein und es kann nicht meine Aufgabe sein — so interessant und verlockend sie ist — die verschiedenen Meinungen gegeneinander abzuwägen[1]).

Als auffallende Erscheinung bei der Teilung der Chromatophoren von Anthoceros ist die Lage des Kerns erwähnt worden (Fig. 2, 39, 45 und 46). Man könnte versucht sein, in dieser immer wiederkehrenden, bestimmten Stellung von Kern und Teilungsfigur den Ausdruck einer funktionellen Beziehung zu erblicken. Doch lassen sich hierfür zurzeit wohl kaum genügende Beweise erbringen.

Nicht weniger auffallend ist die auch von Němec (1910, pag. 372) erwähnte Erscheinung, daß der Kern schon dem ruhenden Chromatophor fast immer anliegt. Dasselbe hat Haberlandt (1888) in den, durch den Besitz eines einzigen, muldenförmigen Chlorophyllkörpers ausgezeichneten Assimilationszellen der Laubblätter von Selaginella Martensii und grandis beobachtet. Nachdem Haberlandt bereits früher (1887, pag. 120 ff.) in teilweiser Übereinstimmung mit Klebs und Schimper „diese lokalen Beziehungen mit dem Einfluß des Zellkerns auf die Stärkebildung“ wahrscheinlich zu machen versuchte, hat er auch aus den Beobachtungen an Selaginella den Schluß gezogen, daß die den Chlorophyllkörpern der Trichterzellen von Selaginella Martensii

---

1) Sollte die alte Angabe von Reinke, wonach Chlorophyllkörper auch außerhalb der Mutterzelle „fortvegetieren und sich durch Teilung vermehren“ können (zitiert nach Schmitz, 1882, p. 104), durch die experimentellen Untersuchungen Famintzin's — dem es gelang, isolierte Chlorophyllkörner mehrere Wochen lang am Leben zu erhalten (1912, II, pag. 58) — Bestätigung erfahren, so würde sich die Frage aufs einfachste entscheiden.

anliegenden Zellkerne „mit großer Wahrscheinlichkeit“ einen Einfluß auf die Stärkebildung ausüben. „Der Zellkern erscheint gewissermaßen als das Bildungszentrum eines „Amylumherdes“, gleichwie das Pyrenoid im Chloroplasten von Anthoceros und so vielen Algen.“ Diesem Ausspruch Haberlandt's zufolge beeinflussen Zellkern und Pyrenoid die Stärkebildung und Klebs vermutet, daß die Pyrenoide den Einfluß der Kerne ersetzen können. Zugunsten dieser Ansicht würde sprechen, sagt Haberlandt (1888, pag. 306), wenn „bei Anthoceros die Zellkerne den Chlorplasten, deren jeder mit einem Pyrenoid versehen ist, nicht anliegen.“ Meine Untersuchungen ergaben das gerade Gegenteil. Es gehört zu den Seltenheiten, wenn der Zellkern den pyrenoidführenden Chloroplasten von Anthoceros Husnoti und punctatus nicht anliegt. Dabei habe ich aber niemals einen Anhaltspunkt gefunden, der die Annahme einer Beeinflussung der Stärkebildung durch den Zellkern gerechtfertigt hätte. Die Fälle, wo in der Nähe des Kerns Stärkekörner allein oder vermehrt auftreten, sind so verschwindend klein, daß sie als bloße Zufälligkeiten gedeutet werden müssen.

2. Die Pyrenoide der Anthoceroschromatophoren.

Als wichtigste Eigentümlickeit des inneren Baues der Chromatophoren von Anthoceros ist der Besitz eines Pyrenoids zu erwähnen. Trotzdem die Pyrenoide von Anthoceros wegen ihres isolierten Vorkommens innerhalb der Archegoniaten besonderes Interesse beanspruchen, sind sie nie Gegenstand spezieller Untersuchungen geworden und dürften meine Beobachtungen über die Morphologie dieser Gebilde eine Lücke ausfüllen.

Die Pyrenoide sind bei beiden untersuchten Anthoceros-Arten in der lebenden Zelle schwer nachzuweisen. Die Sichtbarmachung des feineren Baues benötigt die Anwendung geeigneter Fixierungs- und Tinktionsmittel. Die Pyrenoide zeigen sich gegenüber Benda'schem Kristallviolett sehr stark färbbar. Ich konnte also in den gleichen Präparaten neben den Chondriosomen und Chromatophoren auch die Pyrenoide studieren. Es wurden aber noch einige, speziell zum Zweck der Pyrenoidendarstellung empfohlene Methoden verwendet, vor allem die von Zimmermann (1892, pag. 202) angegebene Säurefuchsinfärbung, die Meyer'sche Safraninfärbung (1907, pag. 23) und eine Färbung mit stark verdünnter, wässeriger Eosinlösung. Die besten Resultate ergab eine Tinktion mit Biondi-Ehrlich-Heidenhain's

Dreifarblösung (Grübler). Es war von vornherein wahrscheinlich, daß für die Färbung der Pyrenoide der sauere Komponent der Lösung, das Säurefuchsin, in Betracht fallen würde; andererseits aber hätte das Methylgrün die Gegenwart von Chromatin (Basichromatin) erkennen lassen müssen. Diesem Punkte habe ich deswegen einige Aufmerksamkeit geschenkt, weil bekanntlich schon mehrmals der Gedanke von der Kernnatur der Pyrenoide ausgesprochen worden ist.

Bereits Schmitz betont das analoge Verhalten der Pyrenoide und Chromatinkörner gegenüber organischen Farbstoffen. Auf eine Angabe von Zacharias (1881, pag. 175) sich stützend — wonach die tingierbare Kernsubstanz (Chromatin) mit dem Nuklein identisch ist — glaubt Schmitz, es werde „sich voraussichtlich auch die Substanz der Pyrenoide der Hauptmasse nach aus einem nukleinartigen Körper gebildet erweisen, da dieselben in so zahlreichen Punkten mit den Chromatinkörpern der Zellkerne übereinstimmen". Gegen diese Ansicht nimmt Schimper Stellung; er sagt: „Aus dem Verhalten der Pyrenoide und Chromatinkörper (inkl. Nukleolen) gegen Tinktionsmittel läßt sich also nur schließen, daß dieselben substantiell weder übereinstimmen, noch sogar nahe verwandt sind. Zu dem gleichen Resultat führt auch das Verhalten gegen andere Reagentien" (1885, pag. 83). Trotz dieser Angaben Schimpers will v. Derschau (1909) bei Chlorophyceen „direkte amöboide Kernfortsätze" gesehen haben, welche mit dem aus Kernsubstanz bestehenden Pyrenoid in Verbindung treten sollen. Mereschkowsky spricht die Pyrenoide als „umgewandelte, primitive Kerne" an (1905, pag. 600).

Die Pyrenoide von Anthoceros sind von den Zellkernen substantiell verschieden. Abgesehen, daß lokale Beziehungen, die sich in der Lagerung oder durch verbindende Fortsätze äußern könnten, durchaus fehlen, ergeben sich keine übereinstimmenden Färbungen und Reaktionen. Die Pyrenoide sind typische Proteinstoffe: Salpetersäure zeigt durch die Gelbfärbung die Bildung der Xanthoproteinsäure an. Gelbes Blutlaugensalz und Eisenchlorid (Zacharias) geben eine intensive Blaufärbung. Millon'sches Reagens färbt schwach rot. Die Biuretreaktion, mit Kupfersulfat und Kalilauge hat häufig versagt, ist aber vereinzelt eingetreten. Kochsalz- und Natriumkarbonatlösung, in welchen nach Zacharias die Nukleine löslich sind, zeigen diese Wirkung auf die Pyrenoide nicht. Das Ehrlich-Biondi'sche Farbstoffgemisch tingiert die Pyrenoide rot, die Kerne grün. Diese Farbreaktion dürfte, wenn auch ihre mikrochemische Zuverlässigkeit noch umstritten

ist, neben den angeführten Reaktionen ein gewichtiges Wort sprechen gegen die Kernnatur und den Chromatingehalt der Pyrenoide.

Die ruhenden Pyrenoide von Anthoceros Husnoti und punctatus, die sich nur durch ihre Größe unterscheiden (vgl. Fig. 44 und 47), zeigen je nach der Dicke des Chromatophors eine kugelige, sphäroidisch mehr oder weniger abgeplattete oder scheibenförmige Gestalt. Das Pyrenoid besteht — im Gegensatz zu allen bis jetzt beschriebenen Pyrenoiden — nicht aus einer einheitlichen, homogenen Masse, sondern aus einer großen Zahl dicht zusammenschließender Körner (Fig. 44 und 47). Diese repräsentieren nicht etwa jedes für sich, wohl aber in ihrer Gesamtheit ein Pyrenoid und seien deshalb mit dem Ausdruck Pyrenoidkörner belegt. Eine Neubildung der Pyrenoide habe ich nie feststellen können. Die Vermehrung vollzieht sich ausschließlich durch Teilung und steht in engster Beziehung zu der Vergrößerung und Vermehrung der Chromatophoren. Die Teilung von Chromatophor und Pyrenoid kann gleichzeitig (Fig. 45 und 46) geschehen oder die letztere geht der ersteren voraus (Fig. 48 und 49). Der Teilungsvorgang für das Pyrenoid von Anthoceros Husnoti verläuft wie folgt:

Mit der Streckung des Chromatophors erfährt das ruhende Pyrenoid eine Veränderung im gleichen Sinne, erscheint dabei aber noch als kompaktes Gebilde. Bei beginnender Einschnürung des Chromatophors werden die Pyrenoidkörner aus dem Verbande gelöst. Sie weichen senkrecht zur Richtung der Teilungsebene auseinander, bald größere oder kleinere Abstände zwischen sich lassend, immer aber so, daß sie in ungefähr gleicher Zahl den Tochterchromatophoren zukommen (Fig. 45). Nach vollendeter Durchschnürung des Chromatophors sind die Pyrenoidkörner der Teilungszone genähert, exzentrisch gelagert, etwas zusammengedrängt (Fig. 46). Dann wandern die Chromatophoren auseinander; die Pyrenoidkörner nehmen zentrale Lage ein und schließen, wie es für das Ruhestadium charakteristisch ist, wieder eng zusammen [Fig. 43[1]) unten].

Für dieses eigentümliche Verhalten der Pyrenoide von Anthoceros Husnoti, ihre Zusammensetzung aus Körnern und die Art der Ver-

---

1) Fig. 38 und 43 geben uns Aufschluß über die Chromosomenzahl des Gameto- und Sporophyten von Anthoceros Husnoti; die Zahl stimmt überein mit der von Davis (l. c. pag. 90) für Anthoceros laevis gefundenen und beträgt für den Gametophyten vier (Fig. 38; vier ungespaltene Mutterchromosomen in Pol- und Äquatorialansicht), für den Sporophyten acht (Fig. 43; 16 Tochterchromosomen).

teilung derselben auf die Tochterchromatophoren, wollte sich anfangs keine befriedigende Erklärung finden lassen. Da nach der vorhandenen Literatur solche Verhältnisse bei anderen pyrenoidführenden Chromatophoren noch nicht beobachtet worden sind, glaubte ich mich schon mit der bloßen Tatsache abfinden zu müssen, ohne für dieselbe eine Erklärung geben zu können. Das Studium von Anthoceros punctatus zeigte mir in unerwarteter Weise den Weg, auf dem eine Deutung möglich war. Die Pyrenoide von Anthoceros punctatus zeigen nämlich Verhältnisse, die einerseits direkt zu den Pyrenoiden der Algen, anderseits zu denen von Anthoceros Husnoti hinüberleiten.

Betrachten wir zuerst, soweit es für unsere Zwecke nötig ist, die Pyrenoide der Algen, speziell die von Zygnema. Es lag mir vor allem daran, festzustellen, ob hier, ähnlich wie bei Anthoceros, die Substanz des Pyrenoids durch einen Teilungsvorgang auf die Tochterchromatophoren übertragen wird oder ob in denselben die Pyrenoide neu entstehen. Ich kam somit auf eine alte Streitfrage zurück, auf die Frage nach der Pyrenoidenvermehrung. Schmitz stellte fest, daß die Vermehrung der Pyrenoide durch Teilung gegenüber derjenigen durch Neubildung weit überwiegt (1883, pag. 81). Eine total abweichende Ansicht vertrat Meyer (1883, II), indem er auf Grund des eckigen Umrisses, der Doppelbrechung (die übrigens nach Schimper nicht existiert, 1885, pag. 76) und übereinstimmender Reaktionen mit den Proteinkristallen von Canna und Phajus, die Pyrenoide von Spirogyra als Proteinkristalle auffaßte (vgl. auch Meyer, 1907, pag. 22). Schimper (l. c. pag. 77) ließ sich durch Untersuchungen an frischen Pflanzen von Bryopsis ebenfalls davon überzeugen, daß „in der Tat bei denselben die Pyrenoide höchst wahrscheinlich Kristalle seien, die nicht durch Teilung, sondern nur durch Neubildung entstehen". Diese Auffassung ist heute noch allgemein anerkannt, trotzdem nach den Arbeiten von Schimper und Meyer in der Literatur noch oft Angaben über Pyrenoidenteilungen auftauchten.

Meine Untersuchungen, die sich auf Vertreter dreier Algengattungen erstreckten (Zygnema, Spirogyra und Oedogonium), haben ergeben, daß die Pyrenoide keine Kristalle sein können, da sie sich zu teilen vermögen, in gleicher Weise wie die Chromatophoren. Der Teilungsvorgang sei für Zygnema kurz beschrieben, wobei wir das Verhalten der Stärkehülle außer acht lassen können. Die Teilung wird eingeleitet durch eine Streckung des kugeligen oder eckigen (Fig. 50) Pyrenoids. Dann beginnt sich das Pyrenoid

gewöhnlich ziemlich in der Mitte einzuschnüren (Fig. 51). Die Einschnürung wird enger (Fig. 52) und führt schließlich zu einer vollständigen Trennung in zwei Pyrenoide, die anfänglich in ihrer Form deutlich die Entstehung verraten (Fig. 53) und sich erst beim Auseinanderrücken abrunden. Die Teilung liefert meist zwei Amylumherde von ungefähr gleicher Größe. Nun beobachtet man in den Chromatophoren von Zygnema oft außerordentlich kleine Pyrenoiden, für welche Schmitz (1882, pag. 74) eine Neubildung annahm, da es ihm nie möglich war, eine Ungleichteilung der größeren Amylumherde aufzufinden. Ich hatte nun das Glück, in meinen Präparaten Stadien anzutreffen, die klar beweisen, daß auch diese kleinsten Pyrenoide nicht durch Neubildung, sondern durch extrem inäquale Zweiteilung entstehen (Fig. 54 u. 55).

Für Spirogyra kann ich die schon von Schmitz gemachte Angabe über eine Vermehrung der Pyrenoide durch Teilung nur bestätigen (Fig. 56—58). Die ruhenden Pyrenoide (Fig. 56) sind meist eckig, seltener rundlich, wie auch Meyer sagt.

Die Teilung der Pyrenoide von Oedogonium verläuft in der für Zygnema beschriebenen Weise (Fig. 59).

Vergleichen wir das Verhalten der Pyrenoide von Anthoceros Husnoti und der angeführten Algen, so sehen wir die Kluft, die in morphologischen Verhältnissen besteht, schon in einem Punkte überbrückt: An beiden Orten wird die Pyrenoidsubstanz auf die Tochterchromatophoren übertragen. Es bleibt also noch der Unterschied im abweichenden Bau des Pyrenoids zu erklären und das dadurch bedingte eigentümliche Verhalten bei der Teilung. Die Pyrenoide von Anthoceros punctatus vermögen uns Aufschluß zu geben. Sie bestehen ebenfalls aus einer großen Zahl von Körnern, die aber so eng aneinandergeschmiegt sind, daß nur ganz scharfe Färbungen mich von der gehegten Meinung, ein einheitliches Pyrenoid vor mir zu haben, befreien konnten. Der enge Verband der Pyrenoidkörner kommt auch während der Teilung zum Ausdruck. Die Teilung spielt sich genau so ab wie bei einem typischen Algenpyrenoid; man vergleiche nur die Teilungsbilder der Fig. 48 u. 52, ferner der Fig. 49 u. 53.

Nach obigen Ausführungen scheint mir folgende Auffassung der Pyrenoide von Anthoceros Husnoti und punctatus die natürlichste zu sein:

Die pyrenoidhaltigen Chloroplasten der beiden Anthoceros-Arten sind intermediäre Formen; sie leiten über

zu den pyrenoidfreien Chromatophoren, die innerhalb der Anthocerotaceae bei den Vertretern der von Campbell aufgestellten Gattung Megacerbs (1907) vorkommen, wo zugleich zahlreiche Chromatophoren in den Thalluszellen beobachtet worden sind (vgl. Campbell, 1907, Taf. XLIV, Fig. 11). Im Gegensatz zu den Pyrenoiden der Algen und wohl auch der primitiveren Anthocerosarten [1]) sind diejenigen von Anthoceros Hunoti und punctatus nicht mehr einheitlich, sondern im Zerfall begriffen. Sie vermögen sich aber bei Anthoceros punctatus noch unabhängig vom Chromatophor zu teilen (Fig. 48 u. 49). Diese Fähigkeit geht in der Folge immer mehr verloren. Schon bei Anthoceros Husnoti erweckt es den Anschein, als ob die Teilung des Pyrenoids direkt unter dem Einfluß der Chromatophorenteilung stehe (Fig. 45 u. 46). Vielleicht ließen sich bei einer systematischen Untersuchung der Anthocerotaceae alle Übergänge von Chromatophoren mit einheitlichen Pyrenoiden zu solchen mit im Zerfall begriffenen „Körnerpyrenoiden“ und endlich zu pyrenoidfreien Chromatophoren auffinden.

3. Besondere Ausbildungsformen des Chlorophyllapparates in Zellen des Sporophyten.

Nach den Verhältnissen bei den höheren Pflanzen zu beurteilen, erscheint die Ausbildung des Chlorophyllapparates einer Zelle in Form zahlreicher kleiner Chloroplasten zweifellos am günstigsten. Das Auftreten eines einzelnen, im Verhältnis zur Zelle sehr großen Chromatophors gilt deshalb bis zu einem gewissen Grade mit Recht als primitives Merkmal. In den Anfangsgliedern der phylogenetischen Reihen befindet sich ohne Ausnahme in jeder Zelle ein einziger, großer, mulden- oder sternförmiger Chromatophor, während die Endglieder, sofern sie überhaupt eine höhere Differenzierung erkennen lassen, in den Zellen eine große Zahl kleiner Chromatophoren enthalten (vgl. Schimper, 1885, pag. 20). Die Zersplitterung des Einzelchromatophors in eine Vielzahl von Chromatophoren ist aber nicht sprungweise, sondern ganz allmählich vor sich gegangen, zusammen mit einer fortschreitenden Differenzierung des vegetativen Körpers. Demnach müssen die so

---

1) Eine Anthoceros-Art mit einheitlichem Pyrenoid hat wahrscheinlich Schmitz untersucht, wenn er schreibt (l. c. pag. 41): „Nur in der einfachst organisierten Gruppe der Archegoniaten, den Anthoceroteen, enthalten die Zellen im Innern des einzelnen, scheibenförmigen Chromatophors ein einzelnes, kugeliges Pyrenoid mit dicker Stärkehülle.“

extrem gestalteten Chromatophoren der Anfangs- und Endglieder durch intermediäre Formen miteinander verbunden sein. Schimper (1885) hat an Hand des von de Bary (1881) rekonstruierten Stammbaums der lebenden Thallophyten auf solche phylogenetische Entwicklungsreihen des Chromatophorensystems hingewiesen und gezeigt, wie innerhalb der Hauptreihe — welche nach de Bary in den Phanerogamen gipfelt — bei Anthoceros die erste Andeutung der Zerteilung des bis dahin durch einen einzigen Chromatophor repräsentierten Chlorophyllapparates stattfindet. Die meisten Zellen der Sporogonwand von Anthoceros enthalten nach Schimper nämlich zwei, „diejenigen der Epidermis sogar mehrere Chromatophoren".

Diese Chromatophorenzersplitterung bei Anthoceros geht aber viel weiter, als von Schimper festgestellt werden konnte. Meine Untersuchungen haben gezeigt, daß die Anthocerotaceae hinsichtlich der Formenmannigfaltigkeit ihrer Chlorophyllkörper unter den höheren Pflanzen nur von den Selaginellen erreicht werden, mit deren gestaltenreichen Chromatophoren Haberlandt (1888) uns bekannt gemacht hat.

Das Vorkommen der verschiedenen Ausgestaltungsformen der Chromatophoren von Anthoceros ist auf den Sporophyten beschränkt. In den annähernd isodiametrischen Zellen junger, noch undifferenzierter Embryonen kommen die Chromatophoren stets in Einzahl vor und sind in Gestalt und Größe einander ähnlich. Mit der Anlage des Archespors werden sofort auch Columella und Sporogonwand unterscheidbar. Die Entwicklung der Archesporzellen und ihrer Chromatophoren ist an anderer Stelle geschildert worden. Hier soll allein auf die Ausbildung der Chromatophoren in den Zellen der Sporogonwand und ihrer Epidermis, den Columellazellen und den Elateren eingegangen werden.

Die Columellazellen erfahren eine ganz bedeutende Streckung in der Wachstumsrichtung des Sporogons. Eine ausgewachsene Columellazelle kann eine eben entstandene um das 30fache der Länge übertreffen, bei ganz unbedeutenden Unterschieden in der Breite. Wie reagiert nun der Chromatophor auf eine so weitgehende Formveränderung der Zelle? Es geschieht auf zwei Arten, die darin übereinstimmen, daß die Chromatophorensubstanz auf die ganze Länge der Zelle verteilt wird.

Am häufigsten beobachtete ich, wie der Chromatophor dem Wachstum der Columellazelle von Anfang an folgt (Fig. 24), indem er sich

gleichmäßig auszieht und in älteren Zellen dann einen gestreckten oder etwas gewellten (Fig. 70), überall ziemlich gleich dicken, ungegliederten Strang darstellt, dessen beide Enden gewöhnlich etwas verdickt sind (Fig. 60). Diese Chlorophyllstränge — wie ich die so gestalteten Chromatophoren kurzweg nennen will — dürfen nicht als das Produkt bloßer Formveränderungen der Chromatophoren jüngster Columellazellen angesehen werden, sondern sie haben eine starke Substanzzunahme erfahren. Ein Vergleich der Fig. 24 und 60 zeigt das deutlich. Ferner mögen zum Beweis des eben Gesagten und zugleich zur Illustration der enormen Längen, welche die Chlorophyllstränge erreichen können, folgende Zahlen angeführt werden:

Länge der Chlorophyllstränge in eben differenzierten Columellazellen: 14, 17,8, 19, 20,5, 21 μ.

Länge der Chlorophyllstränge in älteren und ausgewachsenen Columellazellen: 116, 162,4, 175, 208,8, 586,8 μ.

Da die Durchmesser der Chlorophyllstränge verschieden alter Columellazellen sich stets ungefähr gleich bleiben, brauchen sie für einen Vergleich der Substanzmenge nicht in Berücksichtigung gezogen zu werden. Die Chlorophyllstränge enthalten während der Entwicklung des Sporogons reichlich Stärke, welche über den ganzen Chromatophor gleichmäßig verteilt ist (Fig. 60). Die Stärkekörner treten in Form kleiner Spindeln oder Scheibchen auf. Der Kern liegt dem Chlorophyllstrang an, was bei der Schmalheit der Zelle kaum anders zu erwarten ist. Die Pyrenoidkörner werden bei der Streckung des Chloroplasten aus ihrem Verbande gelöst und im ganzen Strang zerstreut (Fig. 70). Die Dehnung des Chromatophors bleibt gewöhnlich etwas hinter dem Wachstum der Columellazellen zurück:

Länge der Columellazellen	130,6	183,28	191,47 μ
Länge des Chlorophyllstranges	116,0	162,4	175,0 μ.

Als seltene Erscheinung sei noch auf die von den Chlorophyllsträngen gebildeten, seitlichen, querverlaufenden Fortsätze hingewiesen, die manchmal in großer Zahl auftreten und bald gestreckt oder gekrümmt, bald zugespitzt oder kropfig aufgetrieben erscheinen. Es kommen Formen zustande, die mit den bizarr gestalteten Chloroplasten vieler Algen wetteifern.

Ganz abweichend verhält sich der zweite Modus der Chromatophorenanpassung an die besondere Ausbildung der Columellazellen. In diesem Fall sieht man eine große Zahl — ich habe bis zu 54 beobachtet — kleinerer und größerer Chlorophyllkörner auftreten, die meistens in der

Längsachse der Zelle oder auch an der Wand liegen und die alle zu einer unverzweigten Kette vereinigt sind (Fig. 61). Die zarten Verbindungsstränge der einzelnen Chlorophyllkörner entbehren häufig des grünen Pigments; trotzdem gehören sie aber nicht etwa dem Cytoplasma an, sondern bestehen aus Chromatophorensubstanz. Dafür spricht die zeitweise beobachtbare Grünfärbung der verbindenden Brücken und ihre Eigenschaft, Stärke zu erzeugen (Fig. 61 oben). Ebensolche, zu Ketten verbundene Chlorophyllkörner hat Haberlandt bei Selaginella gefunden und sie als Chlorophyllketten bezeichnet (1888, pag. 296). Ich werde diese Benennung auch auf die kettenförmig zusammenhängenden Teilkörner von Anthoceros übertragen, die morphologisch und entwicklungsgeschichtlich mit denen der Selaginellen übereinstimmen.

Bei der günstigen Organisation des Anthocerossporogons ist es leicht, auf einem Schnitte sich über die Genese der Chlorophyllketten klar zu werden. Die jüngsten, direkt über der interkalaren Wachstumszone gelegenen Columellazellen enthalten je einen Chromatophor. Er liegt neben dem Kern, in der Mitte der noch fast kubischen Zellen. Während des intensiven Längenwachstums derselben beginnt sich der gestreckte Chloroplast mehrmals zu teilen. Die Einschnürungen führen aber keine vollständige Trennung herbei, so daß die einzelnen Chloroplasten durch mehr oder minder dünne Verbindungsstränge im Zusammenhange bleiben. Die Teilungsebenen sind stets senkrecht zur Längsachse der Zelle gerichtet. Es resultiert eine geradlinige oder etwas gewellte, zum größten Teil in axialer Richtung verlaufende Chlorophyllkette. Sie besteht anfänglich nur aus wenigen Gliedern, welche aber mit zunehmender Länge der Zelle sich wieder teilen, unter Beibehaltung der ursprünglichen Teilungsrichtung. So kann man dann in ausgewachsenen Columellazellen Ketten antreffen, deren Länge 0,5 mm übersteigt. Mag im übrigen in Bezug auf die Länge der Chlorophyllketten und die Zahl der sie zusammensetzenden Chlorophyllkörner eine noch so große Mannigfaltigkeit herrschen, immer entstehen sie durch sukzessive Zweiteilung aus dem, der jungen Columellazelle zugeteilten, einzelnen Chloroplasten.

Wie die Chlorophyllstränge, enthalten auch die Chlorophyllketten mehr oder minder zahlreiche Stärkekörner, die bald gleichmäßig auf alle Glieder der Kette verteilt sind, bald nur in einzelnen Chlorophyllkörnern oder deren Verbindungsbrücken auftreten (Fig. 61).

Bezüglich des Verhaltens der Pyrenoide kann auf Fig. 71 verwiesen werden.

Die Wand eines ganz jungen Sporogons besteht aus gleichgestalteten Zellen mit je einem Chloroplasten. Im Verlaufe der Entwicklung differenziert sich die äußerste Zellschicht zur Epidermis. Ihre Zellen sind, gleich denen der Columella, lang und schmal und enthalten wie diese, Chlorophyllstränge und Chlorophyllketten. In den Epidermiszellen kommen die Chlorophyllstränge seltener vor als die Ketten. In der Columella ist das Gegenteil der Fall. Da die Chlorophyllstränge der Epidermis (Fig. 68) in Bau und Entstehung völlig übereinstimmen mit den in Rede stehenden Bildungen der Columella, so kann ich mich auf einige nähere Angaben über die Epidermis-Chlorophyllketten beschränken (Fig. 62—65 und 69).

Die Chlorophyllketten der Epidermis entstehen genau gleich wie die der Columella, sind aber gegenüber diesen viel kürzer — entsprechend den kürzeren Zellen — und zeigen die Eigentümlichkeit der Verzweigung (Fig. 63 und 64). Die Verzweigungen kommen dadurch zustande, daß sich einzelne Chlorophyllkörner der Kette senkrecht zur Hauptteilungsrichtung vermehren (Fig. 63 oben) oder daß der Mutterchloroplast von Anfang an in verschiedenen Richtungen Teilungen erfährt (Fig. 64). Eine interessante Kettenbildung stellt Fig. 65 dar; ich habe sie nur in einem einzigen Falle beobachtet und konnte deshalb nicht zur Entscheidung bringen, ob es sich um eine in Resorption befindliche Kette handelte oder um eine, die sich — vielleicht als Reaktion auf einen bestimmten äußeren Reiz hin — gedreht und die Schmalseite der Scheiben oder linsenförmigen Chlorophyllkörner nach außen gekehrt hatte. Die Chloroplasten einer Kette enthalten häufig Stärke (Fig. 62 bis 64) und immer einige Pyrenoidkörner, die oft innerhalb eines Chlorophyllkornes wieder zu einem einheitlichen Gebilde zusammentreten (Fig. 69). In den Epidermiszellen kommt es nicht selten zu einer vollständigen Trennung der einzelnen Glieder der Kette. Ich habe in einer Zelle 22 völlig isolierte Chlorophyllkörner gesehen. Wir haben also in einer solchen Chlorophyllkette durchaus nicht einen „einzigen kettenförmig gegliederten Chlorophyllkörper“ zu erblicken (Haberlandt f. Selaginella, pag. 296); vielmehr besteht der Chlorophyllapparat in diesem Falle aus mehreren individualisierten Chlorophyllkörnern, die zwar im Zusammenhange bleiben, sich aber ebensogut vollständig trennen können.

Der in den Epidermiszellen gelegentlich wahrnehmbare Zerfall der Chlorophyllketten leitet über zu dem Verhalten der Chromatophoren in den Elaterenzellen. Hier findet man selten Chlorophyllketten oder -stränge, dagegen meistens 2—10 getrennte, größere, als kreisrunde oder ovoide, mehr oder weniger dicke Scheibchen erscheinende Chloroplasten (Fig. 66 und 67). In der Aufstellung derselben zeigt sich wieder deutlich das Prinzip der möglichst gleichmäßigen Verteilung der Chromatophorensubstanz auf die langgestreckten Zellen. Die Lage der Chloroplasten wird fixiert durch die zwischen denselben gewöhnlich in Einzahl auftretenden Vakuolen.

Es erübrigt uns noch, mit einigen Worten der Chromatophoren der subepidermalen Sporogonwandzellen Erwähnung zu tun. Bei Anthoceros Husnoti sind die Wandzellen des Sporogons, namentlich im unteren Teile, nicht merklich in die Länge gestreckt und der Einzelchromatophor bleibt als einheitliche große Scheibe erhalten. Die Sporogonwandzellen von Anthoceros punctatus hingegen zeichnen sich im ganzen Verlaufe ihrer Entwicklung durch bedeutende Länge aus. Sie besitzen ohne Ausnahme zwei Chloroplasten; sie bleiben größtenteils im Zusammenhang (Fig. 40 und 41), oft jene amöboiden Formveränderungen zeigend, wie sie in Fig. 42 wiedergegeben sind. Němec (1910, pag. 375) hält es nicht für ausgeschlossen, daß der eine der beiden Chloroplasten mütterlicher, der zweite väterlicher Herkunft sei. Diese Annahme ist unhaltbar, da, wie wir gesehen haben, die Spermatozoiden von Anthoceros chromatophorenfrei sind, also der Eizelle kein väterlicher Chromatophor zugeführt wird, und da auch im jungen Embryo alle Zellen konstant nur einen Chromatophor enthalten.

Bedenken wir, daß alle die angeführten Ausbildungsformen des Chlorophyllapparates nebeneinander in demselben Sporogon sich finden und auf einen Chromatophor zurückführen lassen, so kommt damit bei den Chromatophoren von Anthoceros in auffälliger Weise die Fähigkeit der lebenden Substanz zum Ausdruck, „nacheinander verschiedene Formen und Eigenschaften anzunehmen, sich geänderten Ansprüchen durch tiefgreifende Metamorphosen anzupassen“ (Schimper). Andererseits zeigt die von mir festgestellte, außerordentlich große Variabilität der Chromatophorenzahl in den Sporogonzellen der beiden untersuchten Anthoceros-Arten (A. Husnoti und punctatus), daß die von Němec (1910, pag. 372) auf Grund seiner Befunde am Sporophyten von Anthoceros punctatus — dessen Zellen je zwei Chloroplasten besitzen sollen — behauptete „äußere Analogie mit den

Chromosomen“ nicht besteht, ebensowenig als ein Zahlengesetz der Chromatophoren.

In der Vielgestaltigkeit des Chlorophyllapparates von Anthoceros macht sich auf das deutlichste die Neigung zu einer Zersplitterung des Einzelchromatophors geltend und zwar als eine direkte Folge der Gewebedifferenzierung im Sporophyten, der gegentüber dem histologisch wenig oder gar nicht differenzierten Gametophyten eine ausgesprochene höhere Organisation aufweist. Wir haben hier einen hübschen Fall, wo im Verlauf der individuellen Entwicklung mit der fortschreitenden inneren und äußeren Differenzierung, in den einzelnen Zellen auch die Zersplitterung des ursprünglich einheitlichen Chromatophors vor sich geht. Es besteht kein Zweifel, daß in der phylogenetischen Entwicklung des Chromatophorensystems die höhere vegetative Differenzierung mit der Ausbildung des Chlorophyllapparates im Zusammenhang steht.

Indessen zeigten mir einige Beobachtungen bei Zygnema, wo innerhalb morphologisch gleichwertiger Zellen eine Chromatophorenvermehrung stattfinden kann, daß vielleicht auch rein ökologische Momente als die Ausbildungsformen des Chlorophyllapparates bedingende Faktoren in Betracht kommen können.

Für die Zellen von Zygnema ist charakteristisch der Besitz sternförniger Chromatophoren, die quer in der Zelle ausgespannt sind (Fig. 73 rechts). Der Kern liegt in der die beiden Chromatophoren verbindenden Plasmabrücke. Die Fortsätze der Chloroplasten, welche die Sternform bedingen, sind bald in einer Ebene ausgebreitet (Fig. 73, 75), bald strecken sie sich nach allen Richtungen des Raumes (Fig. 72, 79 usw.). Wie verhalten sich nun diese Chromatophoren und ihre Pyrenoide bei der Zellteilung? Es kommen zwei Fälle vor. Im einen Fall erhält jede Tochterzelle einen Chromatophor (Fig. 72), der sich sofort teilt, nachdem eine Teilung des Pyrenoids vorausgegangen ist (Fig. 73 u. 74). Die beiden Tochterchloroplasten nehmen wieder die gewöhnliche Lage ein (Fig. 73) oder aber sie stellen sich zu beiden Seiten der Längsachse des Algenfadens auf (Fig. 74 unten). Im zweiten Fall folgt schon in der Mutterzelle auf die Pyrenoidenteilung (Fig. 75) eine Vermehrung der Chromatophorenzahl auf vier (Fig. 76), so daß die Tochterzellen von Anfang an im Besitze von zwei Chloroplasten sind.

Von dieser Vermehrung der Chromatophoren in einer sich zur Teilung anschickenden Zelle ist aber die Chromatophorenzersplitterung in ruhenden Zellen (Fig. 77—80) streng auseinander-

zuhalten. Die beiden Erscheinungen können leicht erkannt werden, da innerhalb eines Fadens alle der Teilung nahestehenden Zellen ungefähr gleich lang sind. Die in Fig. 76, 77 u. 79 dargestellten Zellen gehörten dem gleichen Faden an; die Zellen in Fig. 77, welche je vier Chromatophoren aufweisen und die Zelle in Fig. 79, die fünf Chromatophoren besitzt, können also erst gebildet worden sein. Übrigens dürfte in fünf die Maximalzahl der Chloroplasten nicht erreicht sein. Anhaltspunkte für eine weitergehende Zersplitterung liegen in Fig. 79 vor, wo in zwei Chromatophoren die Pyrenoidenteilungen schon stattgefunden haben, die Teilung des Chloroplasten aber noch nicht nachgefolgt ist. Das Maximum der in der ruhenden Zygnemazelle durch Zersplitterung gebildeten Chloroplasten ist also mit der Zahl 7 nicht zu hoch gegriffen. Solche mit vermehrter Chromatophorenzahl ausgestattete Zellen waren in meiner Kultur sehr häufig. In Fig. 77 habe ich nur zwei von 22 aufeinanderfolgenden Zellen gezeichnet, die alle vier Chloroplasten enthielten.

Die Ursachen für diese Steigerung der Chromatophorenzahl waren wahrscheinlich ökologischer Natur. Die Alge wurde nämlich aus den denkbar ungünstigsten Bedingungen — vom gefrorenen und fast völlig ausgetrockneten Grunde eines Grabens — in das warme Laboratorium gebracht und blieb hier zufällig während mehrerer Stunden der direkten Besonnung ausgesetzt. Leider hatte ich die Alge nicht sofort nach dem Einsammeln mikroskopisch untersucht, und als ich mir noch mehr Material holen wollte, war der Algenrasen infolge des in der Zwischenzeit eingetretenen Regenfalls verschwunden. Ich konnte also nicht entscheiden, ob die plötzliche Veränderung der Lebensbedingungen oder die früheren ungünstigen Lebensverhältnisse allein schon die Chromatophorenvermehrung herbeigeführt hatten. Die Kenntnis der äußeren Ursachen vermöchte übrigens an der Tatsache nichts zu ändern, daß schon in Algenzellen mit sonst konstanter Chromatophorenzahl eine Steigerung derselben erfolgen kann und zwar ohne den geringsten Zusammenhang mit einer vegetativen Differenzierung.

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

1. Die Chromatophoren von Anthoceros[1]) bleiben während der ganzen Entwicklung des Gameto- und

1) Wenn die Gattungsbezeichnung Anthoceros gebraucht wird, so sind damit selbstverständlich nur die beiden von mir untersuchten Arten gemeint.

Sporophyten als morphologische Individualitäten erhalten; ihre Vermehrung geschieht ausschließlich durch Teilung.

2. Eizelle und Sporen von Anthoceros enthalten auf jedem Stadium ihrer Entwicklung einen wohl ausgebildeten Chromatophor; den männlichen Geschlechtszellen dagegen gehen von ihrer ersten Anlage an die Chromatophoren ganz ab; die Spermatogonien werden wahrscheinlich als chromatophorenfreie Zellen angelegt.

3. Anthoceros ist der erste Vertreter der Lebermoose, bei welchem Chondriosomen konstatiert werden konnten.

4. Eine Rolle als Chromatophorenbildner kommt den Chondriosomen von Anthoceros nicht zu; sie lassen überhaupt während der ganzen Ontogenese keine morphologischen Beziehungen zu den Chromatophoren erkennen und sind auch vom Zellkern genetisch unabhängig.

5. Eine Bedeutung in dem Sinne, daß sie durch progressive Metamorphose oder sekretorische Tätigkeit bei der Entwicklung verschiedener Zellbestandteile sich aktiv beteiligen, geht den Chondriosomen von Anthoceros vollkommen ab. Dagegen läßt vielleicht die Anhäufung und spezielle Ausbildung der Chondriosomen an Stellen regen Stoffwechsels — in den Zellen des Sporogonfußes, den diesen benachbarten oder in der Umgebung der Nostoc-Kolonien gelegenen Thalluszellen, den Sporenmutterzellen usw. — eine ernährungsphysiologische Deutung zu.

6. Die Chondriosomen von Anthoceros bleiben während der Mitose erhalten; indessen sind Andeutungen einer mit der Kernteilung synchronischen Chondriosomenteilung nicht vorhanden.

7. Eine Vermehrung durch Teilung ließ sich an den Chondriosomen von Anthoceros nicht beobachten; sie stellen keinen permanenten Zellbestandteil dar.

8. Essigsäure setzt die Tingierbarkeit der Chondriosomen herab, was die Folge einer teilweisen Lösung der Chondriosomensubstanz oder aber eine chemische Umwandlung derselben sein kann.

9. Bei Anwendung der Benda'schen Methodik zur Darstellung der Chondriosomen von Anthoceros kann die Postchromierung wegfallen; ebenso ist eine Behandlung mit starkem Flemming'schen Ge-

misch nach vorangegangener Härtung durch Formol-Chromsäure (Lewitsky) überflüssig.

10. Das Vorkommen amöboider Formveränderungen beweist den flüssigen Aggregatzustand der Chromatophoren von Anthoceros.

11. Die nackten Pyrenoide der Chromatophoren von Anthoceros Husnoti und punctatus sind substantiell von den Zellkernen verschieden. Sie bestehen aus einer wechselnden Zahl getrennter Körner, so daß die Chromatophoren dieser beiden Arten vielleicht als Übergangsformen aufzufassen sind zwischen den, einheitliche Pyrenoiden haltenden Chloroplasten und pyrenoidfreien Chromatophoren anderer Anthoceros-Arten.

12. Die Zellen des Sporophyten von Anthoceros sind ausgezeichnet durch eine große Mannigfaltigkeit in der Ausbildung des Chlorophyllapparates, wobei sich auf das deutlichste die Neigung zu einer Zersplitterung des Einzelchromatophors geltend macht.

Verzeichnis der berücksichtigten Literatur.

Altmann, R., Die Elementarorganismen. 2. Aufl. Leipzig, 1894.

Arnoldi, W. et Bönicke, L., Sur l'appareil chromidial chez quelques plantes Gymnospermes et Angiospermes. Biol. Arb. til. Eug. Warming paa hans 70 aars Fødselsdag, pag. 193—201. Kopenhagen, 1911.

de Bary, A., Zur Systematik der Thallophyten. Botan. Ztg., 1881, 39. Jahrg., pag. 1.

Beer, R., On the development of the pollen grain and anther of some Onagraceae. Beihefte z. botan. Zentralbl., 1906, Bd. XIX, pag. 303—305.

Belzung, E., Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les grains de chlorophylle. Ann. sc. nat. Bot., 1887, Tome V, VII. Serie, pag. 179—300.

Ders., Nouvelles recherches sur l'origine des grains d'amidon et des grains chlorophylliens. Ann. sc. nat. Bot., 1891, Tome XIII, VII. Serie, pag. 1—20.

Benda, C., Neuere Mitteilungen über die Histogenese der Säugetierspermatozoen. Verhandl. d. phys. Ges. Berlin, 1897, Jahrg. 1896/97.

Ders., Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verhandl. d. phys. Ges. Berlin, 1899, Jahrg. 1898/99.

Ders., Weitere Beobachtungen über die Mitochondria und ihr Verhältnis zu Sekretgranulationen usw. Verhandl. d. phys. Ges. Berlin, 1899, Jahrg. 1899/1900.

Benda, C., Die Mitochondriafärbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen. Verhandl. d. anat. Ges. Bonn, 1901.

Ders., Die Mitochondria. Ergebn. d. Anat. u. Entw., 1903, Bd. XII.

Ders., Färbung der Mitochondria. Enzyklopädie der mikroskopischen Technik, 1910, Bd. II, pag. 196—199.

Bonaventura, C., Intorno ai mitocondri nelle cellule vegetali. Bull. della Soc. bot. ital., 1912, pag. 156—165.

Bredow, H., Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot., 1891, Bd. XII, pag. 349—414.

Campbell, D. G., Studies on some Javanese Anthocerotaceae. Ann. of Botany, 1907, Vol. XXI, pag. 467—484.

Chmielewsky, M. W. F., Eine Notiz über das Verhalten der Chlorophyllbänder in den Zygoten der Spirogyra-Arten. Bot. Ztg., 1890, 48. Jahrg.

Davis, B. M., The spore-mother-cell of Anthoceros. Bot. Gaz., 1899, Vol. XXVIII, pag. 90—107.

v. Derschau, M., Über Analogien pflanzlicher und tierischer Zellstrukturen. Beihefte z. bot. Zentralbl., 1907, Bd. XXII, pag. 175.

Ders., Beziehungen zwischen Zellkern und Pyrenoiden bei den Chlorophyceen. (Vorl. Mitteil.) Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1909, Bd. XXVII, pag. 99—100.

Duesberg, J., Sur l'existence de mitochondries dans l'oeuf et l'embryon d'Apis mellifica. Anat. Anzeiger, 1908, Bd. XXXII, pag. 261—265.

Ders., Les chondriosomes des cellules embryonnaires du poulet et leur rôle dans la genèse des myofibrilles, avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées. Arch. f. Zellforschung, 1910, Bd. IV, pag. 602—663.

Ders., Sur la continuité des éléments mitochondriaux des cellules sexuelles et des chondriosomes des cellules embryonnaires. Anat. Anzeiger, 1910, Bd. XXXV, pag. 548—553.

Ders., Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales. Arch. f. Zellforschung, 1911, Bd. VI, pag. 40—132.

Duesberg, J. et Hoven, H., Observations sur la structure du protoplasme des cellules végétales. Anat. Anzeiger, 1910, Bd. XXXVI, pag. 96—100.

Eberdt, O., Beiträge zur Entstehungsgeschichte der Stärke. Jahrb. f. wissensch. Bot., 1891, Bd. XXII, pag. 293—345.

Famintzin, A., Über Chlorophyllkörner der Samen und Keimlinge. Bull. de l'Acad. imp. d. Sc. de St. Pétersbourg, 1893, Tome XXXVI, neue Serie IV, pag. 75—84.

Ders. (1912), I, Beitrag zur Kenntnis von Bryopsis muscosa Lam. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. XXX, pag. 431—434.

Ders. (1912), II, Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen. Bull. de l'Acad. imp. d. Sc. de St. Pétersbourg. Russisch. (Autorreferat: Bot. Zentralbl., 1912, Bd. CXIX, pag. 467—468.)

Ders. (1912), III, Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. XXX, pag. 435—442.

Fauré-Fremiet, E., Le Glaucoma piriformis et l'organisation de la substance vivante. Compt. rend. de l'Assoc. d'Anat., Bordeaux, 1906.

Fischer, A., Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena, 1899.

Flemming, W., Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig, 1882.

Forenbacher, A., Die Chondriosomen als Chromatophorenbildner. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1911, Bd. XXIX, pag. 648—660.

Giglio-Tos, E. e Granata, L., I mitocondri nelle cellule seminali maschili di Pamphagus marmoratus. Biologica, 1908, Vol. II.

Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Jena, 1898.

Goldschmidt, R., Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. (Vorl. Mitteil.) Biolog. Zentralbl., 1904, Bd. XXIV, pag. 241—251.

Ders., Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., 1904, Bd. XXI, pag. 41—134.

Gris, A., Recherches microscopiques sur la chlorophylle. Ann. sc. nat. Bot., 1857, IV. Serie, Tome VII, pag. 179—213.

Guilliermond, A. (1911), I, Sur les mitochondries des cellules végétales. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, Tome CLIII, pag. 199—201.

Ders. (1911), II, Sur la formation des chloroleucites aux dépens des mitochondries. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, Tome CLIII, pag. 290—292.

Ders. (1911), III, Sur l'origine des leucoplastes et sur les processus cytologiques de l'élaboration de l'amidon dans le tubercule de pomme de terre. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, Tome CLIII, pag. 1492—1494.

Ders. (1912), I, Nouvelles remarques sur l'origine des chloroleucites. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris, Tome LXXII, pag. 86—89.

Ders. (1912), II, Sur les leucoplastes de Phajus grandiflorus et leur identification avec les mitochondries. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, Tome CLIV, pag. 286—289.

Ders. (1912), III, Quelques remarques nouvelles sur le mode de formation de l'amidon dans la cellule végétale. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris, Tome LXXII, pag. 276—279.

Ders. (1912), IV, Sur le mode de formation des chloroleucites dans le bourgeons des plantes adultes. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris, Tome LXXII, pag. 459—462.

Ders. (1912), V, Sur les mitochondries des organes sexuels des végétaux. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, Tome CLIV, pag. 888—891.

Ders. (1912), VI, Mitochondries et plastes végétaux. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris, Tome LXXIII, pag. 7—10.

Ders. (1912), VII, Sur les différents modes de la formation des leucoplastes. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris, Tome LXXIII, pag. 110—112.

Ders. (1912), VIII, Sur le mode de formation du pigment dans la racine de Carotte. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, Tome CLV, pag. 411—414.

Ders. (1913), I, Nouvelles observations sur le chondriome des champignons. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, Tome CLVI, pag. 1781—1784.

Ders. (1913), II, Sur la formation de l'anthocyane au sein des mitochondries. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, Tome CLVI, pag. 1924—1926.

Guilliermond, A. (1913), III, Sur le rôle du chondriome dans l'élaboration des produits de réserve des champignons. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, Tome CLVII, pag. 63—65.

Ders. (1913), IV, Sur l'étude vitale du chondriome de l'épiderme des pétales d'Iris germanica et de son évolution en leuco- et chromoplastes. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris, Tome LXXIV, pag. 1280—1283.

Ders. (1913), V, Sur la signification du chromatophore des Algues. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris, Tome LXXV, pag. 85—87.

Ders. (1913), VI, Sur la participation du chondriome des champignons dans l'élaboration des corpuscules métachromatiques. Anat. Anzeiger, Bd. XLIV, pag. 337—342.

Ders. (1913), VII, Nouvelles remarques sur la signification des plastes de W. Schimper par rapport aux mitochondries actuelles. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris, Tome LXXV, pag. 437—440.

Ders. (1913), VIII, Nouvelles recherches cytologiques sur la formation des pigments anthocyaniques. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, Tome CLVII, pag. 1000—1002.

Ders. (1913), IX, Quelques remarques nouvelles sur la formation des pigments anthocyaniques au sein des mitochondries. A propos d'une note récente de M. Pensa. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris, Tome LXXV, pag. 478—481.

Ders. (1913), X, Nouvelles observations sur le chondriome de l'asque de Pustularia vesiculosa. Evolution du chondriome pendant les mitoses et la formation des spores. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris, Tome LXXV, pag. 646—649.

Haberlandt, G., Über die Entstehung der Chlorophyllkörner in den Keimblättern von Phasaeolus vulgaris. Bot. Ztg., 1877, 35. Jahrg., pag. 376.

Ders., Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen, pag. 120. Jena, 1887.

Ders., Die Chlorophyllkörper der Selaginellen. Flora, 1888, 71. Jahrg., pag. 291—307.

Ders., Physiologische Pflanzenanatomie, pag. 240—253. 4. Aufl. Leipzig, 1909.

Heidenhain, M., Noch einmal über die Darstellung der Zentralkörper durch Eisenhämatoxylin nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Hämatoxylinfarben. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk., 1896, Bd. XIII, pag. 186—199.

Ders., Plasma und Zelle. I. Lieferung, pag. 410—421. Jena, 1907.

Ders., Plasma und Zelle. II. Lieferung, pag. 1079—1093. Jena, 1911.

van Hook, J. M., Notes on the division of the cell and nucleus in liverworts. Bot. Gaz., 1900, Vol. XXX, pag. 394—398.

v. Janczewski, E., Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Archegoniums. Bot. Ztg., 1872, 30. Jahrg., pag. 413—417.

Janssens, F. A. et van de Putte, E., Le chondriosome dans les asques de „Pustularia vesiculosa". La Cellule, 1913, Tome XXVIII, pag. 448—450.

Janssens, F. A. et Helsmortel, J., Le chondriosome dans les Saccharomycètes. La Cellule, 1913, Tome XXVIII, pag. 451—452.

Küster, E., Über amöboide Formveränderungen der Chromatophoren höherer Pflanzen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1911, Bd. XXIX, pag. 362—369.

Leitgeb, H., Untersuchungen über die Lebermoose. 5. Heft: Die Anthoceroteen, pag. 1—29. Graz, 1879.

Lewitsky, G., Über die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1910, Bd. XXVIII, pag. 538—546.

Ders. (1911), I, Vergleichende Untersuchung über die Chondriosomen in lebenden und fixierten Pflanzenzellen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. XXIX, pag. 685—696.

Ders. (1911), II, Die Chloroplastenanlagen in lebenden und fixierten Zellen von Elodea canadensis Rich. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. XXIX, pag. 697—703.

Ders., Die Chondriosomen als Sekretbildner bei Pilzen. (Vorl. Mitteil.) Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1913, Bd. XXXI, pag. 517—527.

Löwschin, A. M., „Myelinformen“ und Chondriosomen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1913, Bd. XXXI, pag. 203—209.

Lundegård, H., Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. Über Protoplasmastrukturen in den Wurzelmeristemzellen von Vicia Faba. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot., 1910, Bd. XLVIII, pag. 285—368.

Mereschkowsky, C., Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. Biol. Zentralbl., 1905, Bd. XXV, pag. 593—604.

Ders., Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenesis, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen. Biol. Zentralbl., 1910, Bd. XXX, pag. 322—325.

Meves, Fr., Über das Vorkommen von Mitochondrien bezw. Chondriomiten in Pflanzenzellen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1904, Bd. XXII, pag. 284—286.

Ders. (1907), I, Über Mitochondrien bezw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anzeiger, Bd. XXXI.

Ders. (1907), II, Die Chondriokonten in ihrem Verhältnis zur Filarmasse Flemming's. Anat. Anzeiger, Bd. XXXI.

Ders., Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Zytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., 1908, Bd. LXXII.

Ders., Über Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes, sowie über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen, insbesondere derjenigen der Sehne. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., 1910, Bd. LXXV.

Ders., Zur Einigung zwischen Faden- und Granulalehre des Protoplasmas. Beobachtungen an weißen Blutzellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., 1910, Bd. LXXV.

Ders., Über Aussaat männlicher Mitochondrien im Ei bei der Befruchtung. Anat. Anzeiger, 1910, Bd. XXXVI.

Ders., Über die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eis von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., 1911, Bd. LXXVI.

Meyer, A. (1883), I, Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung, pag. 1—85. Leipzig.

Ders. (1883), II, Über Krystalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen. Bot. Ztg., 41. Jahrg., pag. 492—494.

Meyer, A., Erstes mikroskopisches Praktikum, pag. 22. Jena, 1907.

Ders., Bemerkungen zu G. Lewitsky: Über die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1911, Bd. XXIX, pag. 158—160.

Mikosch, C., Über Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Teilung. Österr. bot. Zeitschr., 1877, 27. Jahrg., p. 41—45.

Ders., Untersuchungen über die Entstehung der Chlorophyllkörner. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Wien, 1879, Bd. LXXVIII, I. Abt., pag. 265 bis 268.

Ders., Über die Entstehung der Chlorophyllkörner. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Wien, 1886, Bd. XCII, I. Abt., pag. 168—195.

Miller, E. C., The origin of the chloroplasts in the cotyledons of Helianthus annuus. Bot. Gaz., 1911, Vol. LI, pag. 378—383.

Moeves, F., Chondriosomen bei Pflanzen. (Referat.) Naturwiss. Wochenschr., 1913, Bd. XII, pag. 425—426.

Müller, K., Die Lebermoose in L. Rabenhorst's Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, Bd. VI, pag. 8—124. Leipzig, 1906.

Němec, B., Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen, pag. 371—377. Berlin, 1910.

Nicolosi-Roncati, F., Formazioni mitocondriali negli elementi sessuali maschili dell' Helleborus foetidus L. Rendic. dell' Accad. delle sc. fis. e mat., Napoli, 1910, Vol. XIV, pag. 109—116.

Ders. (1912), I, Formazioni endocellulari nelle Rodoficee. Bull. della Soc. bot. ital., pag. 59—62.

Ders. (1912), II, Genesi dei cromatofori nelle Fucoidee. Bull. della Soc. bot. ital., pag. 144—149.

Ormann, E., Recherches sur les différenciations cytoplasmiques (ergastoplasme et chondriosomes) dans les végétaux. I. Le Sac embryonnaire des Liliacées. La Cellule, 1913, Tome XXVIII, pag. 365—431.

Pensa, A., Alcune formazioni endocellulari dei vegetali. Anat. Anzeiger, 1910, Bd. XXXVII, pag. 325—333.

Ders., Ancora di alcune formazioni endocellulari dei vegetali. Anat. Anzeiger, 1911, Bd. XXXIX, pag. 520.

Ders., Osservazioni di morfologia e biologia cellulare nei vegetali (mitocondri, cloroplasti). Arch. f. Zellforschung, 1912, Bd. VIII, pag. 612—655.

Ders., Condriosomi e pigmento antocianico nelle cellule vegetali. Anat. Anzeiger, 1913, Bd. XLV, pag. 81—89.

Pfeffer, W., Untersuchungen über die Proteinkörner und die Bedeutung des Asparagins beim Keimen der Samen. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot., 1872, Bd. VIII, pag. 527—530.

Provazek, S., Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk., 1903, Bd. II.

Rudolph, K., Chondriosomen und Chromatophoren. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1912, Bd. XXX, pag. 605—627.

Sachs, J., Übersicht der Ergebnisse der neueren Untersuchungen über das Chlorophyll. Flora, 1862, pag. 167.

Sapĕhin, A. A., Über das Verhalten der Plastiden im sporogenen Gewebe. (Vorl. Mitteil.) Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1911, Bd. XXIX, pag. 491—496.

Ders. (1913), I, Untersuchungen über die Individualität der Plastide. (Vorl. Mitteil.) Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. XXXI, pag. 14—16.

Ders. (1913), II, Ein Beweis der Individualität der Plastide. (Vorl. Mitteil.) Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. XXXI, Heft 7, pag. 321—323.

Ders. (1913), III, Untersuchungen über die Individualität der Plastide. Odessa. (Russisch.)

Schaxel, J., Plasmastrukturen, Chondriosomen und Chromidien. Anat. Anzeiger, 1911, Bd. XXXIX, pag. 237—253.

Scherrer, A.. Die Chromatophoren und Chondriosomen von Anthoceros. (Vorl. Mitteil.) Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1913, Bd. XXXI, 8. Heft, pag. 493 bis 499.

Schiffner, V., Anthocerotaceae in Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1909, I. Teil, 3. Abt., I. Hälfte, pag. 135—140.

Schiller, J., Über die Entstehung der Plastiden aus dem Zellkern. (Vorl. Mitteil.) Österr. bot. Zeitschr., 1909, 59. Jahrg., pag. 89—91.

Schimper, A. F. W., Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner. Bot. Zeitung, 1880, 38. Jahrg., pag. 880—899.

Ders., Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Bot. Zeitung, 1883, 41. Jahrg., pag. 105.

Ders., Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. f. wissensch. Bot., 1885, Bd. XVI, pag. 1—247.

Ders., Sur l'amidon et les leucites. Ann. sc. nat. Bot., 1887, Vol. VI, VII. Serie, pag. 75—89.

Schmidt, E. W., Pflanzliche Mitochondrien. (Sammelreferat.) Progr. rei botan., 1912, Bd. IV, pag. 163—181.

Ders., Neuere Arbeiten über pflanzliche Mitochondrien. (Referat.) Zeitschr. f. Bot., 1912, 4. Jahrg., pag. 707—713.

Schmitz, F., Die Chromatophoren der Algen. Bonn, 1882, pag. 1—176.

Schniewind-Thies, J., Beiträge zur Kenntnis der Septalnektarien. Jena, 1897.

v. Smirnow, A. E., Über die Mitochondrien und den Golgi'schen Bildungen analoge Strukturen in einigen Zellen von Hyacinthus orientalis. Anat. Hefte, 1906, Bd. XXXII, I. Abt., pag. 145—153.

Stauffacher, H., Über Chlorophyllkörner und Erythrocyten. Verhandl. d. schweiz. naturf. Ges., 1910, 93. Jahresvers., Bd. I, pag. 269—272.

Tischler, G., Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden. Jahrb. f. wissensch. Bot., 1906, Bd. XLII, p. 567—574.

Tröndle, A., Über die Kopulation und Keimung von Spirogyra. Bot. Zeitung, 1907, 65. Jahrg., Abt. I, pag. 195.

Vouk, V., Die Chondriosomenlehre als ein Problem der pflanzlichen Zellforschung. (Referat.) Die Naturwissenschaften, 1913, Bd. I, p. 578—580.

Waldner, M., Die Entwicklung des Antheridiums von Anthoceros. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Wien, 1877, Bd. LXXV, I. Abt., pag. 81—94.

Wilke, G., Über Verhalten und Herkunft der Mitochondrien. (Referat.) Naturw. Wochenschr., 1913, Bd. XXVIII, pag. 145—154.
Zacharias, E., Über die chemische Beschaffenheit des Zellkerns. Bot. Zeitung, 1881, 39. Jahrg. pag. 169—176.
Zimmermann, A., Die botanische Mikrotecknik. Tübingen, 1892.

Figurenerklärungen der Tafeln I—III.

Tafel I.

Anthoceros Husnoti.

Sämtliche Figuren dieser Tafel sind mit Zeiss Hom.-Imm. $\frac{1}{12}$", n. A. 1,3 und Comp.-Ok. IV, bei einer Tubuslänge von 170 mm gezeichnet worden. Vergr. 800:1.
Fixierung und Färbung nach Benda.
Die Bezeichnungen bedeuten: *Chr* Chromatophor, *P* Pyrenoid, *chk* Chondriokonten, *n* Zellkern, *Nz* Nostoc-Zellen.

Fig. 1—3. Scheitelzellen im vertikalen Längsschnitt. Chromatophor in Ruhe, während und nach der Teilung.
Fig. 4. Junge Thalluszelle mit Chromatophor, Chondriosomen und Kern.
Fig. 5 u. 6. Thalluszellen aus unmittelbarer Nähe des Sporogonfußes. In der einen Zelle ist der Chromatophor in Ruhe, in der anderen im Begriff sich zu teilen. Beide Zellen enthalten die Chondriosomen in Form zahlreicher großer Chondriokonten.
Fig. 7. Einzelne Chondriokonten. Besonders große Formen aus verschiedenen, dem Sporogonfuß benachbarten Zellen.
Fig. 8. Zwei Zellen aus dem Fuß eines vollständig differenzierten Sporogons. In jeder Zelle: Kern, Chromatophor und Chondriosomen.
Fig. 9—11. Thalluszellen, an eine Nostoc-Kolonie angrenzend. Chondriosomen bald als feinere (Fig. 9), bald als derbe, lange (Fig. 10 u. 11) Chondriokonten ausgebildet.
Fig. 12. Zwei Antheridiumzellen mit Kern, Chromatophor und Chondriosomen. Antheridiumhöhlung nicht gezeichnet.
Fig. 13. Zwei Antheridiumzellen; in der einen sind Kern, Chromatophor und Chondriosomen sichtbar. Die beiden Zellen sind mit dem umgebenden Thallusgewebe gezeichnet.
Fig. 14. Junges, sekundäres Antheridium, das durch Sprossung aus dem Stiel eines älteren Antheridiums entstanden ist. Großer Chromatophor, Chondriosomen und Kern.
Fig. 15. Spermatogene Zellen mit Kernen und Chondriosomen.
Fig. 16 u. 17. Wandzellen zweier fast reifer Antheridien.
Fig. 18. Stielzelle eines älteren Antheridiums.
Fig. 19. Zentralzelle eines Archegoniums. Außer dem Kern und dem pyrenoidführenden Chromatophor im Plasma zahlreiche Chondriosomen.
Fig. 20. Peripherer Schnitt durch die in Fig. 19 dargestellte Zentralzelle. Neben den Chondriosomen intensiv gefärbte, ringförmige Körperchen.

Fig. 21. Fertig entwickeltes Archegonium. Eizelle und Bauchkanalzelle mit deutlichem Chromatophor und Chondriosomen.
Fig. 22. Sporenmutterzelle mit halbmondförmigem Chromatophor und schön ausgebildeten Chondriokonten.

Tafel II.

Anthoceros Husnoti, Fig. 25—38 u. 43—46; Anthoceros punctatus, Fig. 23, 24, 39—42 u. 47—49; Zygnema spec., Fig. 50—55; Spirogyra spec., Fig. 56—58; Oedogonium spec., Fig. 59.

Fig. 23—35 sind mit Zeiss Hom.-Imm. $\frac{1}{12}$", n. A. 1,3 und Comp.-Ok. IV, bei einer Tubuslänge von 170 mm gezeichnet worden. Vergr. 800:1. Fixierung und Färbung nach Benda.

Fig. 23. Zelle aus einem noch nicht in Archespor und Columella differenzierten Embryo von Anthoceros punctatus. Großer, um den Kern gekrümmter Chromatophor. Mitochondrien nicht gezeichnet.
Fig. 24. Junge Columellazelle aus einem sich differenzierenden Embryo von Anthoceros punctatus. Gestreckter, strangförmiger Chromatophor.
Fig. 25—35. Sporogenese von Anthocera Husnoti.
Fig. 25—29. Aufeinanderfolgende Stadien der Archesporzellenentwicklung. Es sind in den Zeichnungen nur Kerne und Chromatophoren berücksichtigt worden.
Fig. 30. Ursporenmutterzelle mit 2 Tochterchromatophoren.
Fig. 31 u. 32. Sporenmutterzellen, die eine mit ruhendem, die andere mit sich teilendem Chromatophor.
Fig. 33. Sporenmutterzelle mit 2 großen Tochterchromatophoren, deren Stroma infolge intensiver Stärkebildung nur noch als schaumiges Gerüstwerk vorhanden ist.
Fig. 34. Sporenmutterzelle mit 4 (wovon nur 3 sichtbar) Tochterchromatophoren. Kern in einem postsynaptischen Stadium der heterotypischen Teilung.
Fig. 35. Sporenzelle mit einem Chromatophor. An seiner Oberfläche zahlreiche ringförmige „Chondriosomen".

Fig. 36—38. Verschiedene Stadien aus der Antheridiumentwicklung von Anthoceros Husnoti. Die Figuren sind mit Zeiss Hom.-Imm. $\frac{1}{12}$", n. A. 1,3 und Comp.-Ok. VIII, bei einer Tubuslänge von 170 mm gezeichnet worden. Vergr. 1300:1. Fixierung und Färbung nach Benda.

Fig. 36. Junges Antheridium, dessen apikaler, fertiler Teil aus 8 (in der Zeichnung nur 4) Chromatophoren führenden Zellen besteht.
Fig. 37. Etwas älteres Antheridium nach Anlage der Wandzellen. Diese enthalten allein noch Chromatophoren.
Fig. 38. Spermatogene Zellen in Teilung. Haploide Chromosomenzahl 4.

Fig. 39—42. Teilung der Chromatophoren in Sporogonwandzellen von Anthoceros punctatus. Die Figuren sind mit Objektiv 7 und Comp.-Ok. IV, Tubuslänge 170 mm nach dem Leben gezeichnet worden. Vergr. 500:1.
Fig. 42. Die noch zusammenhängenden Chromatophoren haben pseudopodienartige Fortsätze getrieben.

Fig. 43. Wandzelle eines Sporogons von Anthoceros Husnoti. Der Chromatophorenteilung folgt die Teilung des Kerns nach. Diploide Chromosomenzahl 8. — Gezeichnet mit Zeiss Hom.-Imm. $\frac{1}{12}$", n. A. 1,3 und Comp.-Ok. VIII, Tubuslänge 170 mm. Vergr. 1300:1. Fixierung und Färbung nach Benda.

Fig. 44—46. Teilung der Chromatophoren und Pyrenoide in vegetativen Zellen von Anthoceros Husnoti. Vergr. 1300:1. Fixierung und Färbung nach Benda.

Fig. 44. Chromatophor mit ruhendem Pyrenoid.

Fig. 45. Stark eingeschnürter Chromatophor. Gleichmäßige Verteilung der Pyrenoidkörner auf die Tochterchromatophoren.

Fig. 46. Geteilte Chromatophoren. Die Pyrenoidkörner beginnen sich zu sammeln, sind aber noch in exzentrischer Lage.

Fig. 47—49. Teilung der Pyrenoide in den Chromatophoren von Anthoceros punctatus. Vergr. 1300:1. Fixierung absol. Alkohol; Färbung Ehrlich-Biondi.

Fig. 47. Ruhendes Pyrenoid.

Fig. 48. Teilung eines Pyrenoids. Die Pyrenoidkörner bleiben im Verbande.

Fig. 49. Vollendete Pyrenoidteilung.

Fig. 50—55. Zygnema spec. Gezeichnet mit Zeiss Hom.-Imm. $\frac{1}{12}$", n. A. 1,3 und Comp.-Ok. VIII, bei einer Tubuslänge von 170 mm. Vergr. 1300:1. Fixierung 70%iger Alkohol; Färbung Ehrlich-Biondi.

Fig. 50. Ruhendes, „kristalloides" Pyrenoid.

Fig. 51—53. Aufeinanderfolgende Stadien der Pyrenoidenteilungen.

Fig. 54 u. 55. Inäquale Pyrenoidenteilungen.

Fig. 56—58. Ruhende, „kristalloide" und sich teilende Pyrenoide von Spirogyra spec. Vergr. 1300:1. Fixierung 80%iger Alkohol; Färbung Ehrlich-Biondi.

Fig. 59. Teilung eines Pyrenoids von Oedogonium spec. Vergr. 1300:1. Fixierung 70%iger Alkohol; Färbung Ehrlich-Biondi.

Tafel III.

Anthoceros punctatus, Fig. 60—67; A. Husnoti, Fig. 68—71; Zygnema spec., Fig. 72—80.

Fig. 60—67. Anthoceros punctatus. Nach dem Leben gezeichnet mit Obj. 7, Comp.-Ok. IV, Tubuslänge 170 mm. Vergr. 500:1.

Fig. 60. Stärkereicher Chlorophyllstrang aus einer Columellazelle.

Fig. 61. Columellazelle. Teil einer aus 54 Einzelchloroplasten bestehenden Chlorophyllkette. Einige Chlorophyllkörner mit Stärke.

Fig. 62—65. Verzweigte und unverzweigte Chlorophyllketten in Epidermiszellen.

Fig. 66 u. 67. Elaterenzellen mit 5 und 7 getrennten, stärkehaltigen Chloroplasten.

Fig. 68—71. Anthoceros Husnoti. Die Figuren sind mit Zeiss Hom.-Imm. $\frac{1}{12}$", n. A. 1,3, Comp.-Ok. VIII, Tubuslänge 170 mm gezeichnet worden. Vergr. 1300:1. Fixierung und Färbung nach Benda.

Fig. 68. Chlorophyllstrang aus einer Epidermiszelle. Pyrenoidkörner verteilt auf verschiedene Stellen des Chromatophors.

Fig. 69. Chlorophyllkette aus einer Epidermiszelle. Pyrenoidkörner auf die Einzelchloroplasten verteilt.

Fig. 70. Chlorophyllstrang aus einer Columellazelle. Pyrenoidkörner aus dem Verbande gelöst und zerstreut.

Fig. 71. Chlorophyllkette aus einer Columellazelle. Pyrenoidkörner auf die Einzelchloroplasten verteilt.

Fig. 72—80. Zygnema spec. Die Zellen wurden nach dem Leben gezeichnet mit Obj. 7 und Comp.-Ok. IV, Tubuslänge 170 mm. Vergr. 500 : 1.

Fig. 72. Eben geteilte Zelle mit einem sternförmigen Chromatophor und einem Pyrenoid.

Fig. 73. In der Zelle links hat sich das Pyrenoid geteilt; in der Zelle rechts ist der Pyrenoidteilung die Teilung des Chromatophors nachgefolgt, so daß wieder die normale Zweizahl der Chromatophoren vorhanden ist.

Fig. 74. Chromatophor der oberen Zelle mit 2 Pyrenoiden; in der unteren Zelle 2 abnormal gelagerte Tochterchromatophoren.

Fig. 75. Vermehrung der Pyrenoiden in den beiden gestreckten Chromatophoren.

Fig. 76. Jede Zellhälfte enthält einen fast geteilten Chromatophor, so daß sofort nach der Zellteilung, die schon eingesetzt hat, jede Tochterzelle im Besitz von 2 Chloroplasten ist.

Fig. 77—80. Zellen, die im ruhenden Zustand (nicht etwa kurz vor der Teilung) mehr als 2 Chloroplasten aufweisen.

Parthenokarpie und Samenbildung bei Bananen.

Von **A. d'Angremond.**

(Mit Tafel IV—XI und 14 Abbildungen im Text.)

Vorwort.

Als ich mich, während meines Aufenthaltes (1905—1911) als Pflanzer in Surinam (Niederländisch-Guyana), zum Studium der Botanik entschloß, war es Herr Dr. E. Giltay, Wageningen, der mir neben vielen anderen wertvollen Anregungen den Rat gab, die Bananensorten, mit deren Anbau ich mich u. a. praktisch beschäftigte, auf Parthenokarpie zu untersuchen. Ich möchte auch an dieser Stelle Herrn Dr. E. Giltay für seine fortwährende freundliche Hilfe aufs herzlichste danken.

Der erste Teil meiner Arbeit enthält ausschließlich Ergebnisse meiner Beobachtungen und Experimente, die ich von 1909—1911 in Surinam ausgeführt habe.

Als ich im Jahre 1911 diese Untersuchungen abschließen mußte, siedelte ich nach Zürich über, um hier im Institut für Allgemeine Botanik die entwicklungsgeschichtliche und zytologische Bearbeitung des nach Angaben von Prof. Dr. A. Ernst fixierten Materials vorzunehmen. Die Vorarbeiten zu diesem zweiten Teil meiner Arbeit wurden im Oktober 1911 begonnen und die Untersuchungen im September 1913 beendigt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. A. Ernst sowohl für seine Ratschläge, als auch für das rege Interesse, das er stets meiner Arbeit entgegengebracht hat, und für die Liebenswürdigkeit, mir Bücher aus seiner Privatbibliothek zur Verfügung zu stellen, aufs beste zu danken.

Für Fruchtbildung ohne Bestäubung hat bekanntlich Noll [25]) die Bezeichnungen Parthenokarpie oder Jungfernfruchtbildung eingeführt. Seither ist dieser Begriff zu verschiedenen Malen wieder anders gefaßt worden.

Hans Winkler [35]) (pag. 393—396) ist für eine bedeutende Erweiterung des Begriffes, indem er Parthenokarpie als die Erzeugung von Früchten mit gar keinen oder mit tauben Samen definiert. Er unterscheidet dann zwischen stimulativer Parthenokarpie, bei der die taube Frucht nur nach Bestäubung mit eigenem oder fremdem Pollen, infolge eines Insektenstiches oder sonst einer Reizwirkung entsteht, und vegetativer Parthenokarpie, bei der die taube Frucht ohne alle Bestäubung oder sonstige äußere Reizung gebildet wird.

Fitting[11]) behält im Gegensatze hierzu Noll's Umgrenzung des Begriffes Parthenokarpie bei, indem er vom Begriffe der Parthenokarpie die Fälle ausschließt, bei welchen der Fruchtbildung eine Bestäubung vorausgegangen ist. An die autonome Parthenokarpie, welche der vegetativen Parthenokarpie Winkler's entspricht, reiht er die aitionome an, welche jene Fälle umschließt, wo die Fruchtbildung weder autonom noch durch Bestäubung, sondern durch andere äußere Reize ausgelöst wird.

Die ältesten Angaben über Parthenokarpie gehen weit über die Arbeit Noll's zurück. Bereits Camerarius[8]) (pag. 24, 25) konnte einige Fälle von Fruchtbildung ohne vorherige Bestäubung beobachten, so bei Morus nigra und Mercurialis. Ausführlicher behandeln J. Gärtner[14]) und C. F. Gärtner[13]) (pag. 558—568) das „Fruchtungsvermögen" der Gewächse.

Müller-Thurgau[22]) (pag. 154—164) beschrieb die Entstehung kernloser Beeren bei den Trauben. In einer folgenden Arbeit[23]) berichtet er über die verschiedenen Ursachen, die Befruchtung verhindern können, und stellt fest, daß oft infolge ungünstiger Ernährungsverhältnisse, wie sie z. B. bei kalter Blütezeit eintreten können, eine Befruchtung ausbleibt. In einer späteren Arbeit[24]) berichtet er näheres über eingehende Untersuchungen an der Weinrebe. Es zeigte sich, daß durch Ringeln einzelner Triebe unterhalb der Trauben unbestäubte Blüten, die sonst abfallen würden, zur Jungfernfruchtbildung veranlaßt werden. Bei einigen Sorten zeigte sich selbst das Ringeln überflüssig, es liegt autonome Parthenokarpie vor.

Kirchner[18]) stellte fest, daß die Früchte der kernlosen Mispel sich parthenokarp entwickeln und spätere Untersuchungen von ihm[19]) an Bryonia dioica, Gurken, Melonen, Kürbissen zeigten, daß auch hier Fälle von Parthenokarpie vorliegen.

Zwei japanische Forscher, Kumagai[21]) und Tamari[32]), stellten Parthenokarpie an einer Orangen-Art ohne Kerne, und für Diospyros Kaki fest.

Für die Gurke stellte Noll[25]) die Parthenokarpie wissenschaftlich fest.

Ausführliche Arbeiten von Ewert[5, 6, 7, 8, 9, 10]) behandeln die Parthenokarpie der Obstbäume. Er wies bei Äpfeln und Birnen Parthenokarpie nach. Von den untersuchten Sorten zeigten sich $10^1/_2$ % der Äpfel und $68^7/_{10}$ % der Birnensorte parthenokarp. Bei vielen anderen Früchten fand er nur mangelhafte oder gar keine Parthenokarpie.

Bei der Stachelbeere [7, 9]) konnte er durch Ringeln sehr schöne parthenokarpe Früchte erhalten. Man ersieht daraus die große Übereinstimmung der Resultate mit jenen der gleichartigen Versuche von Müller-Thurgau an der Weinrebe.

Interessant sind auch die Untersuchungen von Osterwalder [26]), welche die Parthenokarpie bei Birnen und Äpfeln bestätigen. Er wies nach, daß die sogenannte „Selbstfertilität" bei Äpfeln und Birnen nicht besteht, da die eigenen Pollenkörner auf den Narben wohl keimen, aber von der Narbe aus nicht weiter als $3-3^1/_2$ mm in den Griffel hineinwachsen.

Die erwähnten Fälle beweisen also, daß Parthenokarpie im Pflanzenreich ziemlich verbreitet ist.

Zu den ersten Pflanzen, für welche in der Literatur Parthenokarpie angegeben worden ist, gehören auch die Eßbananen. Mehrere Autoren führen die Bananen als parthenokarp auf, während andere dies als noch nicht bewiesen erachten.

Die ältesten Angaben über die Parthenokarpie bei den Bananen stammen von den beiden Gärtner. Sowohl J. Gärtner [14]) (pag. LXII bis LXIII) als C. F. Gärtner [13]) führen die Bananen als Beispiel für „falsche Befruchtung" oder für „Fruchtungsvermögen" an.

In einem Briefe an Kronfeld [20]) (pag. 65—66) führt Fr. Müller die Bananen als Beispiel für Parthenokarpie an. In K. Schumann's Musaceae [30]) (pag. 9) findet man folgenden Passus:

„In dem Königl. Botanischen Garten von Berlin erzeugen die Bananen nach der Blüte regelmäßig voll entwickelte Früchte; die Befruchtungsweise konnte hier nicht ermittelt werden."

Und bei Noll [25]) (pag. 152) folgende Äußerung:

„Bezüglich der Bananen, deren angebaute Varietäten fast alle samenlos sind, scheinen keine exakten Untersuchungen vorzuliegen, die der Feststellung galten, ob eine Bestäubung als Entwicklungsreiz nötig oder überflüssig ist. Dem Vortragenden ist wenigstens keine Literaturangabe darüber zugänglich geworden. In Engler-Prantl's Natürlichen Pflanzenfamilien findet (Musaceen, pag. 4) nur die Tatsache Erwähnung, daß den angebauten Musa-Arten die Samen fehlen und pag. 5, daß Entwicklung und Nichtentwicklung der Samen und das Fleischigwerden der Früchte bei einzelnen wilden Arten in Abhängigkeit vom Standorte zu stehen scheinen, wofür das Verhalten von Musa Fehi Bert. als Beleg angeführt wird. In dem erwähnten Briefe Fr. Müller's (l. c. pag. 67) findet sich die gelegentliche Bemerkung, daß der Blütenstaub der kultivierten Musa-Arten untauglich sei. Ob er untauglich zur Be-

fruchtung oder auch untauglich zum Keimen oder zu irgend einer Reaktion auf der Narbe ist, wird nicht gesagt; darauf käme es aber hier gerade an, wenn nicht die Bestäubung an sich überflüssig ist, worüber aber auch Angaben fehlen."

Paul Jähkel[16]) (pag. 8) und Richard Rung[28]) (pag. 3) nennen die Eßbananen parthenokarp, und auch Tischler[34]) und Baumgartner[2]) (pag. 17) reihen die Eßbananen unter die Parthenokarpen ein.

Ein experimenteller Nachweis für die Parthenokarpie der Bananen stand also noch aus. Er ist durch die Ergebnisse der nachfolgend beschriebenen Versuche gegeben.

I. Morphologische und experimentelle Studien über die Fruchtbildung bei samenhaltigen und samenlosen Bananen in Surinam.

1. Die Entwicklung des Bananenblütenstandes.

Die eigentliche Achse der Bananenpflanze bleibt bekanntlich längere Zeit unter der Erde; der oberirdische Teil, der sogenannte Scheinstamm, ist aus den Scheiden der Laubblätter, die einander fest umschließen, aufgebaut. Jedes neue Laubblatt muß sich von unten her seinen Weg nach oben außen durch den Scheinstamm bahnen. Wenn endlich der Vegetationspunkt in der Bildung des Blütenstandes aufgeht, muß auch dieser den langen Weg von unten nach oben durch den Scheinstamm hindurch zurücklegen. Dann wächst also der eigentliche Stamm im Innern des Scheinstammes nach oben.

Unmittelbar bevor er nach außen hervortritt, wird sein baldiges Erscheinen durch das Hervortreten des letzten Laubblattes verraten. Dieses hat eine ganz kleine, meistens auch stark deformierte Blattspreite. Da der Vegetationspunkt zuletzt, wie bereits gesagt, ganz in der Bildung des Blütenstandes aufgeht, hört natürlich mit dem Hervorbrechen dieses Blütenstandes oben aus dem Scheinstamme die Neubildung von Blättern auf. Hieraus geht hervor, daß die Abbildung in Schumann's Musaceae[31]) (pag. 20) der Wirklichkeit nicht entspricht. In der Abbildung sieht man drei Bananenpflanzen, die hintere umgefallen, die mittlere jung, die vordere schon mit einem Blütenstand. Die Abbildung der mittleren Pflanze ist ungefähr naturgetreu; in der Mitte der bereits ausgebreiteten Laubblätter steht aufrecht das jüngst erschienene, noch eingerollte Blatt. Die vordere Pflanze aber zeigt in der Abbildung noch ein eingerolltes Laubblatt und zugleich einen mehrere Wochen alten Blütenstand. Dies und das Fehlen des mißbildeten kleinen Laubblattes, sowie der, neben der großen Pflanze

immer vorhandenen, aus dem Boden hervorbrechenden Seitensprosse (s. z. B. meine Tafel X) geben eine falsche Vorstellung von dem Habitus der Bananenpflanze.

Sehr kurz nach dem Hervortreten des letzten Laubblattes erscheint die große Knospe des Blütenstandes. Sobald die Achse unter der Knospe genügend gewachsen ist, biegt sich diese nach unten um und wächst abwärts. Der Blütenstand besteht aus einer Achse, an welcher in spiraliger Anordnung große, meist rot oder braungefärbte Deckblätter entspringen. In der Achsel eines jeden Deckblattes (mit Ausnahme der ersten zwei oder drei) steht eine Blütenschar. Solange die Internodien noch sehr kurz sind, hüllen die ersten Deckblätter die Knospe völlig ein. Wenn aber das Längenwachstum der ersten Internodien anfängt, wird der vordere Teil der Knospe aus der Umhüllung der ersten Deckblätter herausgeschoben, und diese letzteren können sich nun vom Knospenkörper abbiegen. Dieser Prozeß wiederholt sich fortwährend mit den folgenden Deckblättern, und so gelangen nach und nach alle Deckblätter in Freiheit, während sich die Knospe selbst dem Boden mehr und mehr nähert und natürlich auch beständig an Größe abnimmt (Taf. IX). Die ersten 1—3 Deckblätter enthalten in ihren Achseln keine Blüten. Die folgenden 6—12 oder mehr tragen nur sogenannte weibliche „Trugzwitterblüten“*). Dann folgen solche, die neben weiblichen auch wirklich zwitterige enthalten (solche können auch fehlen) und zuletzt kommen nur noch Brakteen mit sogenannten männlichen Trugzwitterblüten.

Die Loslösung der ersten Deckblätter vom Knospenkörper erfolgt ziemlich rasch, so daß z. B. am 1. Tage das erste Deckblatt sich abhebt, am 2. Tage das zweite, dritte und vierte, am 3. Tage das fünfte und sechste, am 4. Tage das siebente und achte usw.

Nachher erfolgt die Entwicklung regelmäßiger, in der Weise, daß die Brakteen mit männlichen Trugzwitterblüten fast ausnahmslos je eine pro Tag in den Nachmittagsstunden sich öffnen.

Innerhalb der einzelnen Blütenschar sind bei den Eßbananen die Blüten in zwei Reihen angeordnet und infolge des Umbiegens der

---

*) Die Bezeichnung „Trugzwitter“ ist von Baumgartner vorgeschlagen worden. Sie scheint mir dem Zweck zu entsprechen: „Weibliche Trugzwitter“ sind solche Blüten, die ausgesprochen weiblich sind und in denen das männliche Geschlecht nur durch Staminodien vertreten ist; „männliche Trugzwitter“ dagegen enthalten entwickelte Antheren, der Fruchtknoten ist aber stark reduziert und enthält keine Samenanlagen.

Blütenstandknospe nach unten gerichtet. Zuerst hebt sich das Deckblatt stark von der Knospe ab; entweder bleibt es gerade oder es rollt sich nach rückwärts auf, wie dies aus Taf. IX ersichtlich ist. Nach einigen Tagen fällt es als Ganzes ab. Die weiblichen Trugzwitterblüten stellen sich mit ihren ungefähr 10 cm langen unterständigen Fruchtknoten zuerst in horizontale Lage, nachher krümmen sie sich stark nach oben*). Die männlichen Trugzwitterblüten dagegen fallen meistens bereits nach 24 Stunden samt dem Deckblatt ab. Die Folge davon ist, daß nach einigen Wochen der Blütenstand nur noch aus den 6—12 oder mehr Gruppen von nach oben gerichteten jungen Früchten besteht, sodann nach der Spitze zu aus einem langen Achsenstiel, an dem die vielen Narben die Stelle zeigen, wo früher die Brakteen mit männlichen Trugzwitterblüten saßen. An seinem Ende sitzt die ganz klein gewordene Knospe, die noch fortwährend jeden Tag ein Deckblatt mit einer Schar männlicher Blüten abgliedert (Taf. IX).

Die jungen Früchte nehmen nach und nach an Größe und Dicke zu. Zuerst fällt das Perianth ab; der vertrocknete Griffel mit der Narbe verbleibt noch an seiner Stelle bis wenige Wochen vor der Reife. Haben die Fruchtknoten eine Länge von etwa 10—15 cm und einen Umfang von ungefähr 7 cm, so beträgt bei den reifen Früchten die Länge ca. 22 cm und der Umfang etwa 15 cm. Diese Zahlen beziehen sich auf die Früchte von „Gros-Michel".

Wie ich oben bereits bemerkte, enthalten die ersten Brakteen Blüten, die ausgesprochen weiblichen Charakter zeigen, und nur durch das Vorkommen von fünf verkümmerten Staminodien, die meistens nur noch aus dem Filament bestehen, ihre ursprüngliche zwitterige Anlage verraten. Diese Blüten besitzen einen sehr langen, unterständigen Fruchtknoten, der in seinen drei Fruchtfächern, je in zwei Reihen angeordnet, zahlreiche Samenanlagen enthält. In den Brakteen, die denjenigen mit männlichen Trugzwittern unmittelbar vorausgehen, können sich auch einzelne Blüten vorfinden, wo ein oder mehrere Staubblätter vollkommene oder teilweise vollkommene Antheren mit Pollen aufweisen. Die männlichen Trugzwitterblüten haben einen kleinen „Fruchtknoten" (Taf. X), der meistens ganz von Nektardrüsen besetzt ist und noch einen kleinen Griffel mit kleiner Narbe trägt.

---

*) Wie ich durch einige einfache Versuche nachweisen konnte, sind die Fruchtknoten der Eßbananen von Musa ornata chittagong und Musa basjoo negativ geotropisch.

Die hier mitgeteilte Beschreibung bezieht sich wiederum auf die „Gros-Michel“ Banane. In der Hauptsache ist sie auch für die „Appelbacove“, Musa Cavendishii Lamb., Musa basjoo Sieb. et Zucc. und Musa ornata chittagong gültig. Bei Musa orn. chitt. steht der Blütenstand aufrecht und in der Achsel der Deckblätter sind die Blüten in einer einzigen Reihe angeordnet (Taf. XI).

Versuche über Parthenokarpie stellte ich bei der Gros-Michel Banane, bei der Appelbacove, bei Musa Cavendishii, bei Musa basjoo und bei Musa ornata chittagong an.

Die Gros-Michel und Appelbacove sind zwei Varietäten von Musa paradisiaca L. subsp. sapientum (L.) O. Ktze. Die Gros-Michel ist diejenige Banane, die in Amerika am meisten angebaut wird und deren Früchte in großen Quantitäten nach New-York und England exportiert werden. Die Appelbacove wird in Surinam hauptsächlich nur in jungen Kakao- und Kaffeepflanzungen als Schattenpflanze für die jungen Bäumchen angebaut. Ihre Früchte werden auf dem lokalen Markte verkauft. Sie unterscheidet sich von der Gros-Michel u. a. durch die geringere Zahl Gruppen mit weiblichen Trugzwittern und durch den anderen Bau der Blütenstandknospe. Hier reichen die ältesten Deckblätter nämlich nicht ganz bis zu der Spitze der Knospe und verursachen dadurch einen dachziegeligen Habitus. Taf. X, wo links die Knospe der Appelbacove, rechts die der Gros-Michel abgebildet ist, erläutert diesen Unterschied besser, als Worte es tun können.

Musa ornata chittagong ist eine Art, die in dem botan. Garten in Paramaribo unter diesem Namen vorkommt. Sie gehört unzweifelhaft zum Subgenus Rhodochlamys. Ich habe versucht, sie mittelst der Tabelle in Schumann's Musaceae zu bestimmen. Es war mir aber nicht möglich. Die Pflanze stimmt mit keiner der Beschreibungen vollkommen überein. Ich kann nur ausdrücklich betonen, daß sie nicht Musa rosacea Jacq. Fragm. ist. Man könnte dies vielleicht vermuten, weil Schumann auf pag. 24 als synonym für Musa rosacea, Musa ornata Roxb. beng. angibt.

2. Nachweis der autonomen Parthenokarpie bei Musa paradisiaca L. subsp. sapientum (L.) O. Ktze. (Var. Gros-Michel und Var. Appelbacove) und bei Musa Cavendishii Lamb.

Zur Feststellung der Parthenokarpie ist es notwendig, die Blütenstände so zu umhüllen, daß Zutritt fremden Pollens vollkommen ausgeschlossen ist. Wenn man nun zu gleicher Zeit dafür sorgt, daß Blütengruppen, die bereits Blüten mit pollenproduzierenden Antheren

enthalten, vor dem Öffnen des betreffenden Deckblattes abgebrochen werden, so ist man sicher, daß die Narben der in den Achseln der ersten Deckblätter stehenden weiblichen Trugzwitter vor Bestäubung geschützt sind.

Zur Einhüllung gebrauchte ich beiderseits offene Säcke aus dichtem Kattun, denen drei Bambusreifen die gewünschte zylindrische Form gaben. Die Säcke hatten einen Diameter von ungefähr 55 cm und eine Länge von ca. 170 cm. Zur Untersuchung wurden nur solche Blütenstände verwendet, an denen noch alle Deckblätter fest geschlossen waren. Wurde zur Einhüllung geschritten, so schnitt ich die leeren Deckblätter ab, um mehr Platz rund um die Blütenstandsachse zu gewinnen. Dann wurde unterhalb der Knospe, rund um die Achse ein ca. 20 cm breiter Streifen Bruns'sche Watte einige Male herumgewickelt und hierauf in regelmäßigen Falten das obere freie Ende des Sackes festgebunden. Wurde nun noch das untere Ende über einem dicken Wattepfropf zugebunden, so war der Blütenstand innerhalb des Sackes vor jedem Eindringen von Pollen geschützt. Die Watte diente dazu, jedes Eindringen von pollenübertragenden Insekten vollständig auszuschließen. Tafel X zeigt einen in dieser Weise eingeschlossenen Blütenstand der Gros-Michel Banane. Innerhalb des Sackes geht die Entwicklung des Blütenstandes ungestört vor sich. Die Deckblätter öffnen sich in regelmäßiger Weise und die Blüten können sich frei entfalten. Erstere heben sich ganz in die Höhe oder rollen sich auf, indes die Blüten sich allmählich nach oben krümmen. Nach einigen Tagen fallen die Deckblätter ab. Zweimal täglich öffnete ich jeden Sack an der Unterseite, entfernte die abgefallenen Deckblätter und untersuchte durch Abbiegen der nächstfolgenden zwei, noch geschlossenen Deckblätter, ob in deren Achseln sich bereits Blüten mit pollenproduzierenden Antheren vorfänden. War dies der Fall, so wurde sofort das ganze Deckblatt mit den darin befindlichen Blüten abgebrochen und ebenso von nun an alle folgenden Brakteen samt Inhalt.

So wurde also auch innerhalb der einzelnen Blütenstände Pollenübertragung vollständig verhindert.

Sobald zwischen den Gruppen mit weiblichen Trugzwittern und der fortwährend weiterwachsenden Knospe genügend Platz entstanden war, wurde das untere Ende des Sackes an dieser Stelle rund um die von Watte umhüllte Achse festgebunden. Es waren nun nur noch die weiblichen Trugzwitter im Sack eingeschlossen, und die Knospe mit den männlichen Trugzwittern entwickelte sich außerhalb des Sackes weiter. Auf Tafel X bemerkt man unterhalb des Sackes die Knospe mit den männlichen

Trugzwittern; eben öffnet sich ein Deckblatt. Von diesem Zeitpunkt an war es nur noch nötig, den Sack gelegentlich zu öffnen und die abgefallenen Perianthteile zu entfernen. Es zeigte sich, daß die Entwicklung innerhalb des Sackes genau so vor sich geht wie im Freien. Auch die Zeit, die der Blütenstand braucht, um reife Früchte zu liefern, ist dieselbe. Von dem Moment des Hervortretens der Knospe aus dem Scheinstamm bis zum Stadium, da die Bananenbüschel verkaufsfähig sind, berechnet man eine Entwicklungszeit von 3—3½ Monaten*). Zwei der Blütenstände schloß ich in der oben beschriebenen Weise am 6. Aug. 1910 ein; die daraus hervorgegangenen Fruchtbüschel wurden am 4. Nov. 1910 an die „United Fruit Company“ verkauft. Dies darf wohl zugleich als Beweis gelten, daß diese Früchte sich ganz normal entwickelt haben, wenn man bedenkt, wie peinlich genau beim Verkauf Büschel um Büschel von den Beamten der U. F. C. geprüft werden. Tatsächlich ist kein Unterschied zwischen Früchten, die sich innerhalb des Sackes und solchen, die sich im Freien entwickelt haben, wahrzunehmen.

Im ganzen umhüllte ich 20 Blütenstände der Groß-Michel, Appelbacove und Musa Cavendishii mit insgesamt 2914 Blüten. Jeder Fruchtknoten entwickelte sich zu einer völlig normalen Frucht. Damit ist bewiesen, daß bei den genannten Eßbananen die Fruchtbildung völlig unabhängig von der Bestäubung ist.

Auch untersuchte ich noch zwei Blütenstände auf andere Art. Beide wurden in der bekannten Weise eingehüllt. Dann löste ich Stück für Stück die Deckblätter ab und schnitt mit einem scharfen Messer von allen Blüten Perianth, Staminodien sowie Narbe und Griffel ganz ab. Die verbliebenen Fruchtknoten entwickelten sich trotz der rohen Behandlung ebenfalls ganz normal. Gleiche Versuche nahm ich auch mit Blütenständen von Musa basjoo und Musa orn. chitt. vor. Beides sind samenproduzierende Musaceen. Die Einhüllung war im Prinzip dieselbe, nur daß die Säcke kleiner waren als bei den Eßbananen, und daß bei der Einhüllung des Blütenstandes von Musa orn. chitt., der aufrecht wächst, der Sack an eine Stange aufgehängt werden mußte. Im übrigen war die Behandlung ganz dieselbe. Es zeigte sich, daß, wo die Narben der Blüten unbestäubt blieben, die Frucht-

*) Die in Surinam angepflanzten Bananen sind für den New-Yorker Markt bestimmt. Deshalb müssen die Früchte, bevor sie ganz reif sind, geerntet werden, damit sie den 10tägigen Transport in den abgekühlten Schiffsräumen überstehen können. Läßt man die Büschel noch 2 Wochen länger an den Pflanzen hängen, so werden sie vollkommen reif und dadurch transportunfähig.

knoten sich nicht weiter entwickelten, und Messungen wiesen denn auch nach, daß kein weiteres Wachstum stattgefunden hatte. Die Fruchtknoten fielen jedoch nicht ab, sondern verblieben an der Achse bis zur Reife, d. h. bis sie gelb wurden. Diese Zeit war nur wenig kürzer als die Zeit, welche samenhaltige Früchte aus bestäubten Blüten zur Reifung brauchen.

Zur Demonstration der Größenunterschiede zwischen bestäubten und unbestäubten Fruchtknoten stellte ich folgenden Versuch an. Von einem eingehüllten Blütenstand von Musa orn. chitt. bestäubte ich in jeder Schar einige Blüten reichlich mit Pollen dieser Art, nachdem ich zuvor die Narben der übrigen Blüten in Watte eingehüllt hatte. Hier waren die letzteren also doppelt geschützt. Die Umhüllung des ganzen Blütenstandes hatte hier denn auch einen ganz anderen Zweck als bei den übrigen Versuchen. Sie sollte die künstlich bestäubten Narben des Blütenstandes vor den räuberischen Bienen schützen, die ohne diesen Schutz nicht nur den Staub aus den Antheren, sondern auch von den bestäubten Narben unbedeckter Blüten weggeholt hätten. Auf Tafel XI ist ein etwa 2 Monate alter Blütenstand photographisch wiedergegeben. Von der ersten Gruppe wurden zwei Blüten bestäubt und zwei vor Bestäubung geschützt, in der zweiten ebenfalls zwei bestäubt, drei geschützt usw. Auf dem Bilde ist leicht ersichtlich, daß in den sechs Gruppen nur die Fruchtknoten der bestäubten Blüten sich stark entwickelt haben, während die unbestäubten klein und dünn geblieben sind. Neben dem Unterschied in der Größe ist auch ein deutlicher Unterschied in der Farbe vorhanden. Die ausgewachsenen Früchte sind vor der Reife dunkelgrün, während die unentwickelten eine gelbgrüne Farbe besitzen, ein Unterschied, der sich auch in den Helligkeitsunterschieden in der Abbildung zeigt. Das Bild weist ferner die Blütenstandsknospe auf, woran zwei Brakteen sich geöffnet haben. In den Achseln stehen die männlichen Trugzwitter. Es zeigt sich also, daß bei den beiden samentragenden Musaceen Bestäubung zur Fruchtbildung unbedingt notwendig ist.

An dieser Stelle möchte ich mit einigen Worten auf die Bedeutung der Parthenokarpie für die Bananenkultur hinweisen.

Der Bananenhandel verlangt schön gefüllte, ringsum von dicken fleischigen Früchten besetzte Fruchtbüschel. Wäre die Fruchtbildung von Bestäubung abhängig, so würden sehr viele Blüten es nicht zur Fruchtbildung bringen, weil die Eßbananen fast nur untauglichen Pollen produzieren und Bestäuber — ich rede hier von den Verhältnissen in Surinam — nur wenige vorhanden sind. Nur da, wo die Anpflanzungen

an Wälder grenzen, findet regelmäßiger Bienen- und Wespenbesuch statt; gegen das Innere der großen Bananenpflanzungen von 100 und mehr Hektaren nimmt die Zahl der Blumenbesucher sehr stark ab; Honigvögel kommen nur sehr selten vor. Außerdem sind die Pflanzer gezwungen, die Bienen fortwährend zu vernichten. Diese Bienen sammeln nämlich zum Nestbau auch das Wachs von jungen Bananenfrüchten, die mit einem Häutchen dieser Substanz versehen sind. Sie beißen das Wachs weg und beschädigen dabei die Epidermis, was zur Folge hat, daß diese Stellen bald schwarz werden. Die kleinen Bißnarben wachsen während des Wachstums der Frucht erheblich aus, so daß die reifen Früchte nachher ebensoviele schwarze, rundliche Flecken aufweisen; sie sind, um in der Terminologie der „United Fruit Company“ zu reden, „spotted“. Solche Fruchtbüschel werden von der U. F. Co. nicht gekauft, weil die Ladenhändler in Amerika nur Fruchtbüschel mit ganz schönen, völlig goldgelben Früchten kaufen wollen. Da die Bienen an den Rändern der Anpflanzungen großen Schaden anrichten, werden ihre Nester fortwährend aufgesucht und nachts verbrannt. Doch auch an Stellen, wo viel Bienenbesuch stattfindet, wie an den Standorten der Musa basjoo und Musa orn. chitt., ließ sich feststellen, daß, obwohl diese Pflanzen sich eines sehr regen Besuches erfreuten, die Bestäubung relativ unvollkommen stattfand. Diese Bananensorten besitzen, wie schon erwähnt wurde, gut keimenden Pollen im Überfluß, und auch die Samenanlagen sind völlig normal. Künstliche Bestäubung ergab denn auch Früchte mit prall angefüllten Samen. Bei ihrem Besuch beißen aber die Bienen das Perianth der weiblichen Trugzwitter an der Basis durch und gelangen so zum Nektar, statt von oben her, der Narbe entlang in das Perianth einzudringen. Ferner suchen sie, nachdem sie fast allen Pollen von den Antheren weggeholt haben, noch die Narben nach etwa vorhandenem Pollen ab. Wenn bei diesen Arten, wo sowohl Bienenbesuch als guter Pollen im Überfluß vorhanden ist, die Bestäubung doch relativ mangelhaft ist, da ist leicht ersichtlich, daß in den ausgedehnten Eßbananenpflanzungen, wo der Pollen fast völlig untauglich ist, von Bestäubung überhaupt keine Rede sein kann.

Nach der sicheren Feststellung, daß die Bestäubung für die Fruchtbildung der Eßbananen unnötig ist, drängte sich sofort die weitere Frage auf: Wenn auch die Bestäubung unnötig ist, hat sie vielleicht doch Einfluß auf die Gestaltung der Früchte?

Dies führte mich zur Untersuchung des Pollens der Eßbananen. Es zeigte sich, daß der Pollen derselben zum größten Teil keimungs-

unfähig ist. Eine Bestäubung der Narbe mit eigenem Pollen ließ daher von vornherein wenig positive Resultate erwarten. Deshalb bestäubte ich die Blüten von Gros-Michel mit Pollen von Musa orn. chitt. Diese Bestäubung blieb aber ohne jeglichen sichtbaren Einfluß auf die äußere Gestalt der Früchte. Sodann versuchte ich die Frage zu lösen, weshalb bei den Eßbananen keine Samen gebildet werden. Diese Frage ließ sich zunächst auf zwei andere zurückführen, nämlich: Ist der Pollen von Gros-Michel und Appelbacove normal? sind die Samenanlagen der beiden Varietäten normal?

3. Untersuchungen über den Pollen von Gros-Michel, Appelbacove, Musa basjoo Sieb. et Zucc. und Musa ornata chittagong.

Die Pollenkörner von Gros-Michel wurden in 8 % Zuckerlösung untersucht, da sie im Wasser platzen. Schon eine oberflächliche Beobachtung zeigt beträchtliche Größenunterschiede zwischen den einzelnen Körnern und häufige Plasmaarmut. Während die Messungen an lebenden Pollenkörnern von Musa ornata chittagong eine wenig schwankende Größe ergaben, sind die Größenunterschiede derjenigen von Gros-Michel bedeutend. Die Durchschnittsgröße der Pollenkörner bei Musa orn. chitt. schwankt zwischen 95 und 116 μ. Dagegen fand ich bei Gros-Michel Körner mit einem Durchmesser von 84 μ neben solchen mit einem Durchmesser von 182 μ. In den Körnern waren keine Kerne zu entdecken. Diese sind in den plasmaarmen Körnern, die oft ganz weißlich sind, wahrscheinlich bereits abgestorben. In den plasmareicheren Körnern war dieses viel zu dicht und grobkörnig, als daß man die Kerne hätte entdecken können. Fixierung und Färbung in Methylgrün-Essigsäure machte die Sache nicht deutlicher. Zur weiteren Untersuchung wurden jüngere Stadien herangezogen. Dies war sehr leicht möglich, da jede Knospe, die nur noch männliche Trugzwitter enthält, eine lückenlose Serie von reifen bis zu den allerjüngsten Entwicklungsstadien bietet. Wenn ich eine solche Knospe schälte und die Brakteen mit der darin befindlichen Blütenschar nummerierte, so fand ich in den Blüten aus dem 15. Deckblatte Pollenkörner, die weniger dicht mit Plasma gefüllt waren, und da zeigte sich auch öfters sehr deutlich der vegetative Kern und die generative Zelle. Diese letztere lag meistens so, wie dies in Taf. IV, Fig. 11 abgebildet ist. Auch fand ich solche Körner, in denen die generative Zelle noch an der Wand lag. Ganz übereinstimmende Stadien waren auch bei den jungen Pollen-

körnern von Musa orn. chitt. nachzuweisen. Ich fand sie hier sehr schön in den Blüten des 10. Deckblattes, während ich in Blüten des 11. Deckblattes meistens Körner ohne generative Zelle sah. Teilungsstadien waren am lebenden Material nicht zu sehen.

Bei der Appelbacove zeigten sich die Antheren fast leer. Eine Untersuchung des Pollens oder Keimungsversuche damit waren denn auch ausgeschlossen. Die in Zürich ausgeführte Untersuchung der Pollenentwicklung hat dann auch bei dieser Sorte eine frühzeitige Verkümmerung der Pollenkörner ergeben, worauf ich unten zurückkommen werde.

Dann untersuchte ich, ob die Pollenkörner von Gros-Michel keimungsfähig seien, und stellte zu diesem Zweck Kulturen im hängenden Tropfen feuchter Kammern an. Als Nährlösung verwendete ich eine Zucker-Gelatine-Lösung und probierte die richtige Konzentration aus. Ich gebrauchte eine $1\,^1/_2\,\%$ige Gelatine-Lösung in Wasser und gab derselben 3, 5, 7—29 % Rohrzucker zu. Es zeigt sich, daß in 8, 9, 10, 11 und 12 %ige Zuckerlösung die Pollenkörner-Keimung möglich ist, daß aber von den vielen ausgesäten Körnern in Wirklichkeit nur äußerst wenige keimen. Die Keimung der Gros-Michel Pollenkörner setzt zu ganz verschiedenen Zeiten ein. Sofort nach dem Aussäen zeigt sich in den Pollenkörnern eine sehr lebhafte Plasmaströmung, die lang andauern kann, ohne zur Keimung zu führen. Ich fand Pollenkörner, die binnen 15 Minuten zu keimen anfingen und solche, die erst nach 1—3 Stunden die Exine zersprengten und einen Schlauch bildeten. Die ganz kleinen und ebenso die größten Pollenkörner keimten nie. Das kleinste Korn, das ich keimen sah, hatte einen Durchmesser von 116 μ und das größte einen solchen von 146 μ. Bei den keimenden Pollenkörnern war das Wachstum des Schlauches oft sehr kräftig, so daß man die Spitze des Schlauches bei etwa 400facher Vergrößerung sehr deutlich im Gesichtsfelde des Mikroskopes weiter rücken sah. Bei einem Pollenkorn von Gros-Michel fand ich, daß die Wachstumsschnelligkeit während mehreren Stunden ungefähr dieselbe blieb, und daß der Schlauch in 3 Minuten sich um ungefähr $12\,^1/_2\,\mu$ verlängerte. Ein anderes Pollenkorn wies dagegen ein viel langsameres Wachstum auf und verlängerte sich in 25 Minuten nur um 4,16 μ.

Ein Längenzuwachs von $12\,^1/_2\,\mu$ in 3 Minuten entspricht vollkommen der Wachstumsschnelligkeit, die ich bei den meisten Pollenschläuchen von Musa orn. chitt. feststellte. Dieser Pollen keimt außerordentlich gut, und die Wachstumsmessungen ergaben einen Zuwachs von ungefähr 4 μ pro Minute. Nur oberflächlich untersuchte ich die

Keimungsfähigkeit des Pollens von Musa Cavendishii. Ich sah hier nur ein einziges Pollenkorn keimen.

Nebenbei muß ich noch kurz das Verhalten einzelner Pollenschläuche von Musa parad. subsp. sapientum var. dacca (Horan.) Bak. mitteilen. Auch hier keimten nur wenige Pollenkörner. Einige Schläuche wiesen aber die Merkwürdigkeit auf, daß sie sich in zwei Zweige spalteten, von denen jeder für sich weiter wuchs, während sie an der Basis miteinander in Verbindung blieben.

Bei der Gros-Michel fand ich einigemale gekeimte Pollenkörner in eben geöffneten Antheren, und einmal sogar in einer noch geschlossenen Anthere, deren Inhalt in die Beobachtungsflüssigkeit ausgepreßt worden war. Der Pollenschlauch lag geschlängelt in der Flüssigkeit und wies, in gerader Linie gemessen, eine Länge von 1020 μ auf. In geöffneten Antheren von Musa orn. chitt. fand ich regelmäßig Pollenschläuche.

Ich untersuchte ferner, ob die Narbe eine anziehende Wirkung auf die Pollenschläuche ausübte. Gute Resultate erhielt ich in einer 8%igen Zuckerlösung, worin 10% Gelatine gelöst war. Legte ich bei den verschiedenen Versuchen an den Rand des Nährflüssigkeitstropfens ein Narbenstück von Musa orn. chitt., so zeigte sich meistens ein starkes Wachstum der Schläuche in der Richtung gegen das Narbenstückchen hin. Ähnliches konnte ich auch bei den Pollenkörnern von Gros-Michel beobachten. Messungen über die Wachstumsschnelligkeit der Pollenschläuche von Musa orn. chitt. ergaben bei diesen Versuchen einen maximalen Zuwachs von 24 μ in 3 Minuten, also fast doppelt so viel als in den früheren Kulturen ohne Narbenstückchen.

Ähnliche Versuche machte ich mit Stückchen der Narben von Gros-Michel und Appelbacove, um festzustellen, ob die Pollenschläuche von Musa orn. chitt. von diesen angezogen werden oder nicht. Ich legte also ein Narbenstückchen einer Gros-Michel Blüte an den Rand des dickflüssigen Zucker-Gelatinetropfens und säte in einiger Entfernung die Pollenkörner von Musa orn. chitt. aus. Fast immer zeigten die Pollenschläuche ein starkes Wachstum in der Richtung des Narbenstückchens.

Auch untersuchte ich, ob Samenanlagen von Gros-Michel und Appelbacove einen solchen Einfluß auszuüben imstande wären. Davon war aber nichts zu bemerken.

4. Über Samenbildung bei Eßbananen.

Nachdem ich festgestellt hatte, daß die Pollenkörner von Gros-Michel wenigstens in jugendlichen Stadien eine generative Zelle ent-

halten, und daß einige zum Keimen gebracht werden können, versuchte ich die Frage zu lösen, ob diese Pollenkörner auch befruchtend wirken könnten. Da ich bereits gefunden hatte, daß auch die Samenanlagen von Gros-Michel und Appelbacove zum größten Teile untauglich sind, so wählte ich für die Bestäubungsversuche mit Pollen von Gros-Michel, die weiblichen Trugzwitter von Musa orn. chitt. Es mußten bei diesem Versuche Blütenstände von Musa orn. chitt. vor Bestäubung mit Pollen derselben Art geschützt werden. Ich hüllte sie deshalb in derselben Weise ein, wie dies für die Versuche zur Feststellung der Parthenokarpie beschrieben wurde. Jeden Tag bestäubte ich die jüngst aufblühenden Blüten in den Säcken und untersuchte, ob die nächstfolgenden Deckblätter bereits männliche Trugzwitter enthielten. Diese wurden natürlich sofort entfernt.

Bei diesen Versuchen zeigte sich auch, daß nicht alle Blütenstände von Gros-Michel männliche Trugzwitter mit einer genügenden Menge Pollen enthielten. Eine nicht geringe Zahl Knospen wiesen in ihren Antheren nur wenig Pollen auf, immerhin nie so spärlich wie es bei der Appelbacove der Fall ist. Aber selbst diejenigen Staubblätter von Groß-Michel, die relativ viel Pollen enthalten, stehen in dieser Hinsicht weit hinter denen von Musa orn. chitt. oder von Musa basjoo zurück. Die Antheren von Gros-Michel öffnen sich öfters auch nur teilweise, und bei der Bestäubung konnte ich den Pollen nicht direkt von den Staubbeuteln auf die Narbe abstreichen. Ebenso ungeeignet zeigte sich ein Pinsel. Ich gebrauchte daher ein Glasstäbchen, das in der Flamme ausgezogen und schwach zugespitzt worden war. Mit dem Stäbchen konnte ich die Antheren leicht weiter öffnen, den Pollen herausnehmen und auf die Narbe abstreichen. Ich habe aber bei dieser Kreuzbestäubung keinen einzigen Samen erhalten. Dies beweist natürlich noch nicht, daß unter den Pollenkörnern nicht auch solche sein können, die doch befruchten könnten. Möglich ist ja auch, daß eine Kreuzung zwischen Gros-Michel ♂ und Musa orn. chitt. ♀ auch zufolge anderer Ursachen nicht zustande kommt.

Die Untersuchung der Samenanlage konnte nicht am lebenden Material vorgenommen werden. Sie sind völlig undurchsichtig. Fruchtknotenstücke wurden in abs. Alkohol, Eisessig-Alkohol und Flemmingscher Lösung fixiert. Letzterer gab ich damals den Vorzug. Die Handschnitte untersuchte ich in der Aufbewahrungsflüssigkeit von Hoyer.

In den Samenanlagen von Gros-Michel konnte ich im Nuzellus meistens nur ein gelb umrandetes, kleines, offenbar zusammengedrücktes Hohlräumchen entdecken, statt eines entwickelten Embryosackes. Auch

bei den Samenanlagen der Appelbacove war dies sehr oft der Fall, aber nicht in solch starkem Maße. Hier fand ich wenigstens einige große Embryosäcke, öfters allerdings ohne Inhalt, in anderen Fällen aber doch auch mit Antipodenkernen und Andeutungen eines Eiapparates. Ähnliche Bilder erhielt ich an Schnitten durch die Samenanlagen von Musa orn. chitt.

Die Frage, ob befruchtungsfähige Eizellen vorhanden seien oder nicht, ließ sich, da eingehendere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen noch nicht vorgenommen werden konnten, wieder am besten auf experimentellem Wege lösen. Dazu bestäubte ich sowohl Blüten der Appelbacove als solche von Gros-Michel mit Pollen von Musa orn. chitt. und von Musa basjoo. Auch hier habe ich die zu bestäubenden Blütenstände eingeschlossen, hauptsächlich, um sicher zu sein, daß die Bienen den Pollen nicht wieder von den Narben wegholen könnten. Hier war die Bestäubung leicht auszuführen. Sowohl die Staubbeutel von Musa orn. chitt. als die von Musa basjoo produzieren Pollen in großen Quantitäten, und die Staubblätter mit ihren langen, starken Filamenten sind bequem in der Hand zu halten. Die Narben der zu bestäubenden Blüten wurden denn auch direkt von den Staubbeuteln aus rundum reichlich mit Pollen belegt. Die Bestäubung hatte aber, wie schon gesagt, keinerlei Einflüsse auf Größe und Form der Früchte. In dieser Weise bestäubte ich 1539 Gros-Michel Blüten und 1156 Appelbacove Blüten. Sobald die Fruchtstände fast reif waren, habe ich sie abgeschnitten und in meinem Hause aufgehängt. Bald erfolgte die vollständige Reifung. Das Fruchtfleisch wurde weich genug, um leicht auf ein eventuelles Vorhandensein von Samen untersucht zu werden. Ich ging dabei in folgender Weise vor: Die Früchte wurden geschält und in drei Längsstücke, die den drei Fächern des Fruchtknotens entsprechen, gespalten. Dies erfolgte leicht durch bloßen Druck des Daumens auf die Spitze der Frucht und man konnte sicher sein, keine Samen zu übersehen. In den 1539 Gros-Michel Früchten fand ich vier Samen, in den 1156 Appelbacove Früchten 38 Samen. Die durch Kreuzung Gros-Michel ♀ × Musa orn. chitt. ♂ erhaltenen Samen stimmten in Größe und Gewicht mit denjenigen von Musa orn. chitt. ganz überein. Sie wiesen eine Länge von $7\,^1/_2$ mm, eine größte Breite von 5 mm und ein Gewicht von 55 mmgr auf. Die Schale war schwarz und ganz hart. Auch die durch Kreuzung Appelbacove ♀ × Musa ornata chittagong ♂ erhaltenen Samen waren denjenigen von Musa orn. chitt. ganz ähnlich. Wo ich aber mit Pollen von Musa basjoo bestäubt hatte, erhielt ich Samen, die viel größer waren, als diejenigen von

Appelbacove ♀ × Musa orn. chitt. ♂. Es zeigte sich also hier in der Samenbildung ein ganz deutlicher Einfluß des Pollens. Neben diesen, scheinbar vollkommen entwickelten Samen waren auch taube Samen vorhanden. Diese bestanden aus der gelb gebliebenen, wenig harten, pergamentartigen Samenschale. Diese tauben Samen lagen ganz flach gedrückt im Fruchtfleisch. Die erhaltenen Samen — mit Ausnahme von einem — übergab ich Herrn Dr. J. Kuyper*), zurzeit Botaniker an der Versuchsstation in Paramaribo, der so freundlich war, sie nach meiner Abreise auszusäen. Leider hat keiner derselben gekeimt.

Wie mir Dr. J. Kuyper später berichtete, erhielt er mit nachträglichen Keimungsversuchen mit Samen von Musa basjoo viel bessere Resultate, wenn er die Samen auf feuchtem Sand unter einer Glasglocke auslegte, als wenn er diese unter die Erde aussäte. Leider machte Dr. Kuyper diese Erfahrung erst längere Zeit, nachdem die von mir erhaltenen Samen unter die Erde ausgesät waren. Es ist sehr gut möglich, daß auch hier mit einem Aussäen auf die Erde bessere Resultate hätten erzielt werden können, umsomehr da die spätere Untersuchung des zurückbehaltenen Samens zeigte, daß in demselben ein normal entwickelter Embryo vorhanden war (s. pag. 92). Hierfür spricht auch eine von Tischler[34]) (pag. 49) mitgeteilte briefliche Notiz Wents. Went erhielt zufälligerweise aus einer Eßbanane auf Java Samen. Die daraus hervorgegangenen Pflanzen lieferten Früchte, die infolge der vielen darin vorkommenden Samen ganz ungenießbar waren.

Die von mir erzielte Samenbildung bei den sonst samenfreien Bananen von Surinam, ist also nur der Bestäubung zuzuschreiben. Ob die verschiedene Größe der Samen, die ich bei der Appelbacove erhielt, je nachdem ich mit Pollen von Musa orn. chitt. oder mit solchen von Musa basjoo bestäubte, durch verschieden stark entwickeltes Endosperm oder einen verschieden großen Embryo oder beides zusammen bedingt wird, kann ich, da diese Samen für Keimungsversuche verwendet wurden, nicht entscheiden. Diese Frage bedarf noch einer näheren Untersuchung.

II. Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen an samenbildenden und samenfreien Bananen aus Surinam.

Das Material zu diesen Untersuchungen fixierte ich im Juni 1911, kurz vor meiner Abreise aus Surinam. Ich benützte dazu Flemming-

*) An dieser Stelle möchte ich Herrn Dr. J. Kuyper für seine Hilfe herzlich danken. Auch für das Fixieren von weiterem notwendigem Untersuchungsmaterial nach meiner Abreise, spreche ich ihm hiermit meinen besten Dank aus.

sche Lösung und das Gemisch von Carnoy (3 Teile Alk. abs. + 1 Teil Eisessig). Die sorgfältige Sortierung, die ich bei der Fixierung vornahm, hat mir die Bearbeitung des Materiales sehr erleichtert. Alles Material habe ich durch Übertragung aus Xylol in Paraffin eingebettet.

Bei der Bearbeitung zeigte sich alsbald, daß für meinen Zweck die Fixierung der Samenknospen mit Flemming'scher Lösung ungeeignet war. Die Samenknospen der Bananen sind in einer durchscheinenden Gallerte*) eingebettet und von vielen Zellfäden umgeben, die aus dem Fuß des Funikulus ihren Ursprung nehmen. Da nun die Flemming'sche Lösung die Samenknospen stark schwärzt, ist Aufhellung mit Wasserstoffdioxyd notwendig. Sobald aber die aufgeklebten Schnitte in alkoholische Lösungen geführt werden, die weniger als 70% Alkohol enthalten, fängt die Gallerte zu quellen an. Die Quellung in Wasser ist so stark, daß sich die Schnitte durch die Samenknospen meistens vom Objektträger ablösen. Wo nun die Fixierung mit dem Carnoy'schen Gemisch sich als sehr gut erwies, wurden die weiteren Untersuchungen mit diesem Material vorgenommen. Die Gallerte verursachte übrigens noch weitere Schwierigkeiten, sowohl beim Schneiden mit dem Mikrotom, als auch beim Aufkleben und Färben. Sie zeigte sich nach der Härtung als eine so harte Masse, daß das Schneiden mit dem Schlittenmikrotom von Reichert unmöglich war**).

Die Methode, die ich später mit gutem Erfolge benützte, war folgende: Die in Paraffin eingebetteten Fruchtknotenstücke wurden vorsichtig wieder aufgeschmolzen und in die drei Fruchtfächer zerteilt. Dann wurde jedes Fach mit den zwei Reihen Samenanlagen allein von neuem in Paraffin eingebettet. Diese Operation ließ sich leicht durchführen; die harte Gallerte schützt die Samenanlagen vor jeder Beschädigung. Damit war der Umfang der Gallerte in jedem Schnitte bis auf ca. $^1/_3$ verkleinert. Wo nun das Schneiden mit Reichert's Schlittenmikrotom sich noch als unvorteilhaft zeigte, benutzte ich das Minot-Zimmermann'sche Mikrotom. Ich erhielt nun sehr schöne Schnittserien, die ich auf den mit Eiweißglyzerin eingeriebenen Objektträgern ohne Benutzung von warmem Wasser aufklebte. Sobald nämlich Wasser von 40—50° C hinzutritt, quillt die Gallerte momentan auf und bildet eine weiße undurchsichtige Masse, die sich auch auf die Samenanlagen ausbreitet und die Präparate unbrauchbar macht. Ich mußte also Schnitt

---

*) Näheres über die Gallerte bei P. Jähkel[16]).

**) An dieser Stelle möchte ich auch Herrn K. Frank, Präparator am Institut, für seine Mithilfe herzlich danken.

für Schnitt mit dem Finger auf dem Objektträger andrücken. Um dabei gute Resultate zu erhalten, war es wieder nötig, das Paraffin so hart wie nur möglich zu schneiden, damit planglatte Schnitte erhalten wurden. Von einem Ausgleichen etwaiger Wellen in den Schnitten beim Aufkleben, war bei dieser Methode natürlich keine Rede. Bei einiger Übung geht das Aufkleben sehr gut, nur daß es in bezug auf Schnelligkeit der anderen Methode nachsteht. Es erwies sich als vorteilhaft, die Objektträger nach dem Andrücken der Schnitte über der Flamme zu erwärmen. Ich legte dazu etwa fünf mit Schnitten versehene Objektträger auf eine dicke Glasplatte und erwärmte diese vorsichtig über der Flamme, bis das Paraffin weich wurde. Auch bei der Färbung mußten wässerige Flüssigkeiten vermieden werden; durch das Quellen der Gallerte wurden sonst die Schnitte wieder vom Objektträger abgelöst oder doch die Samenanlagen von den Zellfäden verdeckt*).

Ich habe alle Präparate mit Samenanlagen mit Hämacalcium nach P. Mayer gefärbt. Wenn es auch nicht so distinkt färbt, wie Heidenhain's Hämatoxylin, so gab es doch genügend gute Resultate. Für das Studium der Pollenentwicklung habe ich mit Heidenhain's Eisenhämatoxylin gefärbt und zur Nachfärbung eine ganz schwache Lösung von Eosin in Alkohol gebraucht.

Ich habe die Entwicklung des Pollens von Musa ornata chittagong, Musa basjoo, der Appelbacove und von Gros-Michel studiert und sodann eingehend die Entwicklung der Samenanlage der Appelbacove, dabei die Art der Degenerierung feststellend. Für Gros-Michel konnte ich nachweisen, daß hier fast ohne Ausnahme alle Samenanlagen degenerieren. Zum Vergleiche mit den beiden Eßbananen untersuchte ich auch die Samenanlagenentwicklung bei Musa orn. chitt. Mein Alkohol-Eisessig-Material enthielt hier nur Stadien bis zu den ein- und zweikernigen Embryosackzellen; diese genügten aber vollkommen, um festzustellen, daß hier die Entwicklung ganz normal vor sich geht.

1. Entwicklung des Pollens von Musa basjoo Sieb. et Zucc. und von Musa ornata chittagong.

In den jüngsten Stadien meines Materials befanden sich die Kerne der Pollenmutterzellen im Synapsisstadium. Es zeigte sich hierbei, daß die Zusammenballung der Chromatinfäden zu einem dichten Knäuel

*) Später fand ich, daß Schnitte durch alte Samenanlagen sich wohl mit wässerigen Lösungen färben lassen. Die Gallerte quillt ebenfalls noch auf, doch nicht mehr so stark, und die größere Oberfläche des Längsschnittes durch die Samenanlage scheint auch eine bessere Anheftung am Objektträger zu ermöglichen.

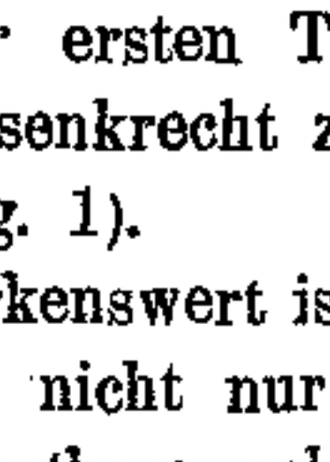
auf einer Seite des Kernraumes stattfindet. Meistens liegt das Kernkörperchen nahe neben dem Fadenknäuel (Taf. IV, Fig. 1). Dann spinnen sich die Fäden wieder aus, und nach dem Zerfall in die Doppelchromosomen tritt das Stadium der Diakinese sehr deutlich hervor. Für Musa basjoo ist die Diakinese in Taf. IV, Fig. 2 wieder gegeben. Die Doppelchromosomen liegen an der Peripherie des Kernraumes. In diesem Stadium war es leicht, sowohl bei Musa basjoo als bei Musa orn. chitt. die Zahl der Doppelchromosomen auf 11 festzustellen. Die haploide Zahl der Chromosomen ist also 11, die diploide 22. Sehr deutlich tritt die Spaltung der Doppelchromosomen uns in Taf. VIII, Fig. 7 in einer Kernplatte von Musa ornata chittagong entgegen. Meistens scheinen die Chromosomen ungefähr isodiametrisch, hier aber zeigten wenigstens einige Stäbchenform.

Auffallend ist wohl die geringe Größe der Chromosomen im Verhältnis zu den großen Zellen. Die heterotypische Spindelfigur formt sich in ganz normaler Weise, wie dies Taf. IV, Fig. 3 für Musa basjoo und Taf. IV, Fig. 4 für Musa orn. chitt. dartun. Bei Musa basjoo ist die Spindelfigur etwas schief getroffen, bei verschieden tiefer Einstellung bekommt man deutlich die zwei auseinanderrückenden Platten zu sehen. Auch hier sind beiderseits deutlich 11 Chromosomen zu zählen, ebenso bei der gerade getroffenen Teilungsfigur von Musa orn. chitt. Letztere zeigt, wie die Kernteilung ganz auf eine Seite der Zelle verschoben sein kann. Bemerkenswert ist, daß ich in einem Falle bei Musa orn. chitt. (Taf. IV, Fig. 5) ein in der Äquatorialplatte zurückgebliebenes Chromosom nachweisen konnte, und zwar in einem Stadium, wo die anderen Chromosomen bereits an den Polen angelangt sind. Unter den vielen Teilungen, welche ich beobachtete, war dies jedoch der einzige Fall.

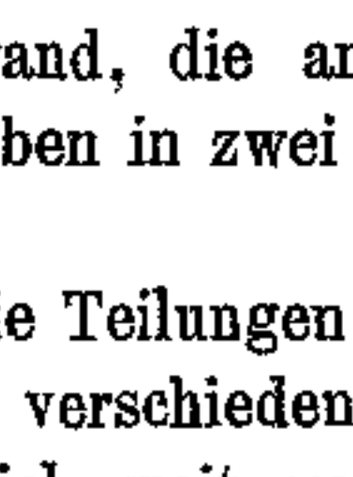
Sobald die Chromosomen an den Polen angelangt sind, formen sich die zwei Tochterkerne und zu gleicher Zeit schwillt die Spindelfigur tonnenförmig an und es bildet sich die Zellplatte aus, welcher eine Zellwand folgt. Die Kerne können dabei große Chromatinklumpen aufweisen (Taf. IV, Fig. 6), offenbar als Vorbereitung zur zweiten, homöotypischen Teilung. Die zweite Teilung erfolgt kurz nachher. Die Teilungsebenen der beiden Tochterzellen können einander parallel liegen oder in verschiedener Weise senkrecht aufeinander stehen. Es zeigt sich, daß die Spindelfiguren hier ebenso wie bei der heterotypischen Teilung sehr lang gestreckt sind (Taf. IV, Fig. 7). In letzterer Figur (Musa basjoo) sieht man in der unteren Zelle die eine Platte des Diasterstadium, wo wieder 11 Chromosomen wahrzunehmen sind. Hier stehen die Teilungsrichtungen in der Weise senkrecht aufeinander, daß

die am meisten vorkommende Form der Pollentetrade, das eigentliche Tetraëder, ausgebildet wird. Für Musa basjoo und Musa orn. chitt. sind jedoch solche Tetraden, wie in Taf. IV, Fig. 8 abgebildet ist, die Regel. Daneben finden sich aber auch Tetraden, wo die drei Teilungswände einander parallel sind und die vier Enkelzellen hintereinander liegen (Textfig. 2). Ganz vereinzelt kommen noch solche Tetraden vor, in denen die eine Tochterzelle sich durch eine Wand parallel der ersten Teilungswand, die andere durch eine Wand senkrecht zu derselben in zwei Enkelzellen teilt (Textfig. 1).

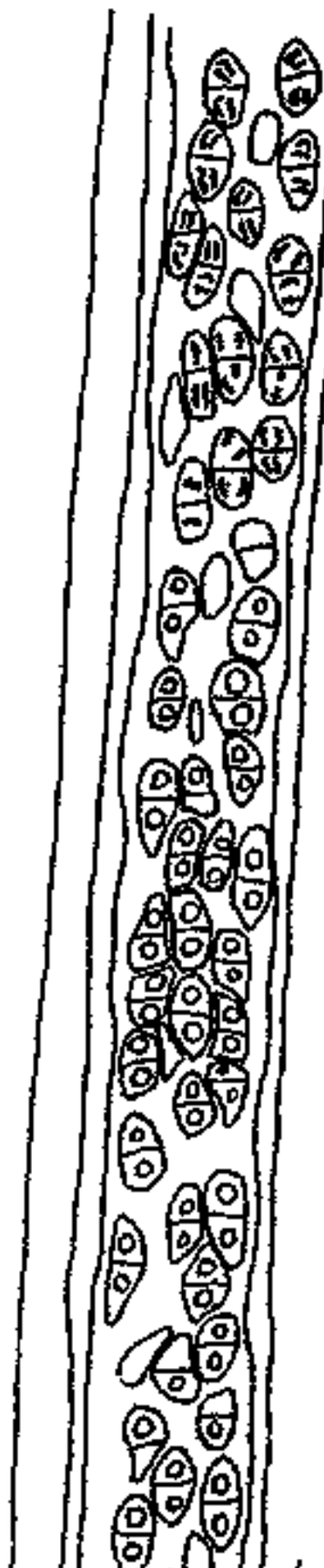
Bemerkenswert ist, daß die Teilungen der Pollenmutterzellen nicht nur in den verschiedenen Fächern derselben Anthere sehr ungleich weit vorgeschritten sind, sondern daß selbst in ein und demselben Fach große Entwicklungsunterschiede vorliegen. Es zeigt sich dabei, daß die Entwicklung in der Anthere von oben nach unten fortschreitet und daß der Übergang von einem Stadium ins andere fast lückenlos wahrzunehmen ist (Textfig. 3). So finden wir unten Pollenmutterzellkerne im Stadium der Ausspinnung des Chromatinfadens nach der Synapsis und solche im Stadium der Diakinese; dann folgen nach oben zu die heterotypischen Teilungen in verschiedenen Stufen, von der Kernplattenbildung an bis zu den fertigen Tochterkernen mit Zellplatte und fertiger Zellwand. Schließlich folgen die homöotypischen Teilungen bis zur Bildung der Enkelkerne und der Zellplatten.



Textfig. 1.



Textfig. 2.



Textfig. 3.

Die in den Pollenmutterzellen entstandenen Enkelzellen runden sich ab und lösen sich bald und ziemlich gleichzeitig aus dem Tetradenverbande los. Die jungen Pollenkörner machen den Eindruck von plasmaarmen Zellen. In meinem Material sind diese Stadien, unmittel-

bar nach der Loslösung aus dem Tetradenverbande, durch die Fixierung stark geschädigt worden, so daß die meisten Pollenkörner zusammengedrückt sind. Die Serie von Musa basjoo wurde mit dem Gemisch von Carnoy, die von Musa orn. chitt. mit der Flemming'schen Lösung fixiert, und bei beiden trat nur in diesem Stadium eine starke Schrumpfung auf. Dasselbe gilt für die Fixierung des Pollens von Gros-Michel und Appelbacove und der von Isola-Madre mitgenommene Musa basjoo. Die Schrumpfung bezog sich bei Musa orn. chitt. z. B. auf die Antheren der Blüten aus dem 11., 10., 9., 8., 7. Deckblatte der Blütenstandsknospe, während in solchen aus dem 6. und noch älteren Deckblättern eine Schrumpfung fast nicht vorhanden war.

In Blüten aus dem 5. Deckblatte sind die Kerne der jungen Pollenkörner meist in der Nähe der Wand gelagert, und hier erfolgt senkrecht zu letzterer, die Teilung des Kernes (Taf. IV, Fig. 9). Sehr gut war hier auch festzustellen, daß die Spindelfasern ungefähr parallel zueinander in der Hautschicht sich anheften, und auf der gegenüberliegenden Seite frei im Plasma endigen, ohne sich in einem Punkt zu vereinigen. Diese Tatsache entspricht also durchaus den Befunden von Friemann[12]) (pag. 17) bei Pollenkörnern anderer monokotyler Pflanzen. Nach der Teilung rückt der vegetative Kern ins Innere des Pollenkornes, während die generative Zelle zunächst noch an der Wand gelagert bleibt, dann allmählich nach innen wächst, sich schließlich ganz loslöst und ihre Stelle in der Nähe des vegetativen Kernes einnimmt. Wie Taf. IV, Fig. 10 (Musa orn. chitt.) ersehen läßt, ist während des Hineinwachsens und auch nachher keine Membran um die generative Zelle wahrzunehmen. Auch in den folgenden Stadien ist die spindelförmige generative Zelle nackt. In der Mitte dieser Zelle liegt der Kern (Taf. IV, Fig. 11).

Bei der Untersuchung dieser Stadien des Pollens von Musa basjoo und Musa orn. chitt. wurde ich durch das Auftreten schwarz gefärbter Körper in Plasma gestört. Bei den mit Flemming'scher Lösung fixierten Pollenkörnern von Musa orn. chitt. war die durch die Osmiumsäure verursachte Schwärzung so intensiv, daß mit Wasserstoffsuperoxyd nur eine relativ geringe Aufhellung bewirkt wurde, und selbst kräftigere Oxydationsmittel*) hatten keinen besseren Erfolg, auch dann noch nicht,

---

*) Bleichungsmethode nach Pal. $^1/_4$ %ige Lösung von Kalium hypermanganicum während 1 Minute einwirken lassen. Abspülen mit destilliertem Wasser. Sodann Eintragen in ein Gemisch von $^1/_2$ %igem Kalium sulfurosum und $^1/_2$ %iger Oxalsäure für 1 Minute. 10—15 Minuten Auswaschen in Wasser.

wenn das Antherengewebe schon vom Oxydationsmittel angegriffen wurde. Merkwürdigerweise trat die Schwärzung nach der Färbung auch bei den entsprechenden Stadien von Musa basjoo auf, welches Material mit Eisessigalkohol fixiert und mit Heidenhains Eisenhämatoxylin gefärbt worden war. Hier bildeten sich größere und kleinere Körner oder Klumpen, die das eine Mal über das ganze Pollenkorn verteilt, das andere Mal an bestimmte Stellen gebunden waren. Ich stellte nun an Material von Musa basjoo mikrochemische Farbreaktionen an. Es zeigte sich, daß Hinzufügen von 2 % Osmiumsäurelösung zu den Schnitten sofort Schwarzfärbung hervorrief. Die Reaktion mit Alkannatinktur und leichtes Erwärmen ergab das Auftreten vieler kleiner, rot gefärbter Tröpfchen. Ich glaube hieraus wohl auf das Auftreten von Fetten oder fettähnlichen Stoffen im Pollenkorn schließen zu dürfen.

2. Entwicklung des Pollens von Groß-Michel und Appelbacove.

Uber die unregelmäßigen Tetradenteilungen bei der Entwicklung des Pollens der Eßbananen hat schon Tischler[33]) berichtet. Er untersuchte die Varietäten „Dole", „Radjah Siam" und „Kladi" und konnte neben unregelmäßigen Tetradenteilungen, überzähligen Kernen und Zellen noch die merkwürdige Tatsache feststellen, daß die drei Varietäten Dole, Radjah Siam und Kladi, 8, 16 und 24 als haploide Chromosomenzahlen führen und daß sich bei diesen Musarassen die Kernvolumina zur Zeit der Synapsis wie 1:2:3 verhalten.

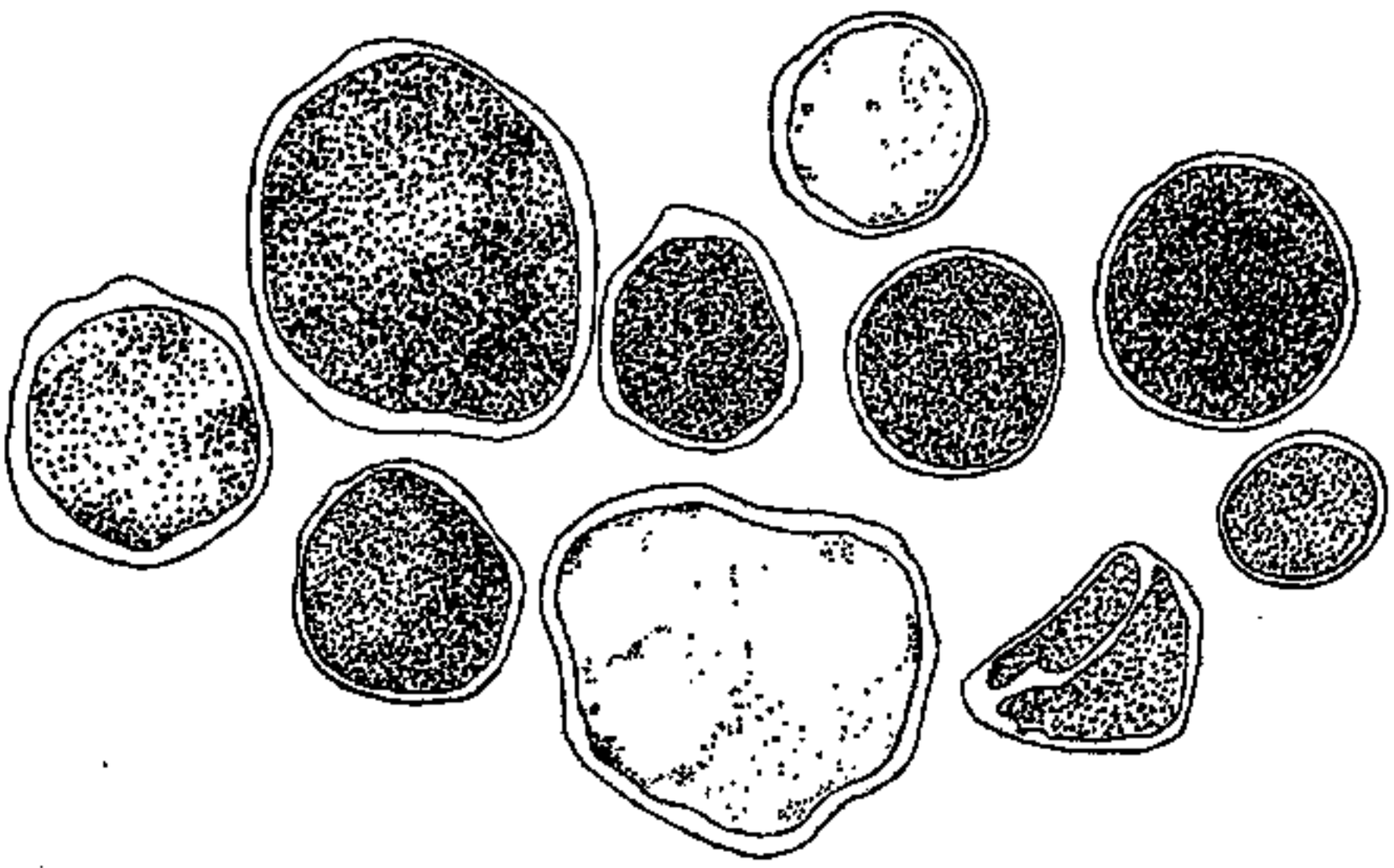
Die jüngsten Stadien meines Materials, die der Pollenmutterzellen, weisen nichts Abnormes auf (Taf. IV, Fig. 12). Die chromatische Substanz des Kerns ist in Form größerer und kleinerer Körner vorhanden, die meist der Peripherie entlang liegen. Dazwischen verlaufen einige Fäden schwächer färbbarer Substanz; der Nukleolus liegt nahe dem Rande. Bemerkenswert ist nun, daß ich in den vielen Präparaten von Pollenmutterzellen und heterotypischen Teilungen niemals ein typisches Diakinesestadium fand. Wie ich unten näher beschreiben werde, beobachtete ich solche dagegen mehrmals bei der Embryosackentwicklung. Was nun die Entwicklung des Pollens von Gros-Michel betrifft, so ist zu betonen, daß ich hier fast nie eine regelmäßige Teilung fand. Einen Typus einer solchen unregelmäßigen Teilung stellt die Taf. VIII, Fig. 6 dar. In der langgestreckten Spindelfigur liegen die Chromosomen sehr unregelmäßig verteilt. Den Polen bereits stark genähert, finden wir an beiden Seiten je ein Chromosom. Ob man es hier mit einer Reduktionsteilung

zu tun hat, wird bei der Besprechung der unregelmäßigen Teilungen im Embryosack von Gros-Michel erörtert werden. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle sind die Tochterzellen abnorm entwickelt, und zwar findet man alle möglichen Stufen der Abnormität. So beobachtete ich auch solche, die auf den ersten Anblick normal aussahen; in der Nähe des einen Kernes war dann aber öfters ein gesondertes Chromosom aufzufinden, das also nicht mehr in die Kernbildung aufgenommen worden war. Meistens sind die Abnormitäten aber stärker ausgeprägt, wie dies z. B. Taf. IV, Fig. 13 darstellt. Auf beiden Seiten hat sich je ein großer Kern geformt; überdies liegt auf der einen Seite noch ein kleinerer Kern und in der Nähe der in Bildung begriffenen Kernplatte finden sich sowohl einzelne Chromosomen, als auch ganz kleine Kerne, die aus zwei Chromosomen entstanden sind. Welche sonderbare „Tetraden" schließlich aus den unregelmäßigen Teilungen hervorgehen können, zeigt Taf. V, Fig. 1. Hier sind 11 Einzelzellen mit je einem Kern zu sehen. Eine größere Zahl Tetradenzellen habe ich nie gefunden, dagegen öfters solche Fälle, wo die Zahl der Zellen geringer war, eine Zelle aber mehrere Kerne enthielt. Bei der Appelbacove beobachtete ich nie eine so große Zahl Enkelzellen, höchstens deren fünf; Taf. V, Fig. 2 zeigt ein Stadium, bei dem zwar nur vier Enkelzellen vorhanden sind, deren untere Zelle aber vier Kerne enthält. Taf. V, Fig. 3 stellt ein Zweitochterzellenstadium vor. In der oberen Zelle liegt nahe der oberen Wand noch ein kleiner Kern. Während die Tetradenteilungen der Appelbacove also weniger abnorm erscheinen, als die bei Gros-Michel, so tritt bei der Appelbacove eine andere Degenerationserscheinung stärker hervor. Wenn wir z. B. Taf. V, Fig. 3 mit Taf. V, Fig. 5 und Taf. V, Fig. 2 mit Taf. V, Fig. 4 vergleichen, so fallen sofort die bedeutenden Größenunterschiede der einzelnen „Tetraden" auf. Die kleineren zeichnen sich dadurch aus, daß ihr Plasma ziemlich dichtkörnig ist, viel Farbstoff speichert und die Kerne sich weniger stark vom Zytoplasma abheben als in den anderen Fällen. In demselben Antherenfach fand ich auf der einen Seite solche ganz kleine, auf der anderen die größeren Formen. Es gibt jedoch auch Antherenfächer wo alle Tetraden verkümmert sind. Diese starke Degeneration erklärt auch die Tatsache, warum ich in den Antheren von Appelbacove fast keinen Pollen vorfand, während die Antheren von Gros-Michel doch immer noch solchen enthielten, wenn er auch degeneriert war.

Taf. V, Fig. 6 zeigt junge Pollenkörner der Appelbacove kurz nach der Loslösung aus dem Tetradenverbande. Dieser Komplex von

fünf Körnern lag etwas gesondert von den anderen und gehörte offenbar zu derselben „Tetrade". Sehr deutlich treten hier die Größenunterschiede hervor. In einigen Pollenkörnern finden sich zwei oder drei Kerne. Dieser Fall wäre einigermaßen zu vergleichen mit der Angabe von Schürhoff[31]).

Wie ich schon bemerkte, sind die älteren Stadien sowohl bei den normalen Arten, Musa orn. chitt. und Musa basjoo, als auch bei Gros-Michel und Appelbacove stark geschrumpft. Bei der Appelbacove geht die Degeneration unzweifelhaft noch weiter, so daß in den „reifen" Antheren kein Pollen mehr vorhanden ist. Bei Gros-Michel konnte ich in vielen Pollenkörnern das Vorhandensein einer generativen Zelle nachweisen. Die Textfigur 4 gibt das Aussehen des fertigen Pollens von Gros-Michel wieder. Die Zeichnung zeigt ferner wie einzelne Körner fast völlig plasmafrei sind.



Textfig. 4.

3. Die Pollenentwicklung von Musa basjoo (Isola Madre, Langensee) und Musa Ensete (botanischer Garten Zürich).

Auf einer botanischen Exkursion nach den oberitalienischen Seen, unter Leitung von Herrn Prof. Dr. Hans Schinz erhielt ich durch seine freundliche Vermittlung einen Blütenstand einer im Garten der Isola Madre wachsenden Musa basjoo. Später übergab Herr Prof. Dr. Schinz mir auch noch einen Blütenstand von einer im Warmhaus des botanischen Gartens gezogenen Musa Ensete. Es freut mich, ihm für seine Liebenswürdigkeit auch an dieser Stelle herzlich danken zu können.

Die auf Isola Madre gezogenen Bananen bilden eine Gruppe von etwa fünf Pflanzen. Verglichen mit dem Habitus von Musa basjoo in

Surinam, zeigten sich diese Pflanzen vegetativ schwach entwickelt; die Farbe der Blätter war ein ungesundes Gelbgrün. Einige Pflanzen blühten. Die weiblichen Trugzwitter waren gerade verblüht, so daß ich nur die Knospe der männlichen Trugzwitter mitnehmen konnte. Da ich keine Glasröhrchen bei mir hatte und die Fixierung ohne Sortierung für die nachherige Bearbeitung viele Schwierigkeiten ergeben hätte, nahm ich die ganze Blütenstandknospe im Rucksack mit nach Zürich, wo Teile derselben zwei Tage später im Gemisch von Carnoy fixiert wurden. Die Untersuchung zeigte, daß hier die Tetradenteilungen sich in Blüten aus dem 56. Deckblatte vorfinden.

Diese Tetradenteilungen zeigten sich alle völlig regelmäßig, nie beobachtete ich ein zurückgebliebenes Chromosom oder überzählige Kerne oder Zellen. Auch die meist völlig entwickelten Pollenkörner zeigten sich normal. Doch fanden sich relativ viele plasmaarme Körner vor.

Am Blütenstand einer Musa Ensete aus dem Warmhaus des botanischen Gartens konnte ich feststellen, daß fast alle Pollenkörner normal aussahen und daß mehrere in den reifen, geöffneten Antheren gekeimt hatten. Weitere Untersuchungen über die Tetradenteilungen schienen mir deshalb an diesem Objekt ohne weiteres Interesse. Ich muß hierbei noch bemerken, daß die Musa Ensete im Juli 1912 zu blühen anfing, als sie im Freien stand, und daß ich den noch immer weiterblühenden Blütenstand ungefähr 12 Monate später bekam.

Obwohl also sowohl Musa basjoo auf Isola-Madre, als Musa Ensete aus dem botanischen Garten offenbar unter ganz abnormen Verhältnissen wuchsen, zeigten die männlichen Fortpflanzungszellen doch keine Abweichung vom normalen Verhalten.

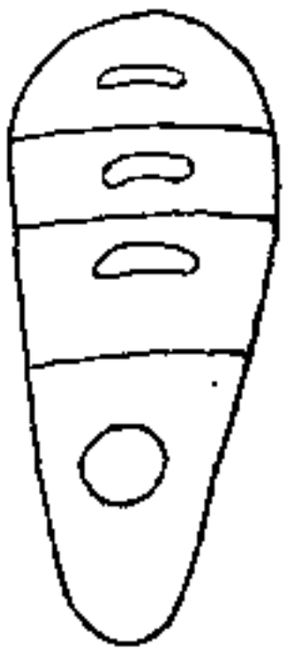
4. Die Tetradenteilungen in der Samenanlage von Musa ornata chittagong*).

Im Fruchtknoten von Musa liegen die Samenanlagen so, daß man bei Querschnitten durch den Fruchtknoten, Längsschnitte durch die Samenanlagen bekommt. Die längliche Embryosackmutterzelle befindet sich am Vorderende des Nuzellus, nur durch eine Zelllage von der charakteristischen Epidermis, deren Zellen ein fächerförmiges Gebilde darstellen, geschieden. In der länglichen Embryosackmutterzelle liegt der Kern meistens der Mikropylarseite etwas genähert. Im ruhenden

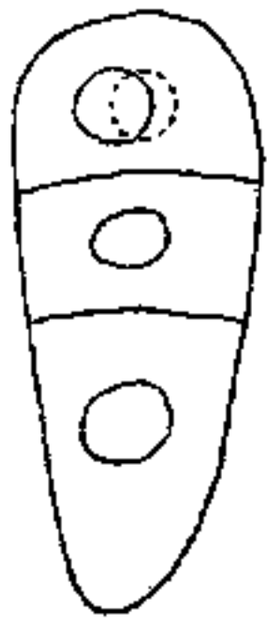
*) Wo die Entwicklung des Embryosackes von Musa orn. chitt. keine Abnormitäten zeigt, habe ich keine Zeichnungen hergestellt, in der Absicht, so viel als möglich die Unregelmäßigkeiten bei der Appelbacove und der Gros-Michel in Bildern festzulegen.

Zustand weist er ein Netzwerk auf; in den Fäden liegen größere und kleinere stärker färbbare Körnchen verteilt. Das Synapsisstadium wurde nicht wahrgenommen, dagegen wohl die Diakinese. Einzelne Doppelchromosomen zeigen deutlich ihren Aufbau aus zwei Elementen. Die erste Teilungsebene steht senkrecht auf der Längsachse der Embryosackmutterzelle. Die Teilung erfolgt völlig normal, und sobald die Chromosomen an den Polen angelangt sind, werden die Tochterkerne ausgebildet. Zu gleicher Zeit schwillt die Spindelfigur tonnenförmig an und es folgt die Anlage der Zellplatte, die bald durch die Zellwand ersetzt wird, wodurch die Embryosackmutterzelle in zwei Tochterzellen zerlegt ist. Die beiden Kerne haben eine längliche Gestalt, deren Längsachse parallel der neuen Zellwand verläuft.

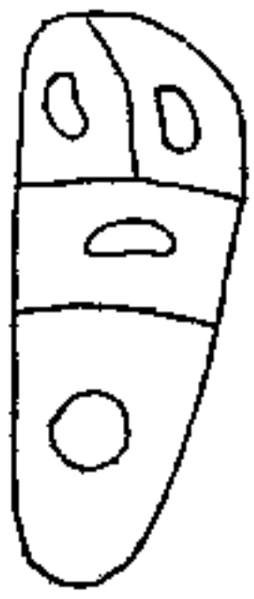
Die zweite Teilung folgt bald nach, und zwar meistens in beiden Tochterzellen zu gleicher Zeit. Die Teilungswand der unteren Zelle wird fast immer parallel zur ersten Wand angelegt. Anders verhält



Textfig. 5.



Textfig. 6.



Textfig. 7.

es sich dagegen bei der Teilung der oberen Zelle, die in drei verschiedenen Richtungen stattfinden kann, so daß die fertigen Tetraden folgendes Aussehen haben können (Textfig. 5, 6, 7.).

Das in Textfig. 7 abgebildete Verhalten kommt hier am meisten vor. Bemerkenswert ist, daß bei den Teilungen die Chromosomen immer sehr dicht aneinander gelagert bleiben. Die Verklebung ist so stark, daß auch in den verschiedensten Stadien des Auseinanderweichens Chromosomenzählungen fast immer unmöglich sind. Nur in einem Falle gelang die Zählung, und konnte ich wieder die Zahl 11 feststellen. Meistens wird schon bei der ersten Teilung die Embryosackmutterzelle in zwei ungleiche Hälften zerlegt, von denen die untere die größere ist. Bei der homöotypischen Teilung der unteren Tochterzelle ist dies nicht mehr so ausgesprochen der Fall. Bald zeigt sich, daß die untere Enkelzelle auszuwachsen beginnt und die drei oberen Zellen nach und nach verdrängt. Dann treten in der sich vergrößernden Embryosack-

zelle die ersten Vakuolen auf und es erfolgt die Kernteilung. In meinem Material konnte ich auch das zweikernige Stadium noch nachweisen. Es zeigt sich also, daß in den Samenanlagen von Musa orn. chitt. die Tetradenteilung völlig regelmäßig vor sich geht.

5. Die Entwicklung der Samenanlage von Appelbacove und von Gros-Michel.

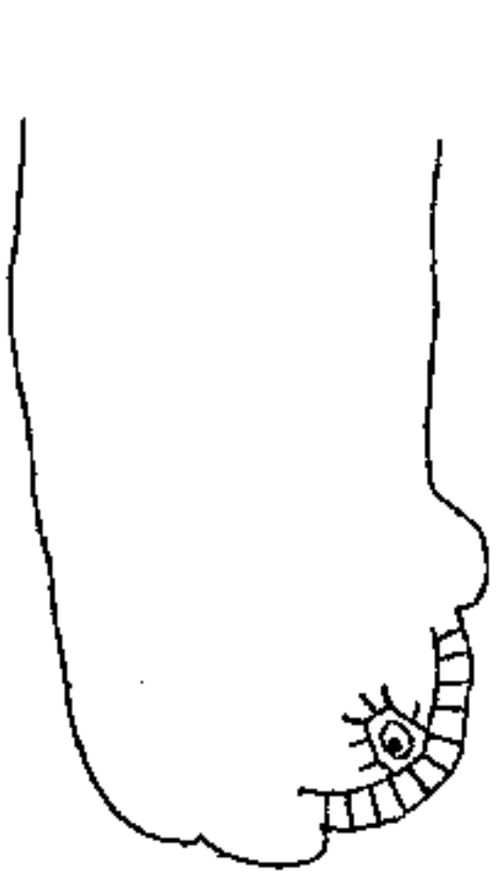
Über die Entwicklung der Samenanlagen der Bananen lagen bis vor kurzem fast gar keine Angaben vor. Die Arbeit von Humphrey[15]) behandelt die Gattung Musa auch nur ganz kurz (pag. 28ff). Während des Druckes meiner vorläufigen Mitteilung[1]) über diesen Gegenstand erschien die Arbeit von Tischler[34]), in der viele Tatsachen über die Embryosackverhältnisse bei Musa klargelegt werden. Er stellte dabei u. a. fest, daß die Degeneration im Nuzellusgewebe, welche in normalen Fällen einsetzt, um Platz für den wachsenden Embryosack zu machen, ebenso auftritt, wenn kein Embryosack vorhanden ist. Weiter beobachtete er bei verschiedenen Rassen, daß die Entwicklung des Embryosackes zu verschiedenen Zeiten einsetzen kann. Bei Musa coccinea, einer fertilen Musa, und bei Musa sapientum „Radjah-Siam" konnte er eine Befruchtung feststellen.

Nachdem ich schon in Surinam gefunden hatte, daß in den meisten Samenanlagen der Appelbacove und von Gros-Michel die Embryosäcke degeneriert sind, war bei der eingehenden zytologischen Untersuchung noch der Zeitpunkt dieser Degeneration festzustellen. Dabei ergab sich, daß bei der Appelbacove neben frühzeitig degenerierenden auch noch weiter entwickelte Embryosäcke vorkommen, deren Entwicklungsgang ich möglichst vollständig zu verfolgen trachtete. Die Untersuchung war an und für sich nicht schwierig, nur daß sie sehr viel Zeit erforderte. Hunderte von Samenanlagen wurden in Schnitte zerlegt und wiesen nur degenerierte Embryosäcke auf; nur wenige zeigten eine Weiterentwicklung oder eine erst spät erfolgende Degenerierung.

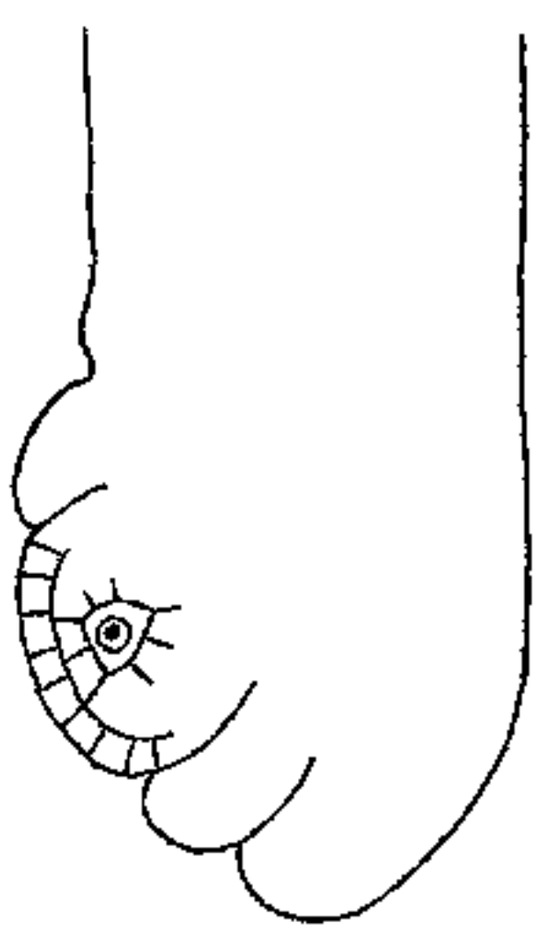
Die Samenanlagen entwickeln sich in jedem Fruchtknotenfache in zwei Reihen aus der Placenta. In den jüngsten Stadien meines Materiales sind sie als gerade gestreckte Säulchen zu erkennen, die kaum eine Andeutung einer Umbiegung aufweisen. Während sie sich nun nach außen umzubiegen beginnen, hebt sich eine subepidermale Zelle durch ihr Größe und stärkere Färbbarkeit allmählich von den anderen ab.

Zugleich tritt das innere Integument in Form zweier kleiner Wülste (im Längsschnitt) auf, und es werden auch bereits Andeutungen des äußeren Integumentes bemerkbar (Textfig. 8).

Die Archesporzelle teilt sich nun durch eine Querwand; von den so entstandenen Tochterzellen teilt sich die vordere nochmals der Länge nach (Textfig. 9). Damit ist die Embryosackmutterzelle durch eine Zellage von der Epidermis geschieden, wie dies deutlich aus Taf. V, Fig. 7 hervorgeht. Diese Lage behält die Embryosackmutterzelle bei. Gleich an dieser Stelle sei darauf aufmerksam gemacht, daß die vordersten Epidermiszellen nachher zu der die Spitze des Nuzellus einnehmenden fächerförmigen Zellgruppe auswachsen. In Textfig. 9 erfolgt die Umbiegung der Samenanlage nach links. Das innere Integument ist bereits bedeutend gewachsen, während sich das äußere deutlich



Textfig. 8.



Textfig. 9.

hervorwölbt. Ein späteres Stadium, wo der Drehungswinkel bereits 90° beträgt, ist in Textfig. 10 dargestellt. Hier hat das äußere Integument das innere fast ganz eingeholt. Die junge Samenanlage mit der Embryosackmutterzelle ist in Textfig. 11 dargestellt. Die Lage der Embryosackmutterzelle im Nuzellus ist schwarz angedeutet. Mit einer gestrichelten Linie ist schematisch der Umriß des fertig entwickelten Embryosackes angedeutet, und mit den Punkten auf beiden Seiten die Art, wie die Degenerierung des Nuzellusgewebes bei der Vergrößerung des Embryosackes einsetzt.

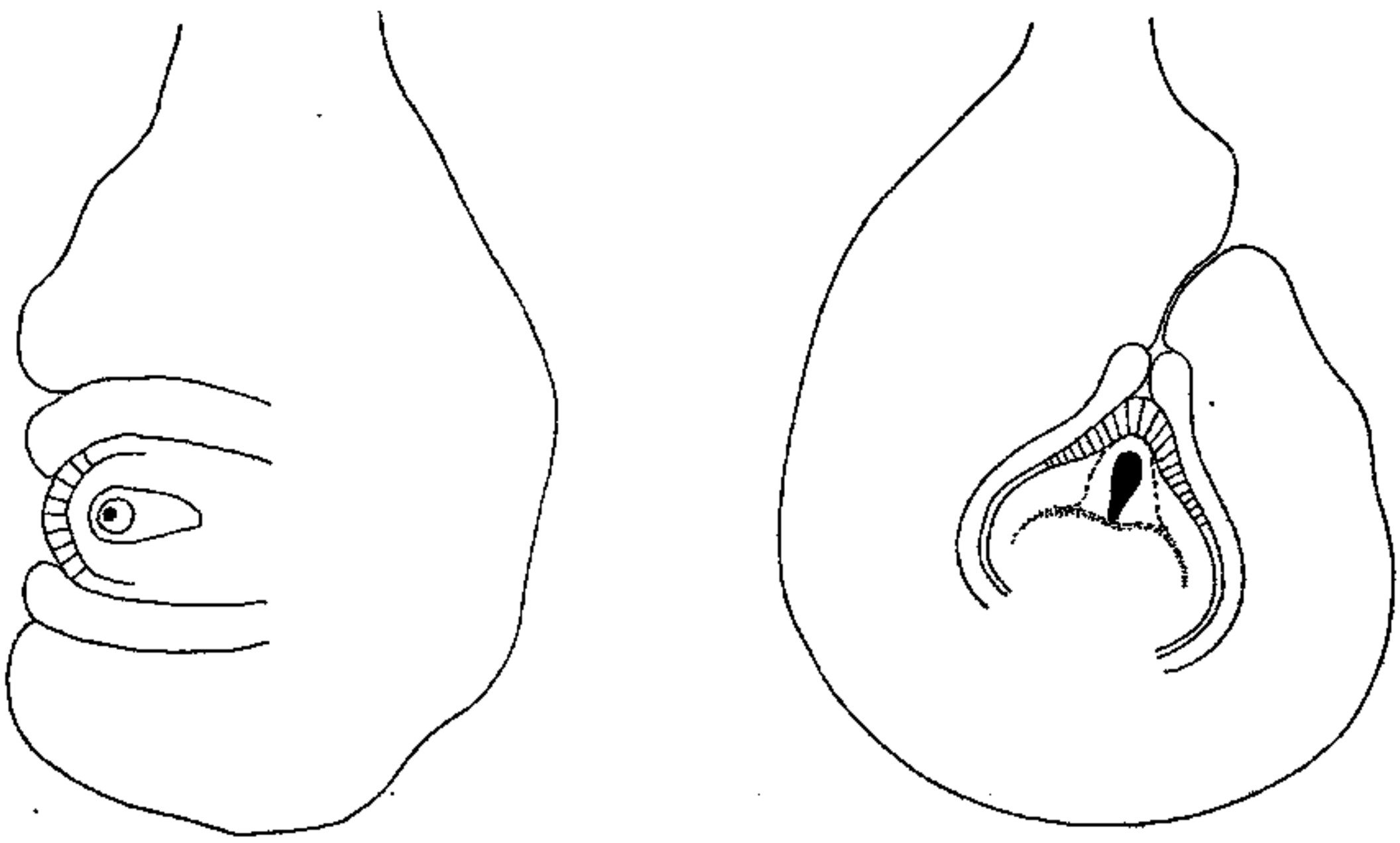
Zweimal fand ich junge Samenanlagen mit zwei Embryosackmutterzellen. Einer der beiden Fälle ist in Taf. V, Fig. 8 dargestellt. Eine schmale Zelle mit kleinem Kern befindet sich zwischen den beiden Embryesackmutterzellen. Der andere Fall läßt sich nicht gut zeichnen, weil die zwei Zellen ein wenig übereinanderliegen. Dieser Fall zeigte, daß

selbst in ein- und derselben Samenanlage die Entwicklung ungleich stark vorgeschritten sein kann: Die eine Embryosackmutterzelle wies den Kern noch im Ruhestadium auf, während die andere sich bereits in zwei Tochterzellen zerlegt hatte.

Bemerkenswert ist noch das baldige Auftreten einer verdickten Membran, welche mit Ausnahme der Vorderseite rund um die Embryosackmutterzelle sich ausbildet. Diese Verdickung setzt sich auch noch eine kleine Strecke weit auf die Zellwände der benachbarten Zellen fort. Wie die mikrochemischen Reaktionen ergaben, haben wir es hier mit verholzten Membranen zu tun.

Die geschilderte Entwicklung der Samenanlagen gilt sowohl für die Appelbacove, wie auch für Gros-Michel.

Textfig. 10.



Textfig. 11.

Gehen wir nun über zur Beschreibung der weiteren Embryosackentwicklung der Appelbacove. Der Kern der Embryosackmutterzelle liegt der Mikropylarseite etwas genähert. Im ruhenden Zustand (Taf. V, Fig. 9) weist er eine fadenartige Struktur mit vereinzelten kleinen, dunkler gefärbten Körnchen auf. Das umgebende Zytoplasma besitzt einen wabenartigen Bau; Vakuolen treten darin nicht auf. Hier ist denn auch von Plasmaarmut nichts zu bemerken. Sehr deutlich tritt das Stadium der Synapsis hervor. Die Chromatinfäden häufen sich an einer Seite des Kernraumes zu einem Knäuel an, während das Kernkörperchen meistens daneben liegt (Taf. V, Fig. 10). Während der Diakinese (Taf. V, Fig. 11) ließ sich die Chromosomenzahl nicht mit

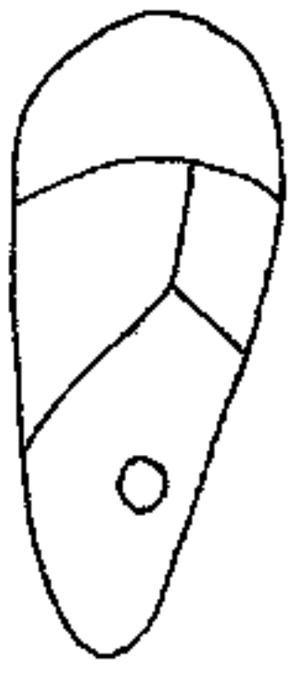
Sicherheit feststellen und ebensowenig bei der bald darauf folgenden Teilung des Kernes. Die Chromosomen scheinen, wie bereits Tischler bemerkte, sehr stark miteinander zu verkleben, wodurch die Zählung natürlich sehr erschwert wird.

Die erste Teilung kann ganz regelmäßig vor sich gehen (Taf. V, Fig. 12). Nach der Trennung der Chromosomen, der Bildung der Tochterkerne und des Phragmoplasten entsteht eine Querwand, welche die Embryosackmutterzelle ganz ähnlich wie bei Musa orn. chitt. in eine größere hintere und eine kleinere vordere Tochterzelle zerlegt. Die zweite Teilung kann ebenfalls regelmäßig vor sich gehen, wodurch dann die fertige Tetrade gebildet wird. Es zeigt sich, daß die Teilung in der vorderen Tochterzelle, wieder ganz in Übereinstimmung mit der Entwicklung von Musa orn. chitt., in verschiedener Richtung stattfinden kann, sodaß auch wieder Tetraden von ähnlicher Gestalt (s. S. 83) gebildet werden können. Während nun bei Musa orn. chitt. die hintere Zelle sich immer so teilt, daß die Teilungsebene der ersten Teilungswand parallel liegt, fand ich bei der Appelbacove auch ein Beispiel, wo die neugebildete Wand senkrecht zur ersten verlief.

Bevor ich nun zur weiteren Entwicklung übergehe, die mit der Verdrängung der drei oberen Zellen anfängt, möchte ich noch die abnormen Tetradenteilungen besprechen. Bereits die erste Teilung kann anormal sein (Taf. VI, Fig. 1). In der längsgestreckten Spindel liegen die Chromosomen sehr ungleich verteilt. Wenn sie richtig in einer Kernplatte angeordnet gewesen sind — dies ist natürlich nicht zu erforschen — so muß ihr Auseinanderweichen ungleichzeitig oder ungleich schnell erfolgen. Das Resultat einer solchen unregelmäßigen heterotypischen Teilung ließ sich nicht mit Sicherheit nachweisen, weil die zweite Teilung in den meisten Fällen sofort auf die erste zu folgen scheint und man also meistens das gemeinsame Resultat beider Teilungen vor Augen bekommt. So ist es wohl möglich, daß einer der beiden kleinen Kerne in der unteren Enkelzelle in Taf. VI, Fig. 3 schon durch die unregelmäßige erste Teilung entstanden ist, doch können ebensowohl alle drei Kerne einer unregelmäßigen zweiten Teilung ihre Bildung verdanken. Auch die zweite Teilung kann nämlich unregelmäßig erfolgen (Taf. VI, Fig. 2). In der unteren Zelle sieht man vier Chromosomen bereits an dem einen Pol angelangt, während die anderen Chromosomen noch in der Nähe der Äquatorialebene liegen. Auch hier ist das Auseinanderweichen ungleichschnell oder ungleichzeitig erfolgt. Es ist zwar auch möglich, daß die vier Chromosomen überhaupt nicht in der Äquatorialplatte gelegen haben, was vielleicht

auf die abnormale Anlage der Spindelfasern zurückzuführen ist. Während dieser Teilungen leiden die betreffenden Zellen noch nicht an Plasmaarmut, wohl aber bald nachher.

Betrachten wir nun die Figuren, die unregelmäßige Tetraden darstellen. Taf. VI, Fig. 3 zeigt einen Komplex von vier Zellen. Die oberen drei sind bereits stark in Degenerierung begriffen, Plasma und Kerne speichern viel Farbstoff. Die untere Zelle weist drei Kerne auf. Jedenfalls sind die Chromosomen auch hier zu ungleicher Zeit an den Polen angelangt, so daß die ersten sich bereits zu einem Kern formten, bevor die zweiten sich mit ihnen vereinigen konnten. Und so sind statt einem, mehrere Kerne entstanden. Taf. VI, Fig. 4 läßt auf ein ähnliches Verhalten schließen, nur daß hier die beiden unteren Enkelzellen je zwei Kerne besitzen. Auch hier ist wie in all diesen Fällen ein Unterschied in der Größe der Kerne wahrzunehmen. Taf. VI, Fig. 5 zeigt eine „Tetrade" von fünf und Taf. VI, Fig. 6 sogar eine solche von sechs Enkelzellen. Neben solchen traten auch weniger ausgeprägt abnorme Fälle auf, so z. B. der in Textfig. 12 wiedergegebene. Hier läßt sich die merkwürdige Anordnung der Zellen ebenfalls nicht durch regelmäßige Tetradenteilungen erklären.



Textfig. 12.

Die Figuren 7 und 8, Taf. VI weisen wieder andere Abnormitäten auf. In Fig. 7 ist überhaupt keine Zellwandbildung erfolgt; in Fig. 8 nur eine, nach der ersten Teilung, während nach der zweiten Teilung, die nur in der unteren Tochterzelle erfolgte, keine Wandbildung stattfand. In beiden Figuren fallen die zahlreichen Vakuolen auf, deren Anwesenheit wohl auf Plasmaarmut schließen läßt.

Ob nun in solchen Fällen eine Weiterentwicklung der unteren Enkelzelle stattfindet, läßt sich kaum sagen. Es ist ja sehr gut möglich, daß ein Kern, wie in der unteren Zelle von Taf. VI, Fig. 5 die normale Zahl von Chromosomen erhalten hat und daß ihm in dieser Hinsicht nichts Abnormes anhaftet. Wo die untere Zelle schon angefangen hat, die oberen zu verdrängen, läßt sich die ursprüngliche Zahl der Tetradenzellen oft nicht mehr mit Sicherheit nachweisen. In den meisten Fällen findet keine weitere Entwicklung dieser Stadien statt. Die vielen Samenknospen mit degeneriertem Embryosack, die ich geschnitten habe, zeigten, daß die Degenerierung in der Mehrzahl der Fälle während der Tetradenteilung eingetreten ist. Dies tritt deshalb so klar zutage, weil bei der weiteren Entwicklung des Embryosackes, wie unten näher besprochen wird, die Form und Größe desselben sich

bald ändert. Aus der Form des degenerierten Gebildes kann man also erkennen, auf welchem Stadium die Degeneration stattgefunden hat. Nun weisen die meisten Samenanlagen eine kleine zerdrückte Zelle auf, in der oft noch Reste von Kernen oder Klumpen dunkelgefärbten Protoplasmas zu erkennen sind; ebenso sind öfters die Teilungswände noch nachzuweisen. Meistens sind die Zellen aber leer oder enthalten noch die zusammengeschobenen Teilungswände oder einige gelbe Inhaltsstücke. Findet die Degenerierung im Tetradenstadium (Taf. VI, Fig. 9) nicht statt, so wächst die untere Enkelzelle kräftig aus. Eine oder mehrere Vakuolen treten in ihrem Inneren auf. Die drei Zellen, die verdrängt werden, zeigen bald Merkmale der Degeneration. Ihr Plasma wird gleichmäßig und sehr stark gefärbt, die Kerne ebenfalls, und schließlich verschwinden diese (Taf. VI, Fig. 10). Es bleibt an der Vorderseite der Embryosackzelle nur noch eine dunkelgefärbte Kappe übrig (Taf. VI, Fig. 11), in der gelegentlich noch Reste von Kernen zu entdecken sind. Zuletzt ist von den verdrängten Zellen nichts mehr zu sehen (Taf. VI, Fig. 12). Der Kern der Embryosackzelle ist inzwischen sehr stark gewachsen, wie aus der Vergleichung der Figuren 10, 11 und 12 hervorgeht. Während dieser Entwicklung ist aber die ursprüngliche Größe der Embryosackmutterzelle nicht überschritten worden. Die Embryosackzelle vergrößert sich also zunächst nur auf Kosten der drei Enkelzellen. Ob daneben noch eine direkte Entwicklung der Embryosackmutterzelle zur Embryosackzelle stattfindet, ist eine Frage, die sich nicht ohne weiteres entscheiden läßt. Das eigentümliche Aussehen mancher Embryosackkerne (Taf. VI, Fig. 13) läßt diese Vermutung einigermaßen gerechtfertigt erscheinen. Die Frage, ob eine direkte Entwicklung ohne Tetradenteilung auftritt, ist auch deswegen schwierig zu beantworten, weil in ein und demselben Fach eines Fruchtknotens die Embryosäcke so ungleichweit entwickelt sind. Man kann hier nicht, wie dies für den Pollen auf S. 77 beschrieben wurde, eine fast lückenlose Serie von regelmäßig aufeinanderfolgenden Stadien vorfinden. Hier liegen sie regellos durcheinander. So fand ich in einem Stückchen eines Fruchtknotenfaches der Reihe nach Samenanlagen mit folgenden Stadien der Embryosackentwicklung:

1. Bildung der beiden Tochterkerne und Ausbildung der Zellplatte.
2. Unregelmäßige heterotypische Teilung.
3. Embryosackmutterzelle.
4. Zwei Tochterzellen.
5. Zweikerniger Embryosack.
6. „Tetrade“ aus fünf Zellen bestehend.

7. Tetrade aus vier Zellen.
8. Einkerniger Embryosack.
9. Embryosackzelle im Begriffe die vorderen Zellen zu verdrängen.

Es sind also die verschiedenen Phasen nicht nur regellos verteilt, sondern die Unterschiede in der Entwicklung auch viel bedeutender, als in dem auf Seite 77 besprochenen Beispiel eines Antherenfaches. So fand ich hier Embryosackmutterzellen und zweikernige Embryosäcke nebeneinander. Wären in einem Fache des Fruchtknotens alle Embryosäcke ungefähr gleichweit entwickelt gewesen, oder hätten sie von unten nach oben eine regelmäßige Entwicklungsreihe gebildet, so wäre das Auftreten von Samenknospen mit Embryosackzellen, neben solchen mit Embryosackmutterzellen für die Frage wohl ausschlaggebend gewesen.

Aus der obenstehenden Liste ersieht man ferner, daß Samenanlagen mit „Tetraden" von fünf Zellen regellos verteilt zwischen solchen mit regelmäßigen Tetraden liegen. Auch auf späteren Stadien finden sich weiter entwickelte Samenanlagen zwischen vielen anderen mit degenerierten Embryosäcken. Dies beweist, daß die Degenerierung unabhängig von der Insertionsstelle der Samenanlagen im Fruchtknoten auftritt.

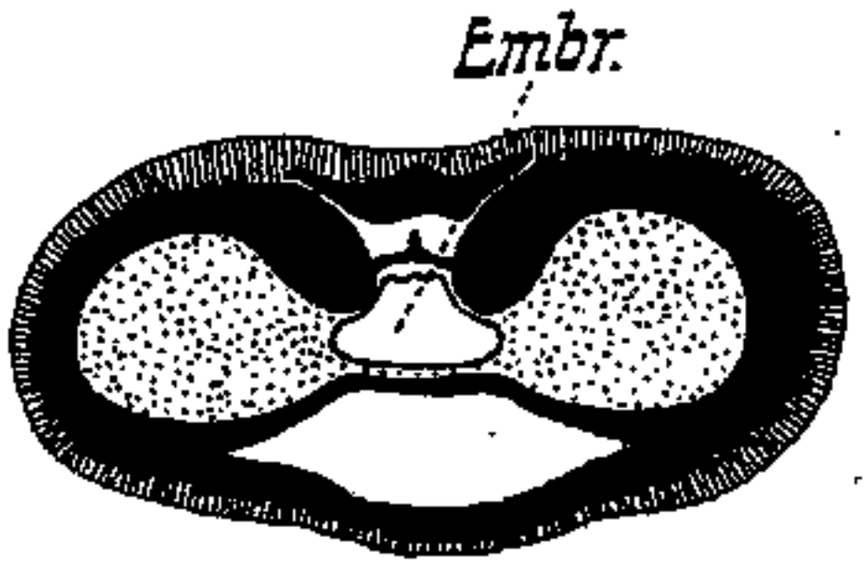
Bevor ich nun auf die weitere Entwicklung bis zum mehrkernigen Embryosacke eingehe, muß ich noch das eigentümliche Verhalten einiger Embryosackmutterzellkerne erwähnen. In einem Falle blieb der Kern an der Hinterseite der mit größeren und kleineren Vakuolen erfüllten Embryosackmutterzelle (Taf. VIII, Fig. 1). Er zeigte gegen diese Seite hin eine Art Aussprossung, deren Länge größer war als der Diameter des Kernes. Am Ende derselben liegt ein kleiner Nukleolus, um welchen herum einige Chromatinkörnchen gruppiert sind, indes die Hauptmasse der chromatischen Substanz im kugeligen Teil zurückgeblieben ist. Taf. VIII, Fig. 2 zeigt einen noch extremeren Fall. Hier ist die Aussprossung noch weiter vorgeschritten, so daß man hier fast von einem zweiten, jungen Kern reden kann, der noch durch einen dünnen Strang mit dem Schwesterkern in Verbindung geblieben ist. In diesem neuen Teil ist kein Nukleolus vorhanden, dagegen mehr chromatische Substanz als in der Ausbuchtung des in Taf. VIII, Fig. 1 dargestellten Kerns. Außer den beschriebenen fand ich noch einige weitere ähnliche Fälle, und solche, wo der Kern eben angefangen hatte sich auszustülpen. Eine Chromosomenbildung konnte ich dabei nie entdecken. Ohne Zweifel handelt es sich hier um eine durch Degeneration verursachte amitotische Teilung. Ein interessantes Stadium

ist auch in Taf. VIII, Fig. 3 abgebildet. In dem mit vielen Vakuolen versehenen Plasma liegen zwei Kerne, die aussehen, als ob sie durch Durchschnürung entstanden wären. Das merkwürdige aber ist, daß hier eine Spindelfigur ausgebildet ist und daß in beiden Teilstücken chromosomenartige Gebilde zu bemerken sind. In der Äquatorialebene findet eben die Anlage der Zellplatte statt. Es handelt sich hier jedenfalls um eine Embryosackmutterzelle. Ein ganz ähnliches Stadium bildet Juel[17]) für Syringa rothomagensis ab (s. seine Fig. 11).

Verfolgen wir nun die weitere Entwicklung. Ist der Embryosack im Stadium der Taf. VI, Fig. 12 angelangt, so findet die Vergrößerung des Zellraumes nach der Mikropyle zu statt. Dabei werden die Zellen des Nuzellus, die zwischen dem Embryosack und dem fächerförmigen Teil der Nuzellusepidermis liegen, zerdrückt und aufgelöst, so daß der Embryosack von nun an direkt an die Nuzellusepidermis angrenzt. Während dieses Wachstums ist die Zelle immer noch einkernig. Die Taf. VII, Fig. 1 u. 2 geben eine Vorstellung, wie der Embryosack sich nach vorn verlängert und verbreitert hat. Fig. 1 zeigt sogleich einen Fall der Kernteilung im Embryosack. Man sieht, daß hier das Wachstum des Embryosackes nach vorn vollendet ist. Leider ließ die Teilung eine Chromosomenzählung nicht zu. Dies war der einzige Fall, den ich in meinen Präparaten auffinden konnte. Obschon daneben im gleichen Fruchtknoten zahlreiche heterotypische und homöotypische Teilungen stattfanden, traf ich doch auf kein weiteres Teilungsstadium im Embryosacke selbst, ebensowenig in Samenanlagen anderer Fruchtknoten, die aus den Achseln älterer Brakteen desselben Blütenstandes entnommen und zu gleicher Zeit fixiert worden waren.

Ist die Teilung vollzogen, so liegen die zwei Kerne nebeneinander (Taf. VII, Fig. 2); doch finden sie sich nicht immer an der Vorderseite des Embryosackes, sie können auch am Chalazaende liegen. Später findet eine Auseinanderwanderung statt, so daß dann der eine Kern am Chalaza- der andere am Mikropylarende anzutreffen ist (Taf. VII, Fig. 3). In diesem Stadium ist zwischen den beiden Kernen ein großer Saftraum zu bemerken. Wenn man Taf. VII, Fig. 2 u. 3 miteinander vergleicht, sieht man, daß der Embryosack noch eine weitere Verbreiterung erfahren hat, die noch fortschreitet, wie aus dem vierkernigen Stadium (Taf. VII, Fig. 4) ersichtlich ist. Hier sehen wir je zwei Kerne an beiden Seiten des großen Saftraumes nahe beisammen liegen. Auch achtkernige Embryosäcke konnte ich auffinden (Taf. VII, Fig. 5). Hier hat sich der Embryosack bereits stark vergrößert, auch die Ausweitung nach den beiden Seiten, welche ich in Textfig. 11 schematisch

andeutete, hat eingesetzt. An der Chalazaseite liegen vier Kerne in zwei Gruppen. Am gegenüberliegenden Pole bemerkt man um zwei Kerne eine deutliche Zellbildung. Diese Stadien sind sehr schwierig zu schneiden; die Gallerte ist so hart, daß die Schnitte vielfach zerrissen werden. Diesem Umstand ist es wohl zuzuschreiben, daß ich öfters Embryosäcke fand, die deutlich die drei Antipodenkerne am Chalazaende enthielten, während der Eiapparat entweder zerrissen oder ganz fortgerissen war. Taf. VII, Fig. 6 zeigt einen relativ kleinen Embryosack mit ausgebildetem Eiapparat. Hier waren nur zwei Antipodenkerne zu bemerken. Sie schmiegen sich meist an der Unterseite des Embryosackes an die Wand an und flachen sich dabei auf einer Seite ab. Ihr Inhalt schwindet meistens stark, so daß sie dann nur durch ihren dunkel gefärbten Nukleolus sofort deutlich hervortreten. Das in Taf. VII, Fig. 6 abgebildete Stadium fand sich in einer Blüte, deren Deckblatt eben im Öffnen begriffen war. Irrtümlich wäre es anzunehmen, daß Embryosäcke die es bis zum achtkernigen Stadium gebracht haben, sich stets auch weiter entwickeln würden. Ich traf nämlich öfters degenerierte Embryosäcke, die nur mit gelblichen Inhaltsresten versehen waren, deren Form aber darauf hinwies, daß die Degenerierung im vier- oder achtkernigen Stadium stattgefunden haben mußte. Wie aus den Taf. VI, Fig. 12 und Taf. VII, Fig. 2, 4 u. 6 leicht ersichtlich ist, hat jedes Stadium eine charakteristische Form, welche eine Verwechslung des acht- mit dem zweikernigen oder Tetradenstadium auch nach dem Absterben des Inhaltes völlig ausschließt. In zwei Fällen konnte ich noch die acht Kerne, doch in unnatürlicher Lage, antreffen (Taf. VII, Fig. 7). Man sieht dieselben ungefähr in der Mitte des Embryosackes zu einem Haufen zusammengeballt. Die meisten schließen so eng aneinander, daß sie sich gegenseitig abflachen.



Textfig. 13.

Eine Befruchtung der Eizelle konnte ich nicht nachweisen. Daß sie aber bei Kreuzbestäubung doch gelegentlich erfolgt und die Bildung eines Embryos zur Folge haben kann, bewies die Untersuchung des einen Samens (Musa ornata chittagong ♂ × Appelbacove ♀). Ein medianer Längsschnitt ist in Textfig. 13 dargestellt. Inmitten des gut entwickelten Nährgewebes liegt hier ein großer Embryo. Eine Vergleichung mit der entsprechenden Abbildung von Schumann für Musa Ensete[30]) (pag. 18) zeigt ohne weiteres die große Übereinstimmung in der Form.

I						II						III					
1			2			1			2			1			2		
	Breite	Länge		Breite	Länge		Breite	Länge		Breite	Länge		Breite	Länge		Breite	Länge
Embryosackmutterzelle	527	459	Fertige Tetraden	680	680	Degeneration im 4- oder 8kernigen Stadium	918	850	Eiapparat	850	850	Degeneration im 4- oder 8kernigen Stadium	1479	1105	Degeneration im Tetradenstadium	1955	1190
Heterotypische Kernteilung	544	493	Degeneration im Tetradenstadium	646	680	Degeneration im Tetradenstadium	867	833	Degeneration im 4- oder 8kernigen Stadium	850	884	Degeneration im 4- oder 8kernigen Stadium	1455	1241	Degeneration im Tetradenstadium	1853	1275
Fertige Tetraden	544	476	Verdrängung der 3 oberen Zellen	612	663	8kerniger Embryosack	901	850	Degeneration im Tetradenstadium	850	901	Degeneration im Tetradenstadium	1462	1190	Degeneration im 4- oder 8kernigen Stadium	1938	1360

I Samenanlagen von Fruchtknoten aus einer Blütenstandsknospe, die sich bereits aus dem Scheinstamm befreit hatte, aber noch aufrecht stand; 1 ist darin die jüngste Blütenschar mit weiblichen Trugzwitter, 2 die älteste. II Samenanlagen von Fruchtknoten aus einer überhängenden Blütenstandsknospe; 1 ist darin eine noch geschlossene Blütenschar, 2 eine eben geöffnete. III, 1 Samenanlagen von Fruchtknoten aus einer Blütenschar 7 Tage nach dem Aufblühen. III, 2 Samenanlagen von Fruchtknoten aus einer Blütenschar 11 Tage nach dem Aufblühen.

Die starke Degeneration der meisten Samenanlagen macht das Auffinden eventuell vorhandener älterer Stadien sehr schwierig. Relativ oft fand ich ein- und zweikernige Embryosäcke, vierkernige Embryosäcke waren bereits viel seltener und achtkernige und solche mit fertigem Eiapparat waren überhaupt nur ganz vereinzelt zu finden.

Interessant ist nun, daß die Samenanlagen, auch wenn der Embryosack degeneriert ist, weiter wachsen, wie aus zahlreichen Messungen hervorgeht (s. pag. 93). Diese wurden an medianen Längsschnitten durch Samenanlagen vollzogen.

Obenstehende Zahlen sind ohne Auswahl aus einer größeren Zahl Messungen gegriffen worden. Es ergibt sich daraus auch, daß die Weiterentwicklung des Embryosackes keinen wachstumsfördernden Einfluß auf die Samenanlage ausübt. So ist bei II, 1 die Samenanlage mit einem achtkernigen Embryosack nicht größer als die mit einem im Vierkernstadium degenerierten, und in II, 2 ist eine Samenanlage mit ausgebildetem Embryosack selbst noch etwas kleiner als eine solche, deren Embryosack im Tetradenstadium degeneriert ist. Die Samenanlagen setzen ihr Wachstum noch während einiger Wochen fort, worauf dann die typische Degenerierung des Nuzellargewebes, auf die Tischler aufmerksam gemacht hat, einsetzt. Schließlich beginnt eine stärkere Degenerierung aller Gewebe, die Samenanlagen werden braun und vertrocknen.

6. Die Tetradenteilungen in den Samenanlagen von Gros-Michel.

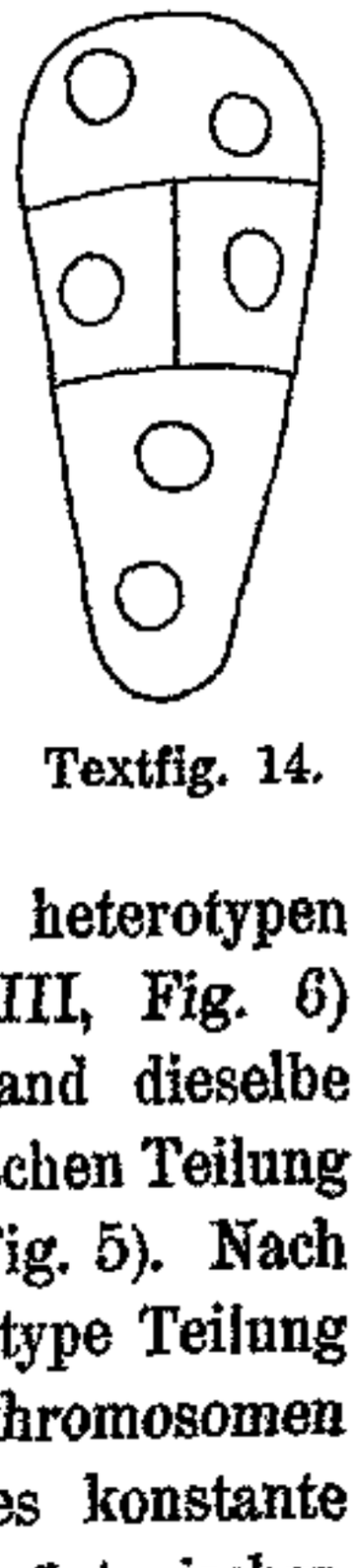
Wenn man den Verlauf der Tetradenteilungen in den Samenanlagen von Gros-Michel in ihrer Gesamtheit überblickt, so läßt sich hier eine noch stärkere Degeneration konstatieren als bei der Appelbacove. Die einzelnen Kernteilungen sind zwar an und für sich nicht unregelmäßiger als bei der Appelbacove; dagegen konnte ich überhaupt keine regelmäßigen auffinden. Zwar traf ich einige Male scheinbar regelmäßige Zweitochterzellstadien. Ausgeschlossen ist also nicht, daß doch ausnahmsweise einzelne regelmäßige Teilungen stattfinden oder dann muß man annehmen, daß die Chromosomen auch bei unregelmäßigem Teilungsverlauf schließlich doch noch zu zwei Kernen zusammentreten.

Die Embryosackmutterzelle weist im Vergleich mit der von Appelbacove nichts besonderes auf. Mehrere Male konnte deutlich das Diakinesestadium wahrgenommen werden (Taf. VIII, Fig. 4). Die sogenannte heterotypische Teilung habe ich, wie bereits bemerkt, nie normal ge-

sehen; sie sind denjenigen in den Pollenmutterzellen von Gros-Michel (Taf. VIII, Fig. 6) ganz ähnlich. Die homöotypische Teilung verläuft ebenfalls ganz abnormal. Bemerkenswert ist, daß nach der zweiten Teilung oft keine Kerne geformt werden, die Chromosomen bleiben zerstreut im Plasma liegen (Taf. VI, Fig. 14). In bezug auf die Ausbildung der Tetradenzellen herrscht auch hier große Mannigfaltigkeit. Fünf- oder sechszellige „Tetraden" fand ich nie, dagegen wohl solche mit mehrkernigen Zellen (Textfig. 14).

Auch Amitosen kommen vor. In älteren Stadien fand ich nur degenerierte Embryosäcke; eine Weiterentwicklung zum zwei- und vierkernigen Embryosackstadium, wie dies bei der Appelbacove noch relativ oft vorkommt, findet hier offenbar fast nie statt.

Einige auffällige Tatsachen mögen noch besonders erwähnt werden. So konnte ich bei verschiedenen Objekten den Embryosackmutterzellkern beobachten, offenbar im Diakinesestadium. Deutlich lagen an der Peripherie des Kernes die Chromatinklümpchen, während von weiterem Inhalt außer dem Nukleolus nichts zu sehen war. Wie Taf. VIII, Fig. 4 *a* u. *b* erkennen läßt, waren hier in den zwei Schnitten durch den Kern 32 solcher Chromatinklümpchen zu zählen. Sehr deutlich läßt sich in jedem Klümpchen ein dunklerer Teil wahrnehmen, offenbar durch Kontraktion der Chromatinsubstanz entstanden. Ein typischer Bau von „Doppelchromosomen", wie ich sie z. B. bei Musa orn. chitt. (Taf. VIII, Fig. 7) wahrnehmen konnte, ließ sich hier nicht erkennen, auch nicht in den anderen Fällen, wo ich Embryosackmutterzellkerne in diesem Stadium wahrnahm. Bei einer unregelmäßigen heterotypen Teilung der Pollenmutterzellen von Gros-Michel (Taf. VIII, Fig. 6) konnte ich nun ebenfalls 32 Chromosomen zählen und fand dieselbe Zahl wieder bei einer unregelmäßig verlaufenden homöotypischen Teilung der unteren von zwei Embryosacktochterzellen (Taf. VIII, Fig. 5). Nach längerem Suchen gelang es mir schließlich, auch eine heterotype Teilung der Embryosackmutterzelle aufzufinden, wo deutlich 32 Chromosomen auf zwei Schnitten verteilt, wahrzunehmen waren. Dieses konstante Auftreten der Zahl 32*) vom Diakinesestadium bis zur homöotypischen Teilung läßt sich nicht durch den gewöhnlichen Teilungsverlauf erklären.



Textfig. 14.

*) Bei den abnormen Teilungen bin ich natürlich darauf angewiesen, die ganze Zahl der unregelmäßig in der Spindelfigur zerteilt liegenden Chromosomen jeweils anzugeben.

Ob man die 32 Chromatinklümpchen im sogenannten Diakinesestadium als Doppelchromosomen oder als „somatische" Chromosomen auffaßt, müßte man während der ersten Teilung in der ganzen Spindelfigur 64 Chromosomen zählen. Die 32 Doppelchromosomen hätten sich doch in 64 Einzelchromosomen spalten müssen; ebenso würden sich 32 „somatische" Chromosomen bei jeder Teilung in 64 Hälften teilen. Wir können also als sicher annehmen, daß keiner der beiden supponierten Fälle der richtige ist. Es bleiben demnach noch zwei Möglichkeiten zur Diskussion:

1. Die Chromatinklümpchen im sogenannten Diakinesestadium stellen bereits Einzelchromosomen dar; die Auflösung der Doppelchromosomen in Einzelchromosomen hat vorzeitig stattgefunden, oder 2. die Klümpchen sind „somatische" Chromosomen und abnormer Weise findet in der folgenden Teilung keine Spaltung statt. Die erste Annahme macht uns sofort verständlich, warum in der heterotypen Kernspindel 32 Chromosomen auftreten, die sich dann je zu 16 auf die beiden Tochterkerne verteilen können, hierauf bei der homöotypen Teilung halbiert werden, so daß auch hier im ganzen wieder 32 Chromosomen zu zählen sind (Taf. VIII, Fig. 5). In diesem Falle würde also eine normale Reduktion stattfinden. Leider konnte ich die vorhergehenden Stadien mangels genügenden Materials nicht studieren. Der Bau dieser Chromatinkörperchen spricht eher für die Annahme, daß es sich um somatische Chromosomen handle, die in der Ausbildung begriffen sind. Auch bei dieser Annahme bleibt das Verhalten derselben bei der ersten Teilung, wo also keine Spaltung der Chromosomen auftritt, unerklärlich; es fände auch in diesem Falle, indem ganze Chromosomen den zwei Tochterkernen zugeführt würden, eine Art Reduktion statt.

Zum Vergleich mit den Kernteilungsvorgängen in Pollen- und Embryosackmutterzellen wurden auch Teilungsbilder in Wurzelspitzen studiert.

Diese zeigten sich aber für Chromosomenzählungen ebenfalls nicht sehr geeignet. Auch hier fand eine ziemlich starke Verklebung der Chromosomen untereinander statt. Es konnte jedoch bei diesen Zählungen mit ziemlicher Sicherheit ermittelt werden, daß die Gros-Michel in ihren vegetativen Zellen nicht 64 Chromosomen aufweist. Die Chromosomenzahl beträgt annähernd 32, und da ich diese Zahl in den generativen Zellen einige Male ohne jeden Zweifel feststellen konnte, ist die diploide Zahl der Chromosomen wohl auf 32 festzusetzen.

Ich glaube daher das sogenannte Diakinesestadium in den Embryosackzellen von Gros-Michel auffassen zu dürfen als ein abnormes Stadium

einer gewöhnlichen Kernteilung, wo somatische Chromosomen in Bildung begriffen sind, keine Spaltung stattfindet und also den beiden Kernen ganze Chromosomen zugeführt werden, wodurch schließlich doch, wenn auch auf abnorme Weise, eine Chromosomenreduktion zustande kommt. Hier dürfte eine Vergleichung mit den Angaben von Overton über Thalictrum purpurascens[27]) (pag. 277—278) von Interesse sein. Er stellte die diploide Chromosomenzahl bei Th. purpurascens auf 24 fest. Nun fand er aber Fälle, wo die Spindelfigur des in Teilung begriffenen Kernes der Embryosackmutterzelle statt 12, 24 Doppelchromosomen aufweist.

Wie bereits bemerkt, konnte ich bei Gros-Michel keine Weiterentwicklung des Embryosackes feststellen. Alle älteren Samenknospen, die ich geschnitten habe, weisen nur degenerierte Embryosäcke auf, deren Degeneration schon im Stadium der Tetraden oder der Embryosackmutterzellen begonnen haben muß. Bald erfolgt die völlige Zerdrückung des Hohlräumchens. Unzweifelhaft ist die Degenerierung der Samenknospen von Gros-Michel also weiter vorgeschritten als bei der Appelbacove.

III. Hypothesen über den Ursprung der Eßbananen.

Die bisher untersuchten Bananen weisen in bezug auf ihre Chromosomenzahl wenig gleichartiges auf. Die beiden samenproduzierenden Arten, Musa basjoo und Musa orn. chitt. haben die diploide Chromosomenzahl 22. Mit relativ großer Sicherheit konnte die diploide Zahl bei Gros-Michel auf 32 festgestellt werden. Die Zahl der Chromosomen der Appelbacove ließ sich weder in den generativen Zellen noch in den somatischen der Wurzelspitzen genau feststellen. Die diploide Zahl, die ich abschätzen konnte, schwankt zwischen 22 und 24. Schlüsse, wie sie Tischler[33]) (pag. 646 ff.) aus den Chromosomenzahlen der drei von ihm untersuchten Bananenrassen ableitete, ließen sich hier also nicht ziehen. Im übrigen kann ich mich den Anschauungen Tischler's[33]) (pag. 651—655) bezüglich der Bedeutung der unregelmäßigen Tetradenteilungen bei Musa in der Hauptsache anschließen. In seiner Besprechung hebt er hervor, daß solche unregelmäßige Teilungen, versprengte Chromosomen und Sonderkerne sich sowohl bei Hybriden, als auch bei Nichthybriden finden, und daß es auch sterile- oder nahezu sterile Bastarde gibt, bei denen dagegen von solchen Unregelmäßigkeiten nichts oder fast nichts zu bemerken ist. So fand Tischler*)

*) Literaturangaben s. bei Tischler[33]).

bei Bryonia- und Syringa-Hybriden, ebenso Juel bei Syringa-Bastarden ähnliche Abnormitäten, ferner Rosenberg bei Drosera-, Gregory bei Lathyrus-, Farmer und Digby bei Farnhybriden. Daß aber solche Abnormitäten nicht bei allen Hybriden vorkommen, beweisen die Untersuchungen Tischler's an Ribes Gordianum und Mirabilis Jalapa tubiflora. Auch für Nichthybriden sind solche Unregelmäßigkeiten nachgewiesen, so von Hofmeister bei Passifloren, Irideen und Orchideen, von Wimmel bei Fuchsia, von Tangl, Strasburger und Juel für Hemerocallis. Aus den angeführten Tatsachen geht also hervor, daß man auf Grund der unregelmäßigen Tetradenteilungen bei Musa nicht ohne weiteres auf eine Bastardnatur dieser Pflanzen schließen darf. Natürlich kann man daraus aber ebensowenig den Schluß ziehen, daß die Eßbananen keine Bastarde seien.

Diese Frage läßt sich, wie bereits Tischler[33]) (pag. 623) bemerkt, schwierig entscheiden: „Die Meinung, daß alle Kulturbananen ursprüngliche Bastarde seien, läßt sich allerdings weder widerlegen noch beweisen, da eine experimentelle Prüfung auf ihren Heterozygotismus bei fehlenden Nachkommen nicht vorgenommen werden kann. Aber wenn man bedenkt, daß wohl Jahrtausende schon von Völkern mit primitiver Kultur die Banane wegen ihrer Früchte angebaut und kunstvolle Bastardexperimente dabei fast sicher ausgeschlossen waren, daß ferner auch die Annahme einer zufälligen Bastardisierung in freier Natur nichts für die Erklärung der Sterilität bei den Kulturformen bedeuten kann, da eine so durchgängige Verbreitung allein dieser spontan entstandenen Hybriden überaus unwahrscheinlich gewesen wäre, dann wird man mir wohl zugeben, daß wir mit Bastardeinflüssen bei Musa kaum zu rechnen brauchen".

Mit letzterer Ansicht Tischler's kann ich mich nicht einverstanden erklären. Zwar ist auch meine Ansicht über die Entstehung der Eßbananen rein hypothetisch; ich teile sie denn auch nur deshalb mit, weil sie einen Weg zur Untersuchung zeigt, den ich, da ich wahrscheinlich recht bald wieder in den Tropen arbeiten werde, auch wohl gelegentlich einschlage. Ich bin der Ansicht, daß sich die Entstehung infolge zufälliger Bastardisierung in der Natur sehr wohl denken läßt. Und wenn eine solche Bastardisierung Pflanzen hervorgerufen hat, die autonom parthenokarp sind, so läßt sich auch die kolossale Verbreitung dieser Bastarde leicht denken. Man könnte sich — wenn man einen Moment annimmt, daß die Eßbananen Hybriden seien — den Vorgang etwa folgendermaßen denken:

Entstehen in freier Natur durch Kreuzung Samen, so können diese, noch von der Frucht eingeschlossen, leicht von Tieren*) verschleppt werden und keimen. Ein solcher Bastard könnte sofort steril sein oder völlige Sterilität erst nach wiederholter Bastardisierung auftreten. Vom Momente an, wo diese Eigenschaft auftritt, ist infolge der vegetativen Vermehrung durch Sprößlinge, ihr Fortbestehen gesichert. Eine baldige „Entdeckung" dieser neuen Pflanzenform muß also nicht notwendig angenommen werden. Nur für die ausgiebige Verbreitung scheint der Einfluß des Menschen unentbehrlich gewesen zu sein. Wer nun die Bewohner Javas und Britisch-Indiens kennt, wird wohl beobachtet haben, wie stark der Spürsinn bei diesen Naturvölkern entwickelt ist, speziell für Dinge, die ihnen sofort nützlich sind. Wenn daher einer eine Bananenpflanze gefunden hat, deren Früchte statt mit harten Samen fast vollständig erfüllt zu sein, nur weiches Fruchtfleisch enthielten, so kann man sicher sein, daß er diese Entdeckung nicht vergessen haben wird. Die Verpflanzung durch Ausstechen der Sprößlinge wird wohl bald nachgefolgt sein. Und wenn man bedenkt, wie außerordentlich alt diese Kulturpflanze sein muß**), und wie nützlich sie für viele Tropenvölker ist, so läßt sich die große Ausbreitung schließlich doch verstehen, um so mehr, als mit den großen Wanderungen die für viele dieser Völkerschaften anzunehmen und tatsächlich noch für die historische Zeit nachgewiesen sind, auch stets ihr Kulturbesitz verbreitet worden ist. Eine solche Hypothese scheint mir daher durchaus annehmbar.

Daß die Sterilität der Bananen durch die Kultur hervorgerufen sein sollte, erachte ich als unwahrscheinlich. Die Musa Fehi, über welche Sagot[29]) berichtet, scheint für die Annahme zu sprechen, daß äußere Faktoren die Sterilität hervorgerufen haben. Sagot zitiert (pag. 318) die Angaben Pancher's: „On ne rencontre le Musa Fehi à Taiti avec des graines que sur les hauteurs. Entre la plage et ces hauteurs, les plantes plus ou moins nombreuses qui sont échelonnées ne produisent pas de graines".

---

*) Auch die ganz von Samen erfüllten Früchte enthalten noch immer eine Menge süßen Fruchtfleisches, genügend, um von Affen und Vögeln als Leckerbissen gesucht zu werden.

**) de Candolle[4]) sagt (pag. 245): „Tout cela indique une ancienneté prodigieuse de culture, par conséquent une existence primitive en Asie, et une diffusion contemporaine avec celle des races d'hommes ou antérieure.

Diese Banane ist sicher einer näheren Untersuchung wert. Vor allem wäre festzustellen, ob die Sterilität in den Niederungen mit abnormen Tetradenteilungen und Degenerierungen der Geschlechtszellen verbunden ist, oder ob sie durch andere Umstände hervorgerufen wird. Festzustellen wäre auch, ob in größerer Höhe über dem Meere neben regulärer Samenbildung doch bereits autonome Parthenokarpie vorliege, oder ob diese nur mit Sterilität verknüpft auftritt. Wenn die Angaben Sagots richtig sind, würde eine derartige Untersuchung schöne Ergebnisse versprechen.

Sagot selbst aber warnt vor Generalisierung, indem er sagt [29]) (pag. 321): „Il ne faut ni trop généraliser ces faits, ni se refuser à en tirer d'utiles inductions, propre à guider de nouvelles recherches et d'intéressantes expériences. Il ne faut pas trop généraliser. En effet, en plusieurs localités de l'Asie méridionale, et notamment en Cochinchine, on a trouvé au niveau de la mer, près de la côte, et même dans les îles du littoral, des Bananiers sauvages à fruit tout rempli de graines et impropres à une utilisation alimentaire quelconque" und pag. 321: „En Amérique, les races toujours aspermes que l'on cultive, si l'on en plante negliglemment un pied en mauvais sol, donnent un régime grêle, par fois subhorizontal, mais les quelques très petits fruits qu'il présente restent aspermes."

Ebensowenig war bei Musa basjoo und Musa ornata chittagong auf der Plantage in Surinam etwas von Sterilität zu bemerken, obwohl diese Pflanzen unter gleichen Bedingungen wie die Eßbananen kultiviert wurden. Meine Befunde an Musa basjoo von Isola-Madre und an Musa Ensete aus dem Warmhaus des botanischen Gartens in Zürich, welche beide doch auch unter ganz abnormen Verhältnissen wuchsen, und die von den charakteristischen Unregelmäßigkeiten, die Tischler und ich bei den sterilen Eßbananen nachweisen konnten, nichts erkennen ließen, sprechen nicht für die Richtigkeit jener Annahme.

Jedenfalls scheint es mir der Mühe wert auszuprobieren, ob nicht durch einmalige oder fortgesetzte Kreuzung fertiler Arten eine sterile Banane hervorzubringen wäre. Noch ein anderer Weg ließe sich einschlagen. Bei den drei von Tischler [83]) untersuchten Bananenrassen zeigte sich, daß der Pollen der Varietät „Dole" sich relativ regelmäßig entwickelt. Tischler sagt (pag. 642): „Die heterotype Spindel formt sich wie bei Kladi. Aber in ihrem Verlauf machen sich nun sehr starke Unterschiede gegenüber dieser Rasse geltend. Denn die großen Unregelmäßigkeiten, die dort das Charakteristikum bildeten, fallen hier fast ganz fort."

Die Abbildung der Pollentetraden von Dole auf pag. 643 zeigt im Vergleich mit denen der Var. Kladi eine relativ normale Entwicklung. pag. 644 sagt Tischler ferner vom Dole-Pollen: „Der junge Pollen ist ziemlich regelmäßig verglichen mit der zuerst behandelten Rasse. Da die vier Abkömmlinge einer Pollenmutterzelle selbst bei dem Fehlen von überzähligen Zellen häufig nicht gleich groß sind, war dadurch schon eine hinreichende Erklärung für die tatsächlich zu beobachtenden kleineren Verschiedenheiten gegeben. Schon oben hatten wir erwähnt, daß wir den Pollen bereits in den Antheren auskeimend gefunden hatten.“ Und auf pag. 627: „Auch gewisse sterile Rassen von Musa sapientum dürften annähernd normale Pollentetradenteilung haben. Wir werden weiter unten einen solchen Fall für die afrikanische Rasse „Dole“ näher kennen lernen.“ In seiner letzten Arbeit weist Tischler[34]) (pag. 50) eine Befruchtung bei Musa sapientum Radjah-Siam nach.

Was nun bei den von mir untersuchten Varietäten wegen der schlechten Entwicklung des Pollens unmöglich ist, nämlich das Hervorbringen von Samen mit Pollen derselben Varietät könnte vielleicht bei einer anderen Abart gelingen. Zu diesem Zweck muß man also eine Varietät von Musa sapientum auswählen, wo sowohl Pollen als Samenanlagen möglichst normal entwickelt sind. Gelingen dann Befruchtungsversuche, so dürfte die Frage zu lösen sein, ob die betreffende Varietät eine Hybride ist oder nicht.

Auch diese Versuche scheinen mir der Mühe wert und dürften sicherer zum Ziele führen, als die erst genannten. Geht man doch bei jenen von der völlig hypothetischen Annahme aus, die Eßbananen seien Hybriden. Selbst im günstigsten Falle, wenn als Resultat der Experimente eine sterile Bananenpflanze entsteht, hätte man dann doch noch keinen sicheren Beweis für die analoge Entstehung der Eßbananen in der Natur. Wenn man aber keine sterilen Bananenpflanzen bekommt, bleibt noch immer der Zweifel übrig, ob nicht bei richtiger Auswahl der beiden Elternpflanzen doch Sterilität der Nachkommen hervorzurufen wäre.

Bei der zweiten Methode ist — wenn man Nachkommen überhaupt bekommt — ein Resultat zu erwarten, das entweder pro oder contra Hybridismus spricht. Wie bereits bemerkt, ist zu diesem Versuche aber eine Eßbananenvarietät notwendig, die sowohl relativ normalen Pollen, als auch entwicklungsfähige Samenknospen besitzt.

Bei der Fortsetzung dieser Untersuchungen in der angegebenen Richtung werde ich also vorerst die Frage zu lösen haben, ob sich eine solche Eßbanane auffinden läßt.

IV. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Durch Einhüllen der Blütenstände in Säcke und völliges Ausschließen jeder Bestäubung der Blüten konnte nachgewiesen werden, daß die Eßbananen autonom parthenokarp sind. Die innerhalb dieser Säcke entstandenen Früchte sind den frei entwickelten ganz ähnlich, ihre Reifungszeit ist auch ganz dieselbe.

2. Gleichartige Versuche ergaben, daß bei Musa basjoo Sieb. et Zucc. und Musa ornata chittagong eine Bestäubung zur Frucht-Samenbildung unbedingt notwendig ist.

3. Eine künstliche Bestäubung der Narben der Eßbananen mit gut keimendem Pollen von Musa orn. chitt. oder von Musa basjoo hatte keinerlei Einfluß auf die Gestaltung der Früchte.

4. Die mikroskopische Untersuchung des lebenden Pollen der Gros-Michel Eßbanane zeigte erhebliche Größenunterschiede zwischen den einzelnen Körnern und Plasmaarmut bei vielen. In jüngeren Stadien war die Bildung einer generativen Zelle im Pollenkorn nachzuweisen; ebenso bei Musa orn. chitt. und Musa basjoo. Bei letzteren ist der reife Pollen normal, die Größenunterschiede sind nur sehr gering und von Plasmaarmut ist nichts zu bemerken.

5. Keimungsversuche mit Pollen von Gros-Michel ergaben, daß nur ganz wenige Körner keimungsfähig sind, daß die Pollenschläuche derselben aber eine ähnliche Wachstumsgeschwindigkeit aufweisen können, wie die von Musa orn. chitt. Pollenschläuche von Musa orn. chitt. werden von Narbenstückchen von Gros-Michel stark angezogen.

6. Bestäubungsversuche an weiblichen Trugzwittern von Musa orn. chitt. mit Pollen von Gros-Michel führten niemals zur Samenbildung.

7. Schon eine oberflächliche Untersuchung von Handschnitten durch die Samenknospe lehrte, daß bei Gros-Michel fast nie ein entwickelter Embryosack gebildet wird. Bei der Appelbacove fand ich neben früh degenerierten auch weiter entwickelte Embryosäcke mit Andeutungen von Eiapparat und Antipodenkernen.

8. Nach künstlicher Bestäubung von 1539 Gros-Michel Blüten mit Pollen von Musa orn. chitt. und von Musa basjoo bildeten sich

4 Samen; die Bestäubung von 1156 Appelbacoveblüten ergab die Bildung von 38 vollen nebst 10 tauben Samen. Die durch Kreuzung mit Musa basjoo erhaltenen Samen waren bedeutend größer als die durch die Bestäubung mit Musa orn. chitt. gewonnenen, ein Beweis dafür, daß die Bestäubung mit verschiedenem Pollen nicht ohne Einfluß geblieben ist.

9. Die Entwicklung des Pollens von Musa basjoo und Musa orn. chitt. geht vollkommen regelmäßig vor sich.

10. Dagegen zeigt der Pollen von Gros-Michel und Appelbacove starke Abnormitäten während den Tetradenteilungen. Durch das ungleichzeitige oder ungleich schnelle Auseinanderweichen der Chromosomen entstehen Tetraden mit überzähligen Kernen und Zellen. Außerdem findet bei der Appelbacove eine allgemeine frühzeitige Degeneration statt.

11. Die auf Isola-Madre offenbar unter ungünstigen Verhältnissen wachsenden Musa basjoo Pflanzen zeigten eine völlig normale Teilung der Pollenmutterzellen. Auch die völlig regelmäßig aussehenden Pollenkörner von Musa Ensete aus dem Warmhaus des Botanischen Gartens Zürich, deren mehrere gekeimt hatten, zeigen, daß die Tetradenteilungen normal vor sich gegangen sind.

12. Die Embryosackentwicklung von Musa orn. chitt. konnte bis zum zweikernigen Stadium verfolgt werden und erwies sich völlig regelmäßig.

13. Die Embryosäcke von Gros-Michel entwickeln sich sehr unregelmäßig. Nur abnorme Teilungen wurden aufgefunden. Im sogenannten Diakinesestadium ließen sich 32 Chromatinklümpchen zählen. Dieselbe Zahl wurde bei der heterotypen Teilung der Pollen- und Embryosackmutterzelle und bei der homöotypen in der unteren Embryosacktochterzelle gefunden.

14. Bei der Appelbacove gibt es neben degenerierenden Embryosäcken auch einzelne, die sich weiter entwickeln. Die Degenerierung kennzeichnet sich auch hier durch abnorme Teilungen, wodurch wie beim Pollen überzählige Kerne und Zellen entstehen. Neben diesen Unregelmäßigkeiten findet hie und da noch eine Art Amitose des Zellkernes statt. Eine Weiterentwicklung bis zum fertigen Embryosack konnte beobachtet werden; immerhin waren vierkernige Embryosäcke weniger häufig als zwei- und einkernige und achtkernige kommen überhaupt nur ganz vereinzelt vor. Die Embryosäcke ändern während der Entwicklung ihre Form in charakteristischer Weise, so daß bei de-

generierten Embryosäcken leicht der Zeitpunkt der Degenerierung festzustellen ist.

15. In einem Samen (Musa ornata chittagong ♂ × Appelbacove ♀) konnte das Vorhandensein eines normalen Embryos festgestellt werden.

16. Die Samenanlagen wachsen auch in den Fällen, wo der Embryosack degeneriert ist, einige Zeit weiter. Erst nachher findet eine völlige Verkümmerung und Vertrocknung derselben statt.

Zitierte Literatur.

1) d'Angremond, A., Parthenokarpie und Samenbildung bei Bananen. (Mit Tafel XX.) Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1912, Bd. XXX, Heft 10, pag. 686 bis 691.

2) Baumgartner, P., Untersuchungen an Bananenblütenständen. I.—IV. Teil. (Mit 1 Doppeltafel und 26 Textfiguren.) Beihefte z. Bot. Zentralbl. 1913, Bd. XXX, I. Abt., Heft 3, pag. 237—368.

3) Camerarius, R. J., Über das Geschlecht der Pflanzen 1694. (Übersetzt von M. Möbius.) Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften, 105, 78 S.

4) de Candolle, Alph., Origine des Plantes cultivées. Paris 1883.

5) Ewert, R., Blütenbiologie und Tragbarkeit unserer Obstbäume. Landw. Jahrb. 1906, Bd. XXXV, pag. 259—587, Taf. I—II.

6) Ders., Die Parthenokarpie der Obstbäume. (Vorl. Mitteil.) Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1906, Bd. XXIV, pag. 414—416.

7) Ders., Die Parthenokarpie der Stachelbeere. (Vorl. Mitteil.) Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1908, Bd. XXVI a, pag. 531—532.

8) Ders., Neuere Untersuchungen über Parthenokarpie bei Obstbäumen und einigen anderen fruchttragenden Gewächsen. Landw. Jahrb. 1909, Bd. XXXVIII, pag. 767—839, Taf. XIV, 7 Figuren.

9) Ders., Parthenokarpie bei der Stachelbeere. Landw. Jahrb. 1910, Bd. XXXIX, pag. 463—470, Tafel XII—XIII.

10) Ders., Neuere Forschungsergebnisse auf dem Gebiet der Parthenokarpie. Verhandl. d Ges. d. Naturf. u. Ärzte, 82. Vers. Königsberg, II. Teil, 1. Hälfte, pag. 87—90. Leipzig 1911.

11) Fitting, H., Entwicklungsphysiologische Probleme der Fruchtbildung. Biol. Zentralbl. 1909, Bd. XXIX, pag. 193—206, 225—239.

12) Friemann, W., Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der monokotylen Pflanzen. Diss., Bonn 1910.

13) Gärtner, C. F., Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommenen Gewächse und über die natürliche und künstliche Befruchtung durch den eigenen Pollen. 644 Seiten. Stuttgart 1844.

14) Gärtner, J., De fructibus et seminibus plantarum, Tome I, CLXXXII et 384 pag. Stuttgart 1788.

15) Humphrey, J. E., The development of the seed in the Scitamineae. Ann. of Bot. 1896, Vol. X, pag. 1—40, pl. I—IV.

16) Jähkel, P., Über Anatomie und Mikrochemie der Bananenfrucht und ihre Reifungserscheinungen. Diss., Kiel 1909. 41 Seiten.

17) Juel, H. O., Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. XXXV, pag. 626—659.

18) v. Kirchner, O., Über die kernlose Mispel. Jahresh. d. Vereins vaterländ. Naturk. Württemberg 1900, pag. 31—33.

19) Ders., Fruchtbildung ohne Befruchtung. Jahresh. d. Vereins vaterländ. Naturk. Württemberg 1902, pag. 84—85.

20) Kronfeld, M., Fruchtbildung ohne Befruchtung. Biol. Zentralbl. 1890, Bd. X, pag. 65—66.

21) Kumagai, Y., A propos des Oranges sans graines. Bull. de la Soc. d'Agric. du Japon 1901, No. 252. (Japanisch.) Ref. Bot. Zentralbl. 1903, Bd. XCII, pag. 533.

22) Müller-Thurgau, H., Abhängigkeit der Ausbildung der Traubenbeeren und einiger anderer Früchte von der Entwicklung der Samen. Landw. Jahrb. d. Schweiz 1898, Bd. XII, pag. 135—205, Taf. I—IV.

23) Ders., Die Folgen der Bestäubung bei Obst- und Rebenblüten. Ber. VIII d. Zürcher. bot. Ges. 1901—1903, Sept. 1903. 19 Seiten.

24) Ders., Kernlose Traubenbeeren und Obstfrüchte. Landw. Jahrb. d. Schweiz, Sept. 1908, pag. 1—34, 7 Fig.

25) Noll, F., Fruchtbildung ohne vorausgegangene Bestäubung (Parthenokarpie) bei der Gurke. Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn 1902, pag. 149—162.

26) Osterwalder, A., Blütenbiologie, Embryologie und Entwicklung der Frucht unserer Kernobstbäume. Landw. Jahrb. 1910, Bd. XXXIX, pag. 917—998, Taf. XXV—XXIX.

27) Overton, J. B., Über Parthenogenesis bei Thalictrum purpurascens. (Vorl. Mitteil.) Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1904, Bd. XXII, pag. 274—283.

28) Rung, Rich., Die Bananenkultur, geographisch, wirtschaftlich und kulturhistorisch betrachtet. Gotha 1911, J. Perthes. Erg.-Heft Nr. 169 auf Dr. A. Petermann's Mitteil. an der J. Perthes' Geographischen Anstalt.

29) Sagot, P., Bananier Fehi, sa forme asperme et sa forme séminifère, pag. 317 bis 326. Bull. de la Soc. Bot. de France 1886, Tome XXXIII.

30) Schumann, K., Das Pflanzenreich, herausgegeben von A. Engler, IV, 45, Musaceae. Leipzig 1900.

31) Schürhoff, P. N., Karyomerenbildung in den Pollenkörnern von Hemerocallis fulva. Jahrb. f. wiss. Bot. 1913, Bd. LII, pag. 405—409.

32) Tamari, K., A propos du fruit du Diospyros Kaki. Bull. de la Soc. d'Agric. du Japon, Nr. 233/234 (Fevr. et Mars 1901). (Japanisch.) Ref. Bot. Zentralbl. 1903, Bd. XCII, pag. 553.

33) Tischler, G., Untersuchungen über die Entwicklung des Bananenpollens I. Mit 4 Fig. im Text u. 2 Tafeln. Arch. f. Zellforsch. 1910, Bd. V.

34) Ders., Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermen-Früchten. Mit Taf. I u. II und 30 Textfiguren. Jahrb. f. wiss. Bot. 1912, Bd. LII.

35) Winkler, H., Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. Progr. rei bot. 1908, Tome II, pag. 293—454, 14 Fig.

Figurenerklärungen zu Tafel IV—XI.

Tafel IV.

Vergr. 670 : 1.

Fig. 1. Pollenmutterzelle von Musa orn. chitt. im Synapsisstadium.
Fig. 2. Pollenmutterzelle von Musa basjoo im Diakinesestadium.
Fig. 3. Pollenmutterzelle von Musa basjoo. Die heterotype Spindelfigur ist etwas schief getroffen, die eine Gruppe von 11 Chromosomen liegt etwas tiefer als die andere.
Fig. 4. Heterotype Teilung in der Pollenmutterzelle von Musa orn. chitt im Diasterstadium. Beiderseits 11 Chromosomen.
Fig. 5. Dispirem der heterotypen Teilung der Pollenmutterzelle von Musa orn. chitt. mit Zellplatte und einem zurückgebliebenen Chromosom.
Fig. 6. Zweitochterzellstadium des Pollens von Musa basjoo. In beiden Kernen sind gröbere Chromatinklumpen zu beobachten.
Fig. 7. Homöotype Teilung in beiden Tochterzellen von Musa basjoo. Die beiden Spindeln stehen senkrecht aufeinander. In der unteren Zelle sind wieder 11 Chromosomen zu zählen.
Fig. 8. Pollentetrade von Musa basjoo.
Fig. 9. Teilung des Kernes am Rande des Pollenkorns von Musa orn. chitt.
Fig. 10. Ablösen der generativen Zelle von der Wand eines Pollenkorns von Musa orn. chitt. Der vegetative Kern ist bedeutend größer als der generative.
Fig. 11. Reifes Pollenkorn von Musa basjoo. Neben dem vegetativen Kerne die spindelförmige generative Zelle mit dem länglich eiförmigen Kerne.
Fig. 12. Pollenmutterzelle von Gros-Michel.
Fig. 13. Pollenmutterzelle von Gros-Michel nach abnormer heterotypischer Teilung mit mehreren, kleinen und größeren Kernen und einzelnen Chromosomen zu beiden Seiten der Zellplatte.

Tafel V.

Vergr. 670 : 1.

Fig. 1. Eine „Tetrade" von Gros-Michel mit 11 Enkelzellen, jede Zelle mit einem Kern.
Fig. 2. Eine Tetrade der Appelbacove. In der unteren Zelle 4 ungleichgroße Kerne.
Fig. 3. Pollenmutterzelle der Appelbacove in 2 Tochterzellen geteilt, wovon die obere mit 2 Kernen.

Fig. 4. „Tetrade“ der Appelbacove aus 5 Enkelzellen bestehend. Die Größe dieser Tetrade ist mit der von Fig. 2 zu vergleichen.

Fig. 5. Pollenmutterzelle der Appelbacove in 2 Tochterzellen geteilt. Die Größe derselben ist mit Fig. 3 zu vergleichen.

Fig. 6. Gruppe von jungen Pollenzellen der Appelbacove kurz nach der Loslösung aus dem Tetradenverbande. Offenbar handelt es sich um eine „Tetrade“ von 5 Enkelzellen. Einige Pollenkörner mit überzähligen Kernen.

Fig. 7. Längsschnitt durch die Embryosackmutterzelle einer Samenanlage der Appelbacove. Ursprünglich subepidermal, gelangt die Zelle durch Teilung eine Zellreihe tiefer in das Nuzellusgewebe. Ihre Schwesterzelle hat sich nochmals der Breite nach geteilt.

Fig. 8. 2 Embryosackmutterzellen nebeneinander in einer Samenanlage der Appelbacove.

Fig. 9. Embryosackmutterzelle der Appelbacove. Kern der Mikropylarseite etwas genähert; neben dem Nukleolus feine Stränge mit dunkler färbbaren Chromatinkörnchen. Die verdickte Zellmembran hier und in allen folgenden Tuschezeichnungen als dicke schwarze Linie angegeben.

Fig. 10. Embryosackmutterzelle und Nuzellusgewebe der Appelbacove. Kern im Synapsisstadium. Nuzellusepidermis vorn fächerförmig entwickelt.

Fig. 11. Embryosackmutterzelle der Appelbacove offenbar in Ausbildung der Diakinese begriffen. Nukleolus noch deutlich vorhanden.

Fig. 12. Heterotype, offenbar regelmäßige Teilung in der Embryosackmutterzelle der Appelbacove. Teilungsfigur der Mikropylarseite etwas genähert.

Fig. 13. Ausbildung der Zellplatte nach der heterotypen Teilung in der Embryosackmutterzelle von Appelbacove.

Fig. 14. Zweitochterzellstadium der Appelbacove. Ungleiche Teilung der Embryosackmutterzelle in eine größere untere Zelle und eine kleinere obere.

Tafel VI.

Vergr. 670:1. Sämtliche Figuren, mit Ausnahme von Fig. 14, beziehen sich auf die Appelbacove.

Fig. 1. Unregelmäßige heterotype Teilung in der Embryosackmutterzelle. Die Chromosomen werden ungleich schnell oder ungleichzeitig aus der Kernplatte den beiden Polen zu befördert.

Fig. 2. Unregelmäßige homöotype Teilung in den beiden Tochterzellen. Die Teilungsfigur in der oberen Zelle ist schief getroffen. In der unteren Tochterzelle sind 4 Chromosomen bereits am einen Pol angelangt, während die anderen noch in der Nähe der Äquatorialebene liegen.

Fig. 3. Unregelmäßige Tetrade. Die 3 oberen Zellen stark in Degenerierung begriffen. Die untere Zelle mit 3 Kernen.

Fig. 4. Unregelmäßige Tetrade. Die 2 unteren Zellen je mit 2 Kernen.

Fig. 5. Unregelmäßige „Tetrade“ aus 5 Zellen bestehend.

Fig. 6. Unregelmäßige „Tetrade“ aus 6 Zellen.

Fig. 7. Embryosackmutterzelle mit 4 Kernen. Wahrscheinlich haben zwei Teilungsschritte stattgefunden, ohne daß Zellwandbildung erfolgt ist.

Fig. 8. Embryosackmutterzelle in 2 Zellen geteilt, die obere in Degeneration, die untere mit 2 Kernen.

Fig. 9. Regelmäßige Tetrade.
Fig. 10. Verdrängung der 3 oberen Tochterzellen durch die untere, in der bereits ein großer Saftraum aufgetreten ist.
Fig. 11. Weiteres Stadium der Verdrängung. Im oberen stark degenerierten, dunkelgefärbten Plasma ist noch ein Rest eines Kernes zu beobachten.
Fig. 12. Embryosackzelle. Eine Vergleichung der Kerne in den Fig. 10, 11 und 12 zeigt das stetige Wachstum derselben.
Fig. 13. Embryosackmutterzelle oder vielleicht Embryosackzelle. Kern abnorm dreieckig.
Fig. 14. Unregelmäßige Tetrade aus einer Samenanlage von Gros-Michel. In den 3 vorderen Zellen findet eine Kernbildung offenbar nicht mehr statt. Die Chromosomen bleiben zerstreut.

Tafel VII.

Vergr. 670 : 1.

Fig. 1. Die Embryosackzelle der Appelbacove hat sich nach vorne vergrößert und ist bis zu der fächerförmigen Epidermis des Nuzellus vorgedrungen (vgl. mit Textfig. 11). Im vorderen Teil findet die erste Teilung des Kernes statt.
Fig. 2. Embryosackzelle der Appelbacove im Zweikernstadium, kurz nach der Teilung.
Fig. 3. Zweikerniger Embryosack der Appelbacove; die beiden Kerne an die Enden gewandert.
Fig. 4. Vierkernstadium des Embryosackes der Appelbacove.
Fig. 5. Älteres Stadium des Embryosackes der Appelbacove mit 8 Kernen. Um 2 Kerne der Mikropylarseite hat Zellbildung stattgefunden, während eine Andeutung einer solchen bei dem dritten Kerne zu bemerken ist. Zu beachten ist der Größenunterschied zwischen den Kernen der Mikropylar- und denen der Chalazaseite.
Fig. 6. Embryosack der Appelbacove mit Eiapparat und 2 Antipodenkernen.
Fig. 7. Vorderer Teil eines Embryosackes der Appelbacove. Die 8 Kerne haben sich zusammengelegt und sich gegenseitig abgeflacht.

Tafel VIII.

Sämtliche Figuren dieser Tafel sind mit Zeiss hom. Imm. 2,00 mm und Zeiss Comp.-Ok. Nr. 8 gezeichnet worden. Vergr. 1000 : 1.

Fig. 1. Unterer Teil der Embryosackmutterzelle der Appelbacove. Kern in Amitose begriffen.
Fig. 2. Weiteres Stadium einer Amitose in der Embryosackmutterzelle der Appelbacove.
Fig. 3. Embryosackmutterzelle der Appelbacove offenbar kurz nach einer amitotischen Teilung des Kernes. Hier ist aber eine achromatische Spindelfigur mit Zellplatte ausgebildet.
Fig. 4*a* u. 4*b*. Embryosackmutterzelle von Gros-Michel. Der Kern durchschnitten und sein Inhalt auf 2 Schnitte verteilt. „Pseudodiakinesestadium". In

den beiden Schnitten 32 Chromatinstückchen. Jedes besteht aus einem dunkleren, zentralen Teil, offenbar durch Kontraktion entstanden, und einem umhüllenden heller gefärbten.

Fig. 5. Untere Embryosacktochterzelle von Gros-Michel, mit abnormer homöotyper Teilung. In der krumm gebogenen Spindelfigur sind 32 Chromosomen zu zählen.

Fig. 6. Pollenmutterzelle von Gros-Michel mit abnormer heterotyper Teilung. In der Spindelfigur sind 32 Chromosomen zu zählen.

Fig. 7. Pollenmutterzelle von Musa orn. chitt. Äquatorialplatte mit 11 Doppelchromosomen, von denen die meisten eine Spaltung in die 2 Einzelchromosomen erkennen lassen.

Tafel IX, 1.

Junger Blütenstand von Musa paradisiaca subsp. sapientum var. Gros-Michel. Die Blütenstandsachse läßt sich nach oben bis an die Stelle verfolgen, wo die Blütenstandsknospe aus den umhüllenden Scheiden der Laubblätter hervorgetreten ist. Von oben nach unten nimmt man war: 1. Ein großes Deckblatt, das in seiner Achsel keine Blüten enthält; 2. eine Schar weiblicher Trugzwitter (rechts von der Achse); 3. eine links von der Achse liegende Schar weiblicher Trugzwitter; 4. eine solche an der Vorderseite der Achse; 5. eine nicht gut sichtbare an der Hinterseite. 6. Eine Schar, die wie die vorhergehende noch vom Deckblatt überragt wird, während die Deckblätter der ersten 3 Blütengruppen bereits abgefallen sind. Die sechste Schar ist von ihrem Deckblatt noch fast vollständig eingeschlossen; es läßt sich aber deutlich erkennen, daß die weiterwachsende Knospe sich bereits aus der Umhüllung des zu der sechsten Schar gehörenden Deckblattes befreit hat. Die Narben und Griffel heben sich bei den Blüten der ersten Schar deutlich gegen das dahinter befindliche Laubblatt ab.

Die Blüten der ersten Schar nähern sich bereits der Horizontallage, während die der fünften noch fast ganz nach unten gerichtet sind.

Deutlich hebt sich der lange Fruchtknoten und das relativ kleine Perianth dieser weiblichen Trugzwitter hervor. Man vergleiche diese mit den Verhältnissen der männlichen Trugzwitter auf Tafel IX.

Tafel IX, 2.

Fast reifer Fruchtstand von „Gros-Michel". Die Früchte sind alle nach oben gerichtet. Ganz an der Unterseite des langen Stieles die kleine, noch fortwährend weiterwachsende, nur noch männliche Trugzwitter enthaltende Knospe. An dem langen Stiel fallen besonders die Narben, d. h. die Stellen, wo die Gruppen männlicher Trugzwitter mit ihren Deckblättern angewachsen waren, auf.

Tafel X, 1.

Die kleinen Endknospen, die nur noch männliche Trugzwitter enthalten. Links die der Appelbacove, rechts die von Gros-Michel.

An der Knospe der Appelbacove hat sich gerade ein Deckblatt geöffnet, wodurch die darunter liegenden männlichen Trugzwitter frei zutage treten. Deutlich

läßt sich erkennen, daß die „Fruchtknoten" dieser männlichen Trugzwitter bedeutend zurückgebildet erscheinen, verglichen mit denjenigen der weiblichen Trugzwitter.

Man beachte weiter die charakteristische Anordnung der Deckblätter bei der Appelbacoveknospe im Gegensatz zu der bei Gros-Michel. Besonders deutlich treten hier die Narben an der Achse hervor.

Tafel X, 2.

Ein in einem Sack eingeschlossener Blütenstand von Gros-Michel. Die Stellen, wo die 3 Bambusreifen sich innerhalb des Sackes befinden, sind deutlich zu erkennen. Unterhalb des Sackes bemerkt man die Knospe mit männlichen Trugzwittern. Oberhalb dieser ist das freie Ende des Sackes rund um die Achse zugebunden.

Unten, neben dem englisch-indischen Arbeiter, sieht man einen Sprößling mit seinen für dieses Stadium charakteristischen, schmalen Blättern.

Tafel XI.

Ein Fruchtstand von Musa ornata chittagong.

Es sind 6 Scharen Früchte sichtbar. Oben die Knospe mit männlichen Trugzwittern. Von unten an gezählt finden wir in der zweiten Schar 2 normal entwickelte Früchte und 3 auf der Größe des Fruchtknotens zurückgebliebene Gebilde. Dasselbe in der dritten und fünften Schar. Diese unentwickelten Fruchtknoten stammen von vor Bestäubung geschützten Blüten her. Auch in der Farbe unterscheiden sich beide Typen; die unbestäubten erscheinen hell (gelb), die normal entwickelten dunkel (grün).

Über Intravitale Fällungen.

Von **Oskar Loew** und **Thomas Bokorny.**

(Mit 1 Abbildung im Text.)

Unter obigem Titel hat C. van Wisselingh [1]) einen weiteren Artikel veröffentlicht, in welchem er behauptet, daß die in Spirogyra-Zellen mit Koffein erzeugten Ausscheidungen aus Gerbstoffen bestehen und die Koffeinfällung in den Zellen nach derem Absterben nur deshalb nicht mehr erhalten wird, weil der Gerbstoff leicht exosmiert, daß man aber unter gewissen Bedingungen die Reaktion auch noch nach dem Absterben der Zellen hervorrufen kann.

Hierzu wollen wir nun bemerken, daß wir solche Ansichten schon mehrmals eingehend gewürdigt haben und unter Aufrechthaltung des früher Gesagten auf eine eingehende Diskussion verzichten [2]). Nur erwähnen wollen wir hier, daß die Proteosomen bei Spirogyra nicht nur im Zellsaft entstehen, wie Wisselingh meint, sondern in der Tat häufig auch im Zytoplasma, was ja auch unser früherer Antagonist Klemm zugeben mußte. Schon die Tatsache, daß man bei Einstellung der Zellen auf die obere Seite häufig viele kleine Proteosomen deutlich über dem Chlorophyllband liegen sieht, zeigt die Lage im Zytoplasma deutlich genug.

Hätte Wisselingh die von uns beiden bearbeiteten, der Kenntnis der Proteosomen gewidmeten, Kapitel VII und VIII der zweiten Auflage unserer Schrift „Die chemische Energie der lebenden Zellen“ [3]) genügend beachtet, so wäre er sicher zu anderen Ansichten gekommen, als die er jetzt vertritt. Es ist dort auch u. a. bewiesen worden, daß der exosmierte Gerbstoff keine Proteosomen liefert, sondern nur das in verdünntem Ammoniak leicht lösliche gerbsaure Koffein. Wisselingh

---

1) Versl. Kon. Ak. Weten. Amsterdam, 22. Februar 1913.
2) Siehe auch Flora, Bd. CII, pag. 113.
3) Stuttgart 1906, Verlag von F. Grub, pag. 72, 78 und 91.

hat sich leider damit begnügt, den Niederschlag, den Koffein mit den exosmierten Gerbstoff erzeugt, zu erwähnen, hat es aber unterlassen, nach unserer Vorschrift mit sehr verdünntem Ammoniak eine Reaktion auszuführen. Vor 20 Jahren schon haben wir betont, daß gerbsaures Koffein sich leicht in verdünntem Ammoniak auflöst, die Proteosomen aber Ammoniak binden und fest und unlöslich werden. Wisselingh hat sich täuschen lassen durch die Ähnlichkeit der Tropfenform bei der Ausscheidung.

Da wir ferner selbst längst festgestellt haben, daß das aktive Eiweiß nahezu aber nicht ganz gleich empfindlich wie die lebende Materie ist [1]), so erklärt sich, daß man unter gewissen Bedingungen ganz kurze Zeit nach dem Absterben des Protoplasma's noch Proteosomen im Zellsaft erzielen kann. Wir schrieben [2]) u. a.: „Wenn man z. B. Fäden von Sp. Weberi mit einer sehr verdünnten Jodlösung 1 Minute in Berührung läßt, so liefern noch alle Zellen Proteosomen, nach 4 Minuten nur noch ein Teil, nach 10 Minuten keine einzige mehr."

Wir haben ferner konstatiert, daß das im Zytoplasma und Zellsaft gespeicherte Protoprotein oder aktive Eiweiß beim Wachstum der Zellen, unter Ausschluß irgendeiner Stickstoffquelle, verbraucht also neues Protoplasma aus dem gespeicherten aktiven Eiweiß gebildet wird. Dieses ist daher ein Reservestoff, der sowohl im Zytoplasma als im Zellsaft gespeichert vorkommen kann. Fadenstücke von Sp. crassa von 4 cm Länge wurden in eine mineralische Nährlösung ohne Stickstoffverbindungen eingesetzt; nach 12 Tagen maßen 3 solche Fadenstücke 7,5, 9,2 und 10,4 cm, es hatte sich also die Länge im Mittel mehr als verdoppelt. Zugleich ergab sich eine weitgehende Abnahme des Protoproteins, worüber die Koffeinreaktion keinen Zweifel ließ. Ja, es lassen sich Spirogyra-Fäden so züchten, daß mit Koffein gar keine Ausscheidung mehr entsteht [3]). In den Kontrollproben ohne mineralische Nährsalze betrug die Längenzunahme nur 0,2—0,3 cm.

Bekanntlich ist Gerbstoff frei von Stickstoff, es müßte also sonderbar zugegangen sein, bei der Umwandlung von Gerbstoff in neues Protoplasma, wenn Wisselingh's Behauptung richtig wäre.

Möchten doch diejenigen Forscher, welche über aktives Eiweiß und Proteosomen arbeiten, zunächst die obenerwähnten zwei Kapitel,

---

1) Die chemische Energie der lebenden Zellen, 2. Aufl., pag. 101.

2) Ebenda, pag. 91.

3) Wisselingh gab nicht an, mit welchen Arten Spirogyra er gearbeitet hat. Jedenfalls wäre vorzuziehen mit den an Chloroplasma ärmeren Arten zu arbeiten, weil diese auch weniger Gerbstoff enthalten.

welche die Resultate langjähriger, eingehender Beobachtungen über dieses Thema enthalten, vorurteilsfrei lesen und vorurteilsfrei prüfen. Es würden dann gewiß die sich immer wiederholenden, irrtümlichen Auffassungen vermieden werden. Wir haben ja wiederholt darauf hingewiesen, daß Reaktionen nur an großen Proteosomen, wie sie sich bei längerer Einwirkung von Koffein bilden, vorgenommen werden sollen und daß man vorher genügend Koffein in die Zellen eintreten lassen soll.

Auch wäre es zu empfehlen, daß solche Forscher sich etwas mit der Natur chemisch-labiler Körper[1]) und Umlagerungen derselben ver-

Fig. 1. Epidermis eines Laubblattes von Rosa, einige Zeit nach Behandlung mit Koffein.

traut machen, sonst werden die Proteosomen und ihr aktives Eiweiß in Botanikerkreisen für immer ein unverstandenes Kapitel bleiben.

Unsere schon von mehr als 20 Jahren vertretene Ansicht, daß das in Form von Proteosomen ausgeschiedene, sehr labile Protoprotein oder aktives Eiweiß die Vorstufe der das lebende Protoplasma selbst zusammensetzenden Eiweißkörper ist, ist bis jetzt nicht im geringsten erschüttert worden, denn alles was das lebende Protoplasma tötet, führt, wenn auch etwas langsamer, ebenfalls zur Koagulation, zum Unlöslich, werden des in Form der Proteosomen so deutlich zu beobachtenden

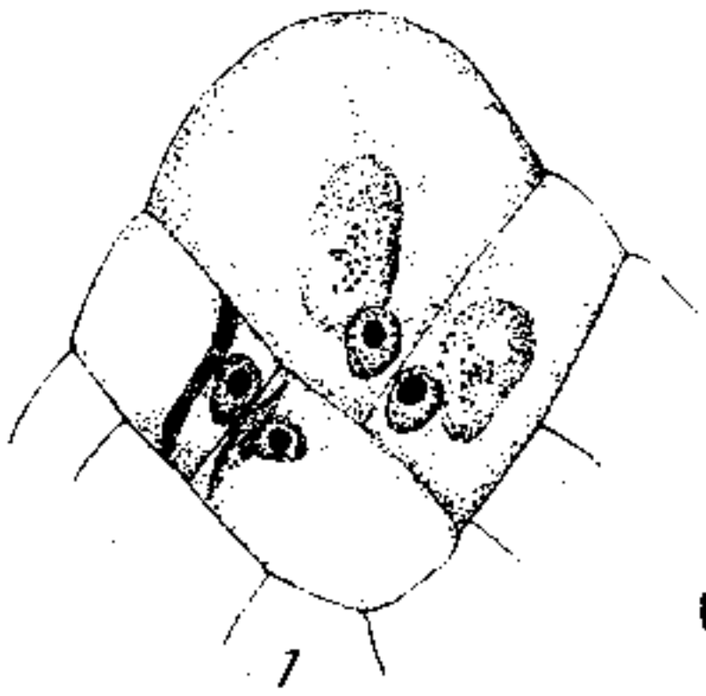
---

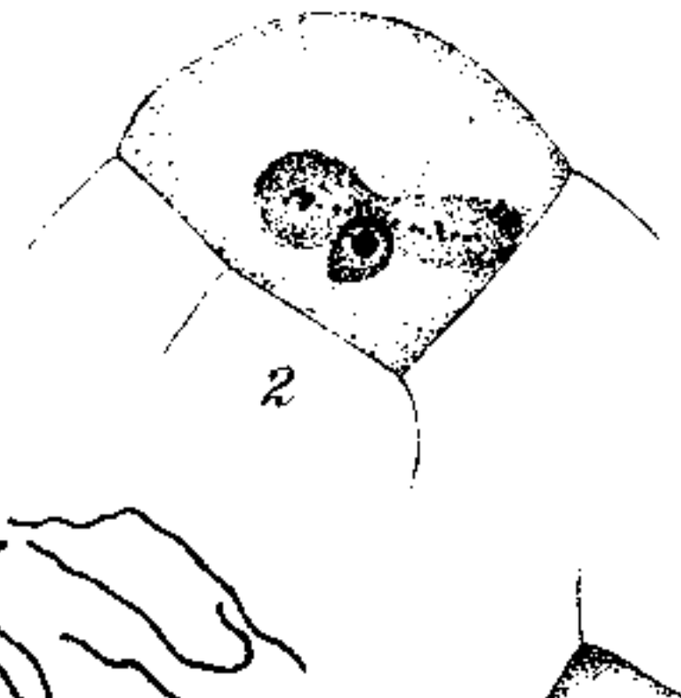
1) Siehe hierüber auch Kapitel IX der obenerwähnten Schrift „Die chemische Energie der lebenden Zellen“.

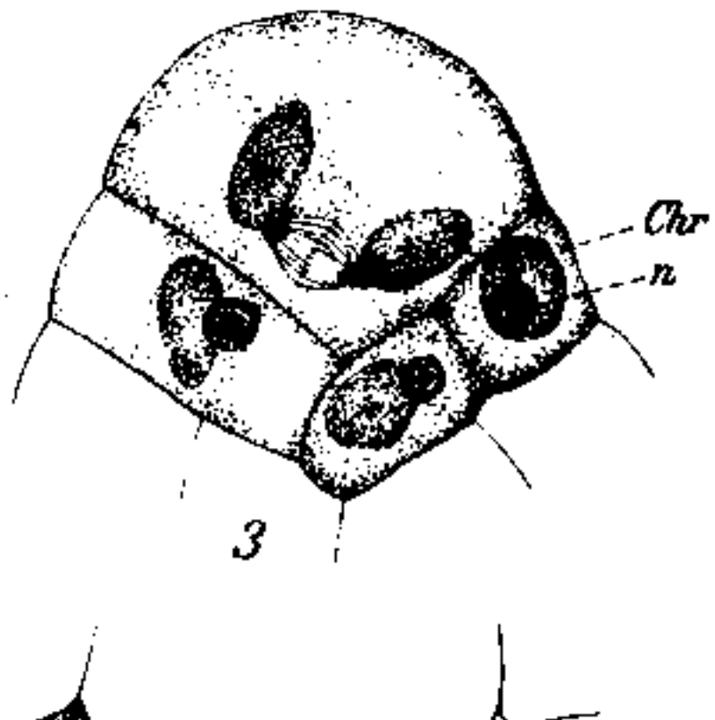
labilen Protoproteins, das sowohl im Zellsaft als im Zytoplasma gespeichert vorkommen kann.

In beigegebener Illustration sind die durch Koffein erzeugten Proteosomen in der Epidermis eines Laubblattes von Rosa veranschaulicht. In einigen Zellen sind sie noch intakt und bilden stark lichtbrechende Tropfen, in anderen sind sie partiell unter Bildung einiger kleiner Vakuolen erstarrt, in wieder anderen ist die Umwandlung in die unlösliche (koagulierte) Form schon vollständig geworden und sind die Proteosomen infolge zahlreicher kleiner Vakuolen und Eintreten einer bräunlichen Färbung undurchsichtig geworden. Die Illustration ist durch Photographie vermittels des Sonnenmikroskops von Herrn Dr. Erwin F. Smith, Pflanzenpathologe am U. S. Department of Agriculture, hergestellt worden. Wir möchten diesem Forscher auch an dieser Stelle unseren Dank für seine Liebenswürdigkeit und Mühewaltung aussprechen.

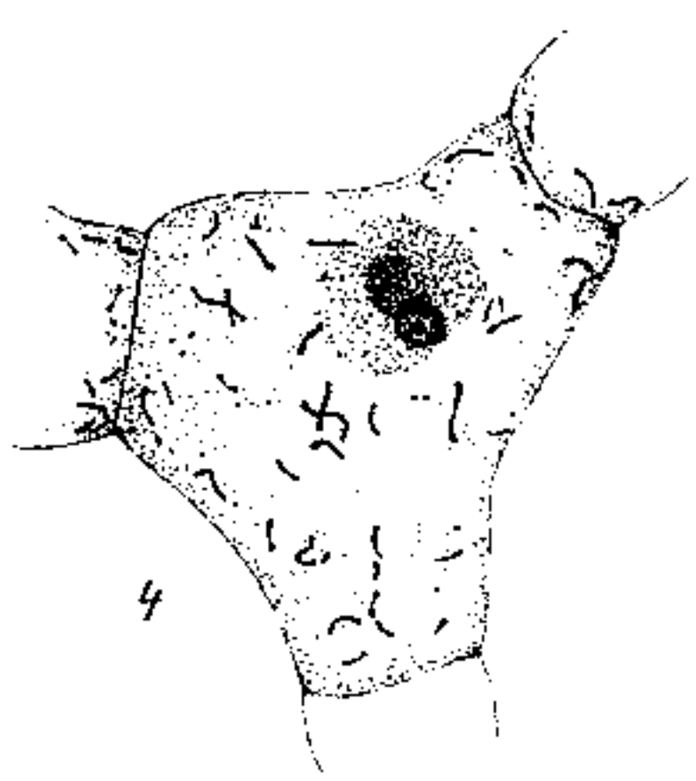
Druck von Anton Kämpfe, Jena.

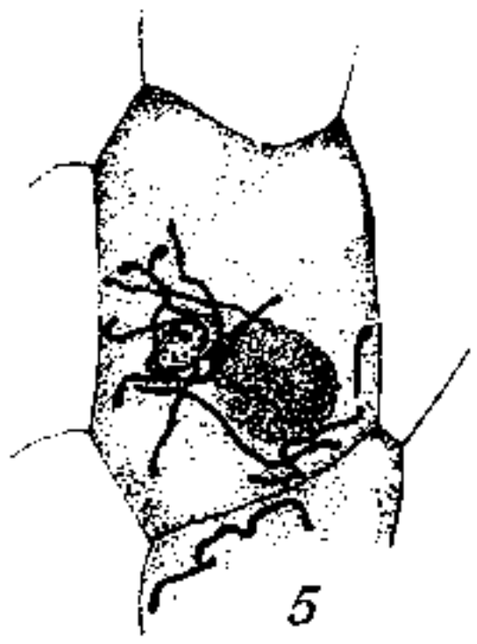

1

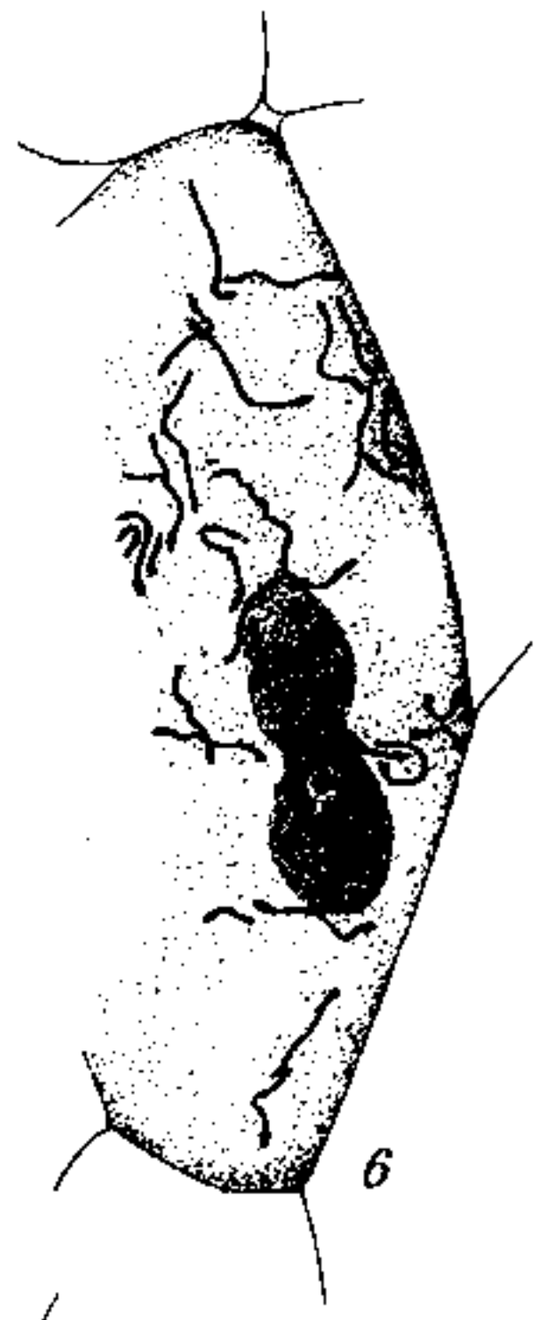

2



3


4


5


6

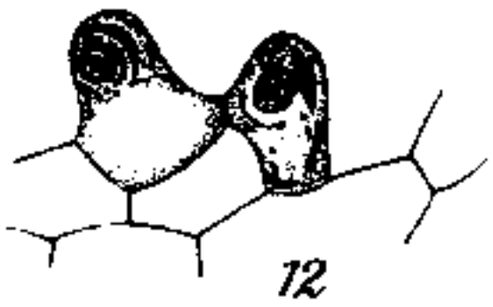
7

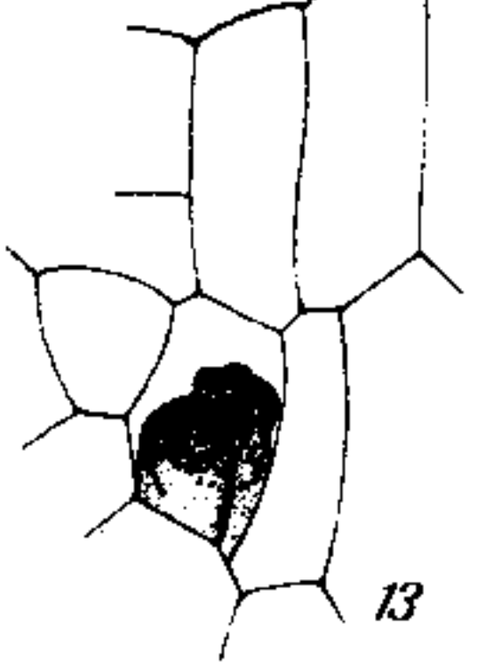
8

9

10

11


12


13

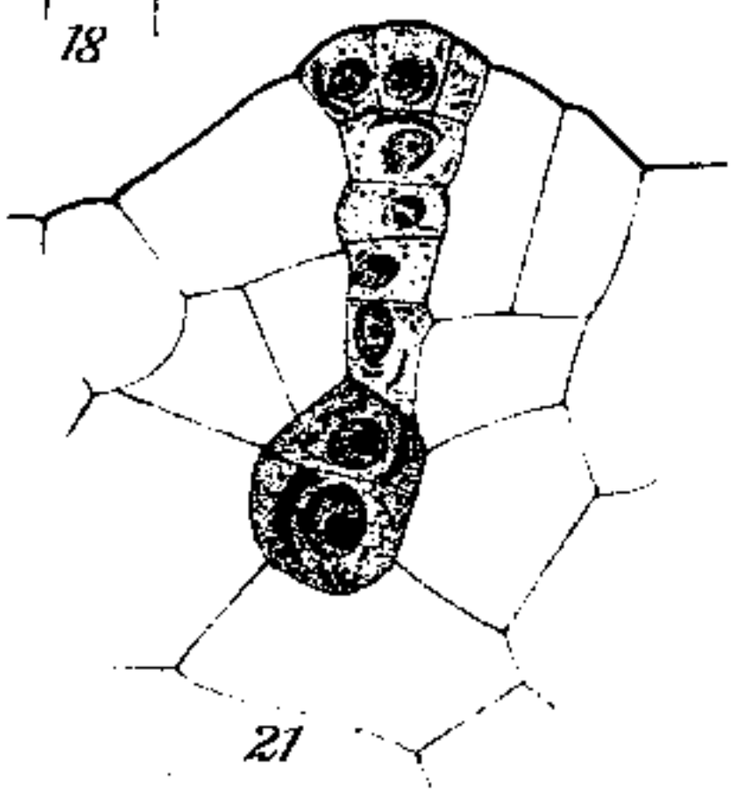
14

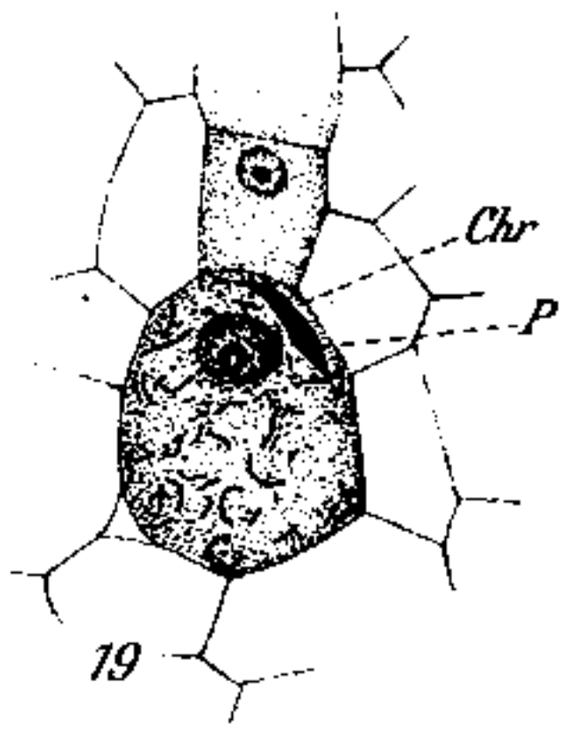
15

16

17

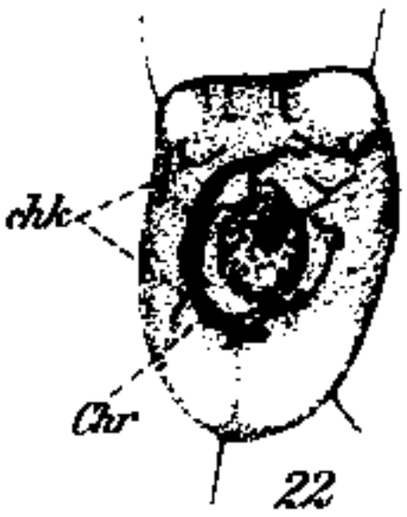
18


21



19

20

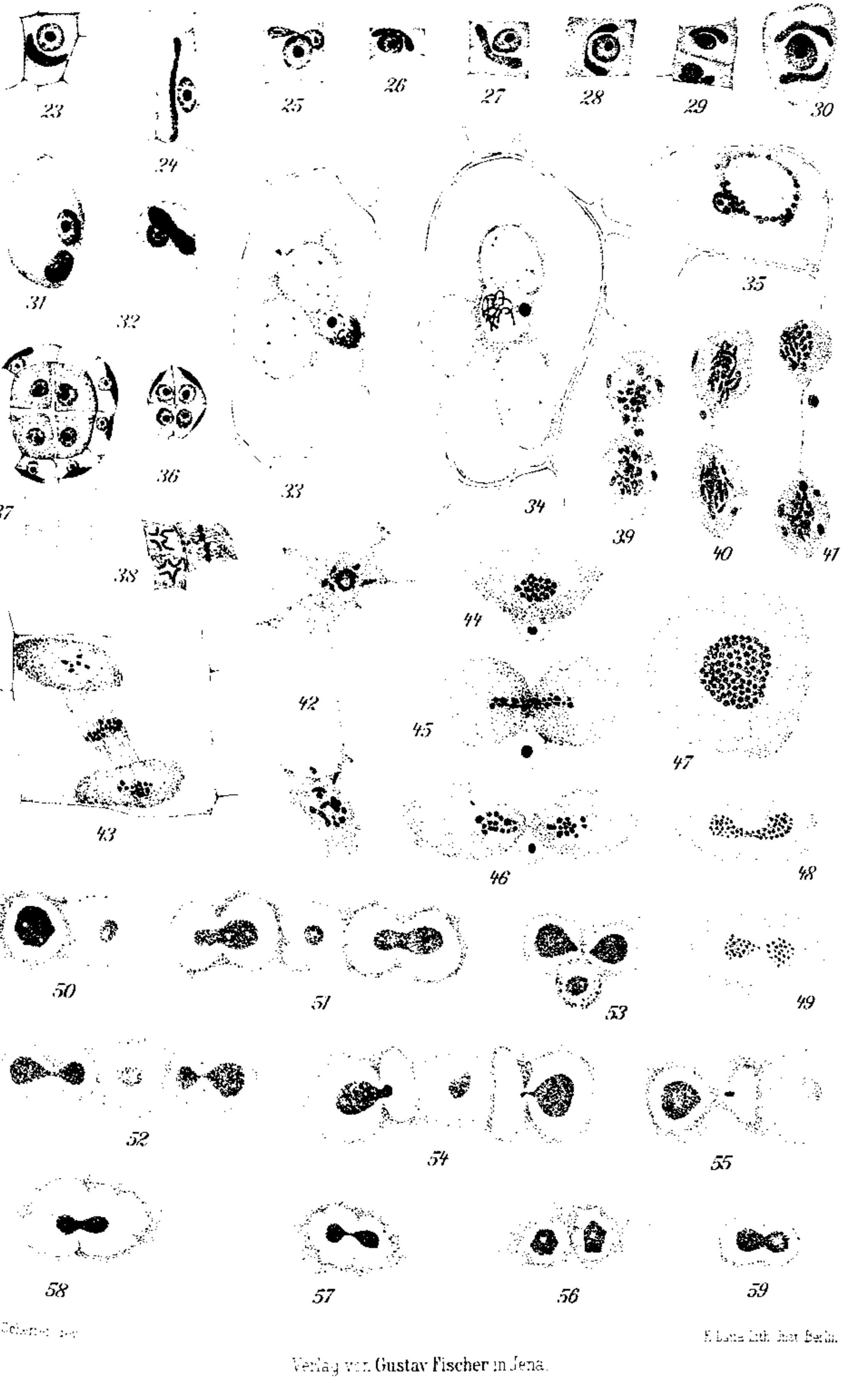


22

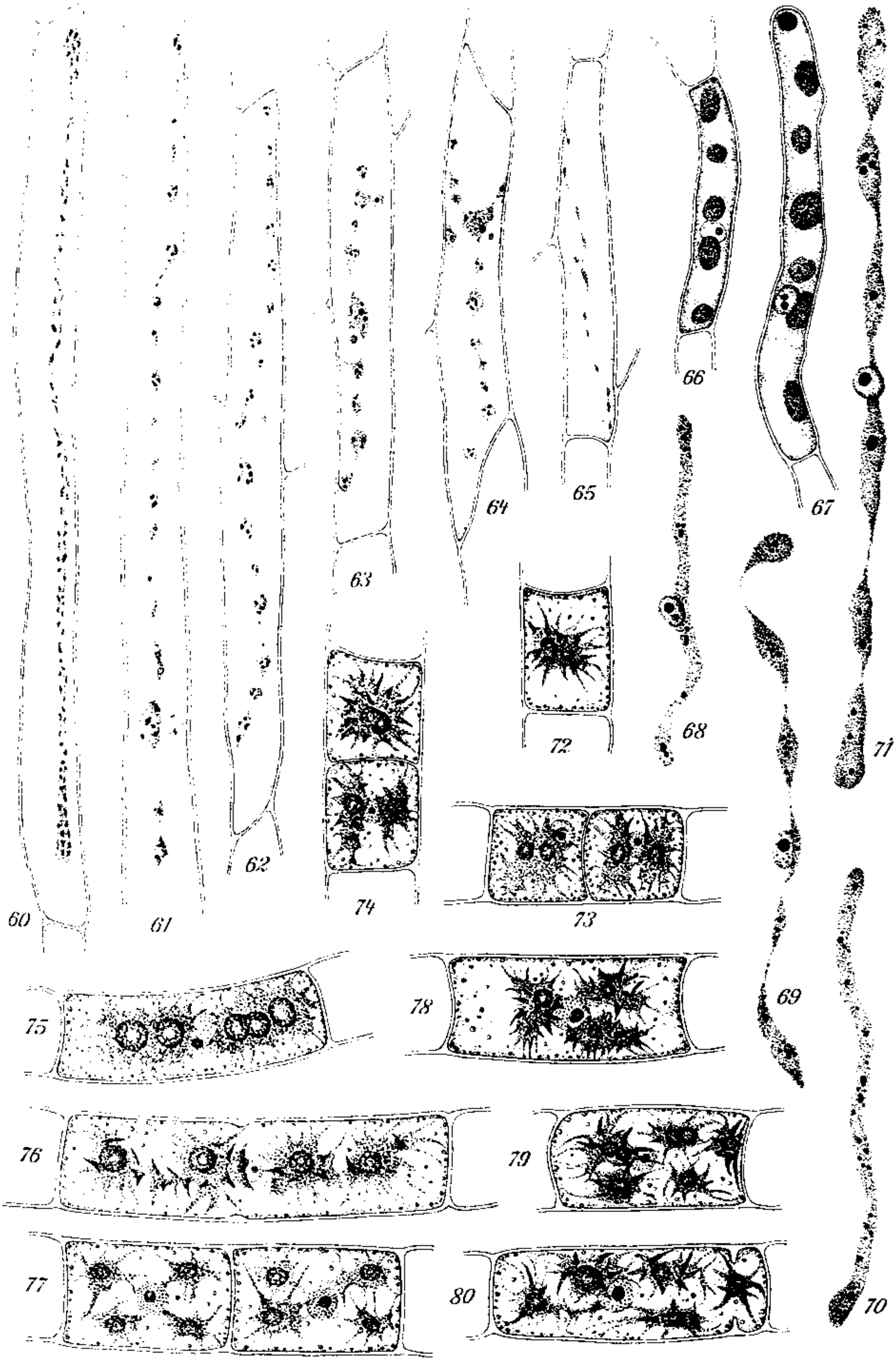
Arth. Scherrer gez.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin.

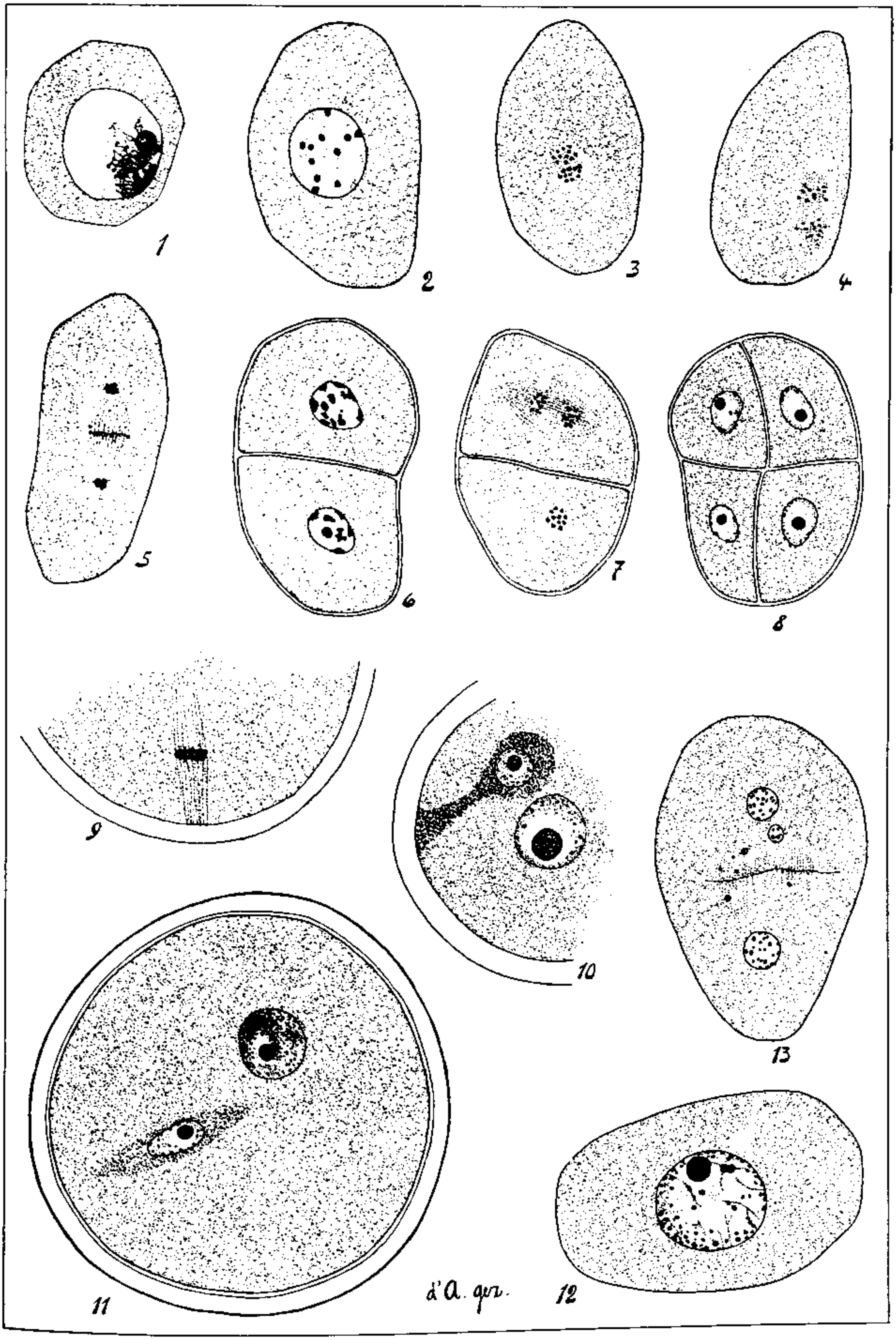
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

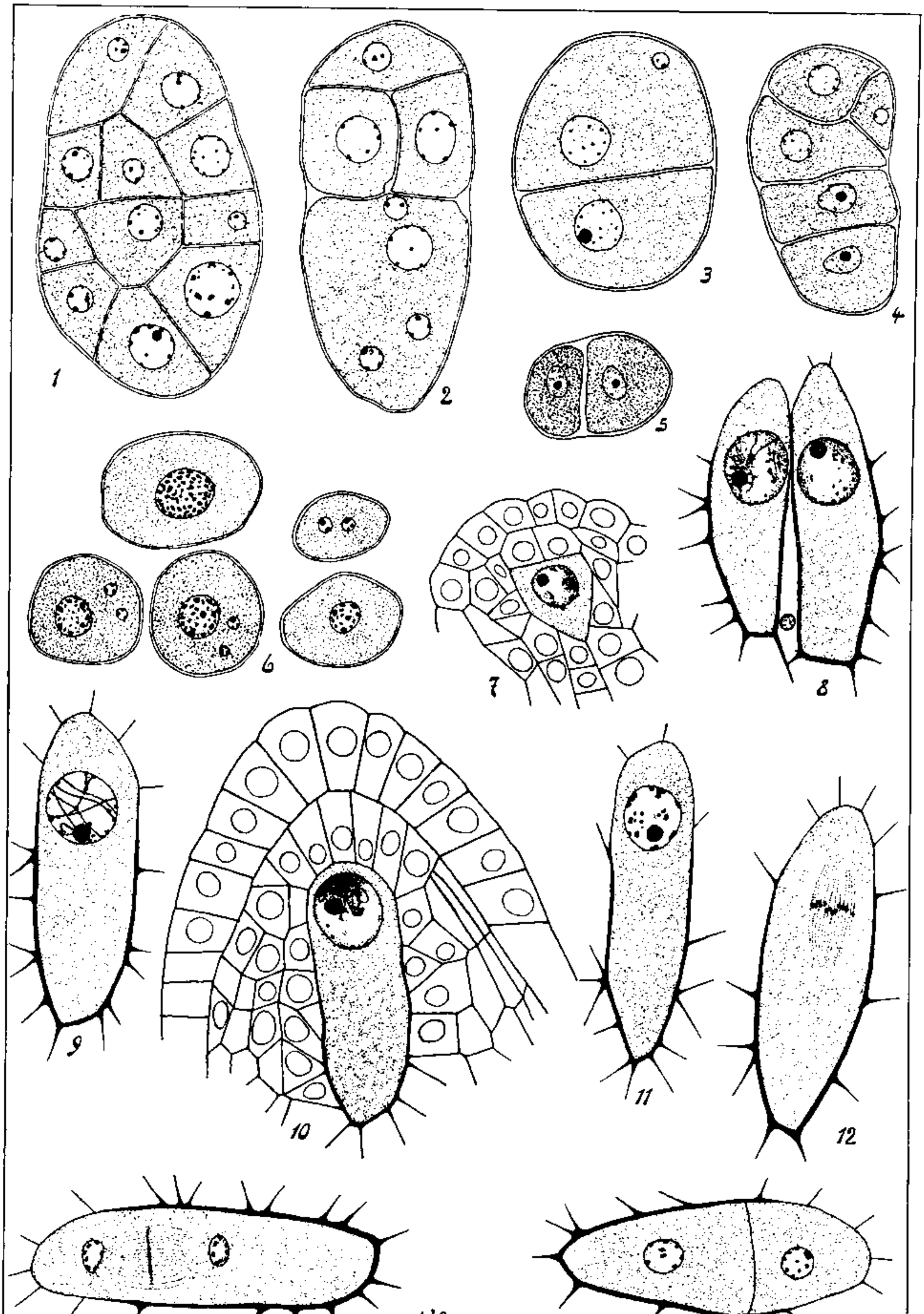


Verlag von Gustav Fischer in Jena.

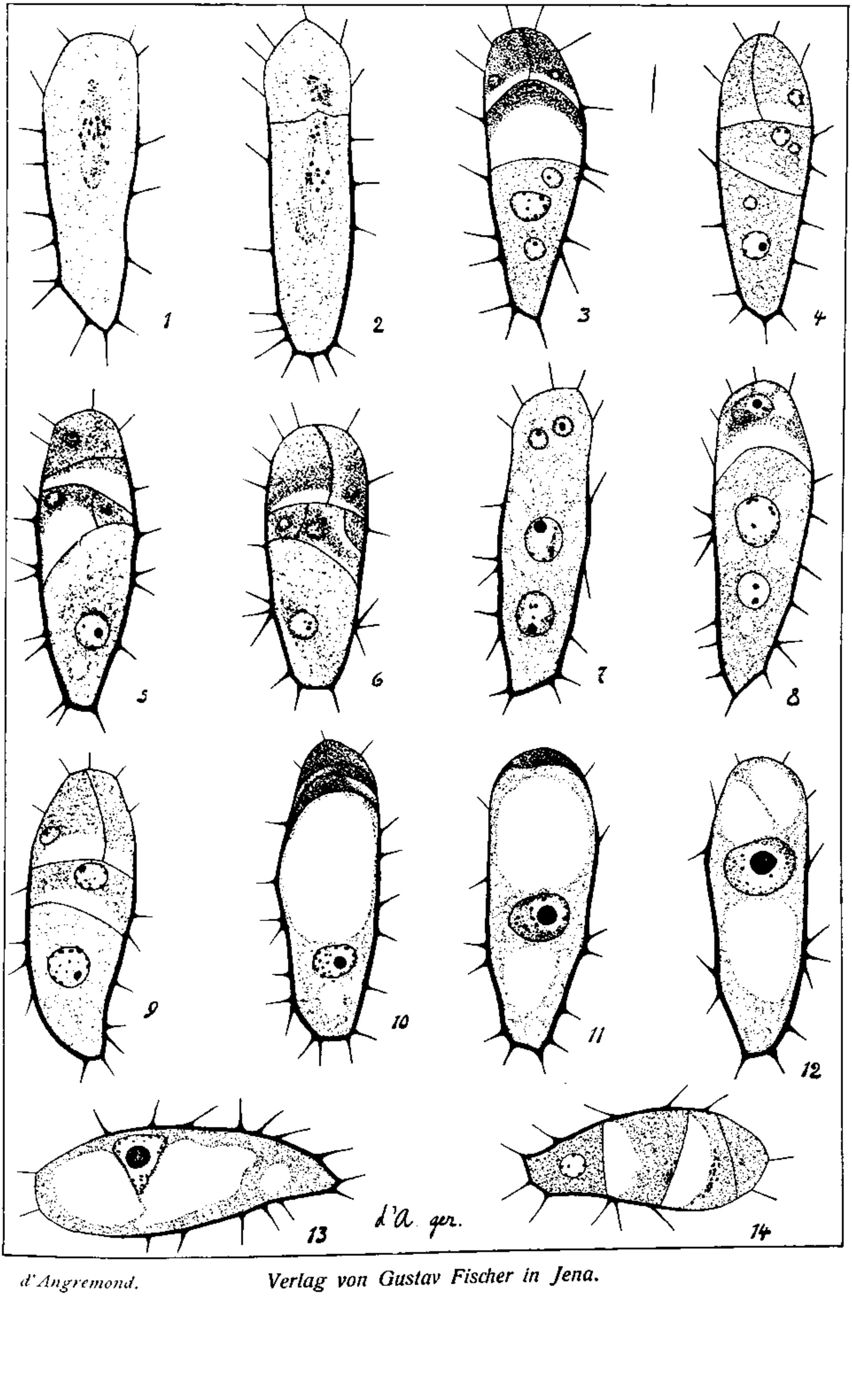


Verlag von Gustav Fischer in Jena


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
d'A. qu.

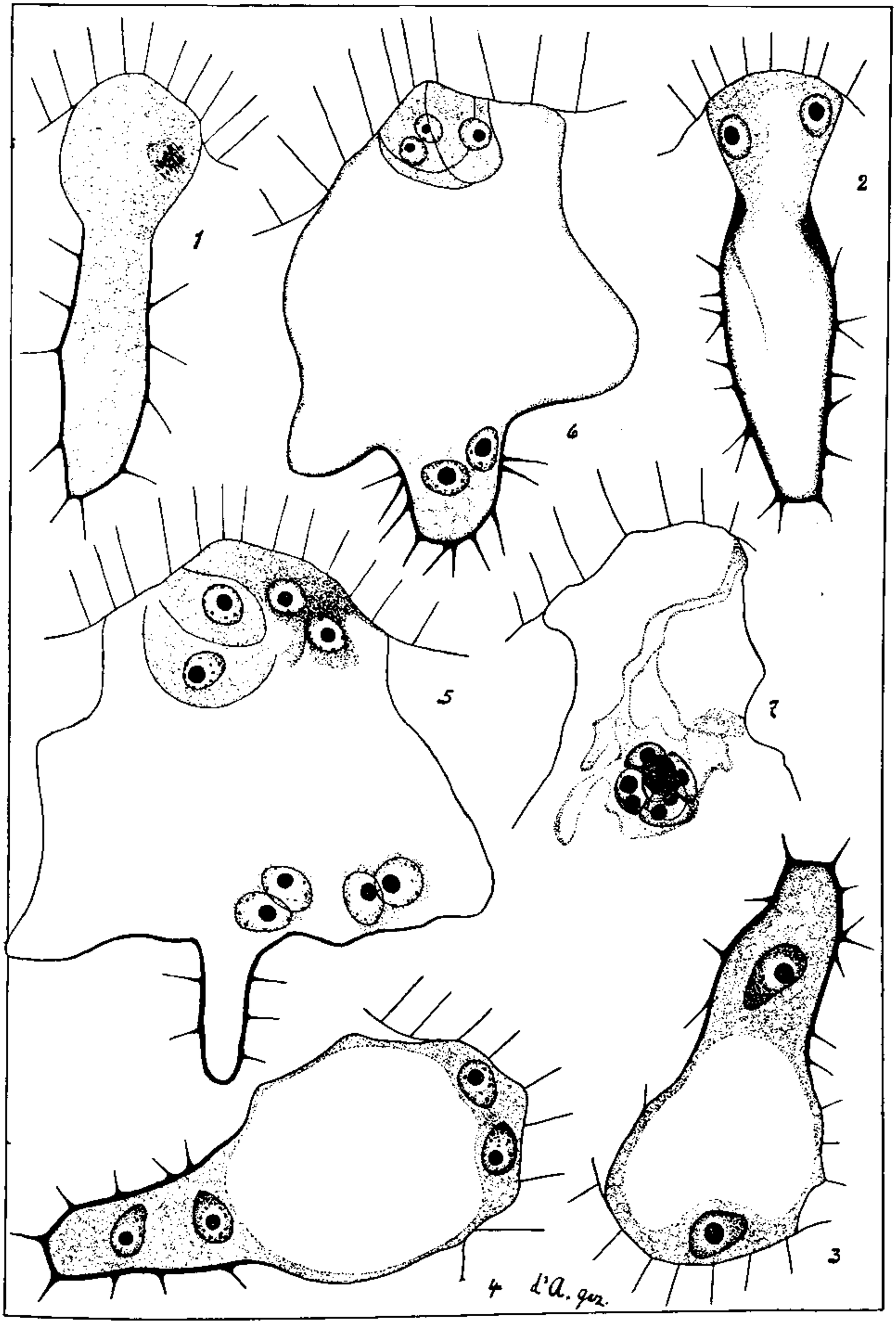


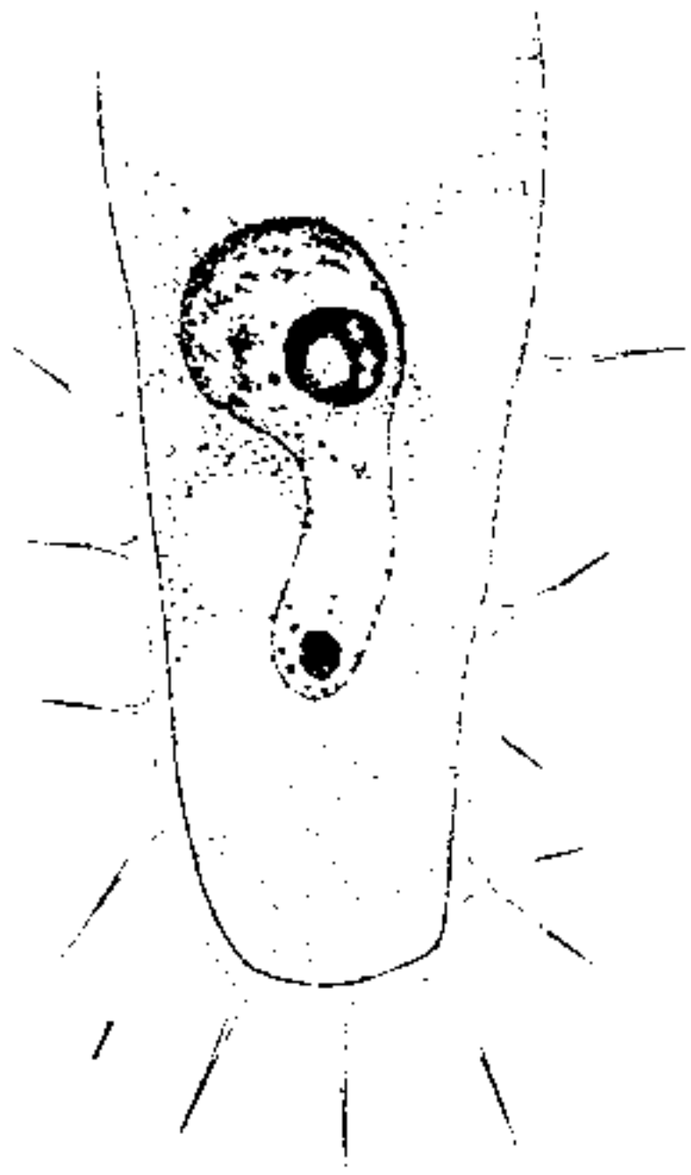
d'Angremond. *Verlag von Gustav Fischer in Jena.*



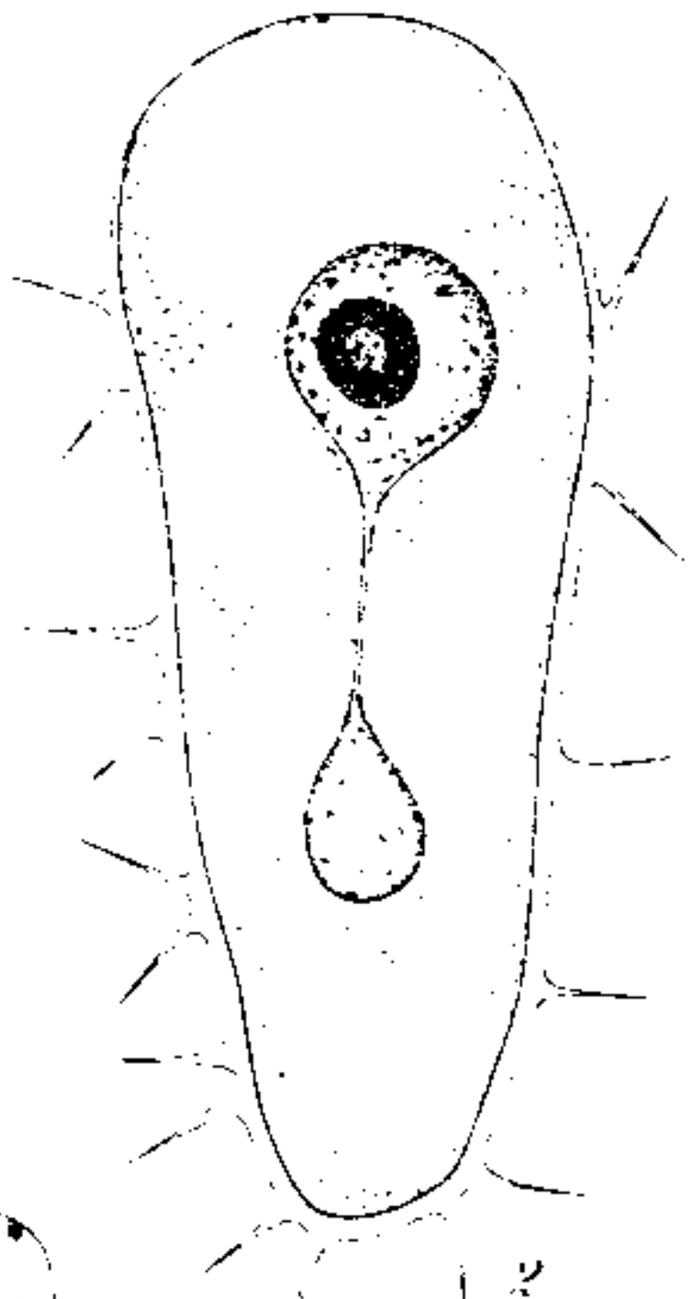
d'Angremond. d'a. ger.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

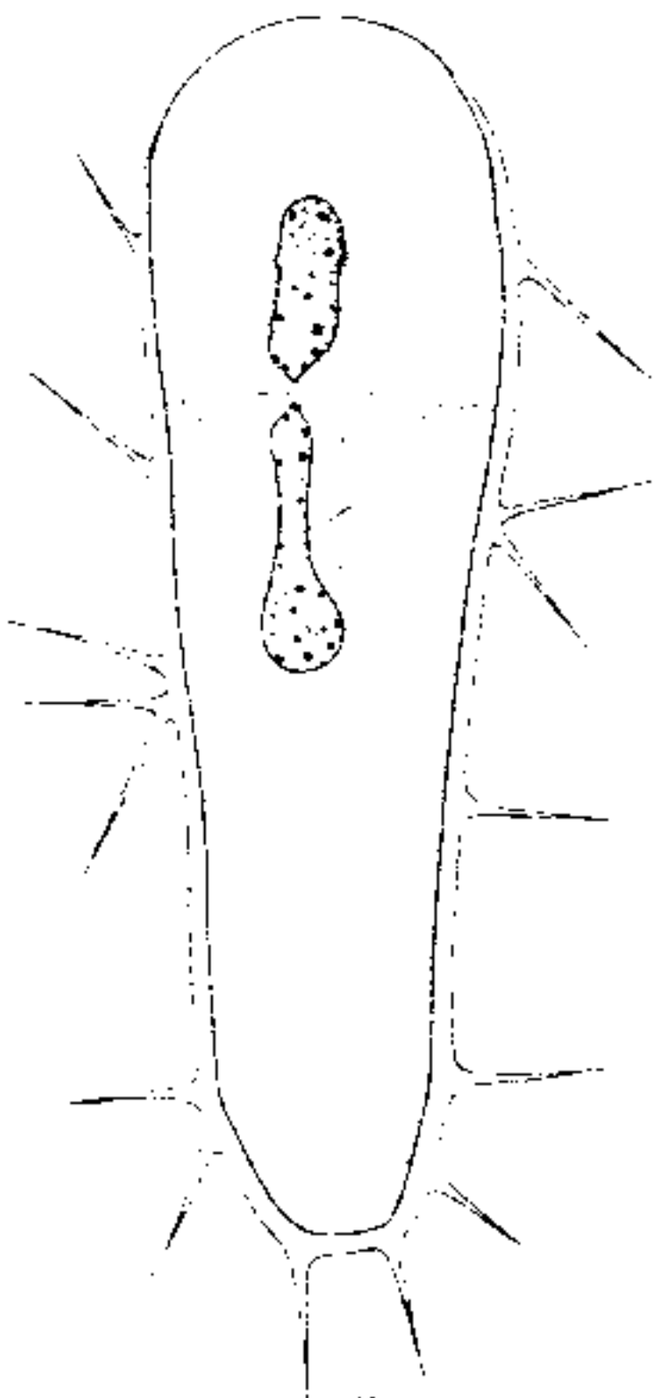

1
2
3
4 d'A. gez.
5
6
7



1

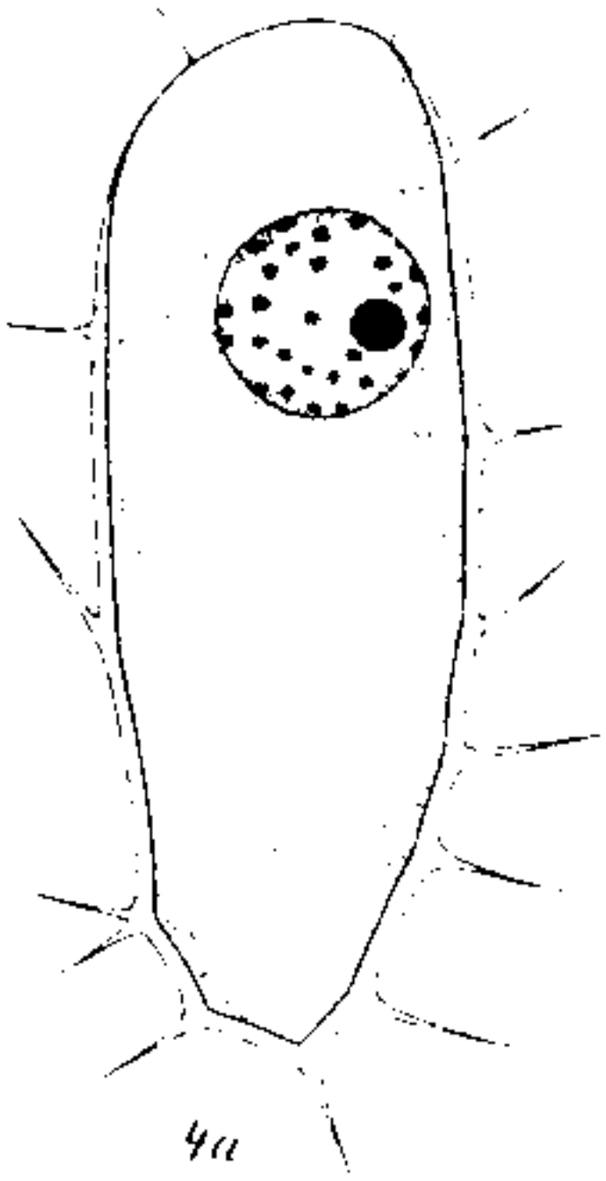


2



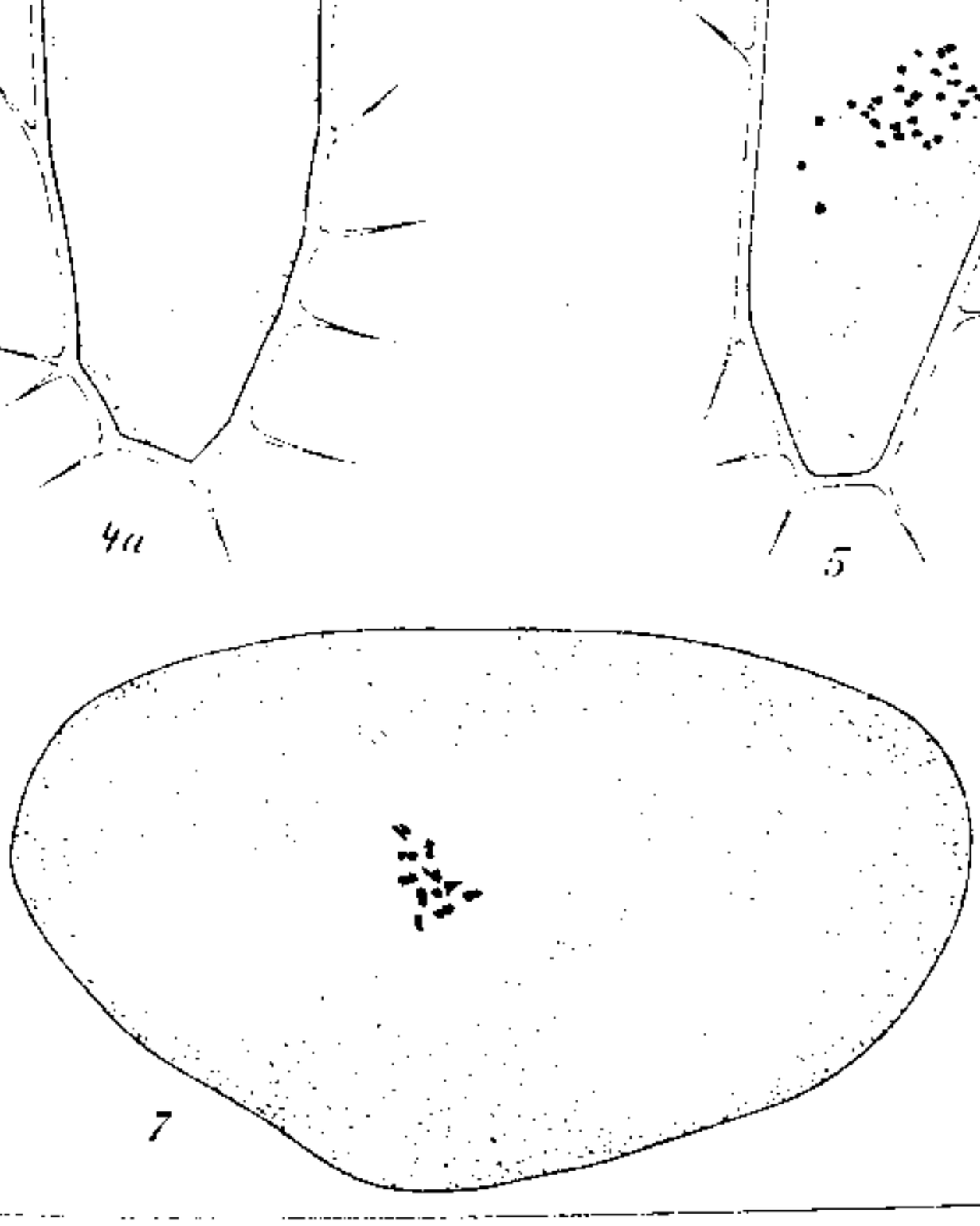
3

4b

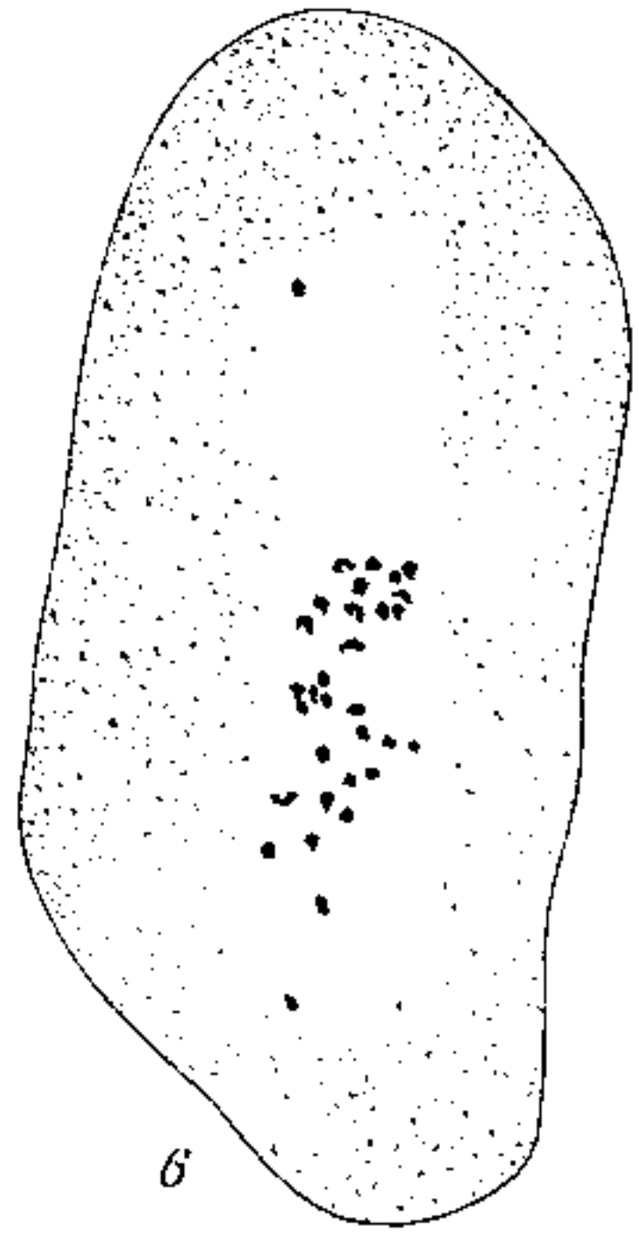


4a

5



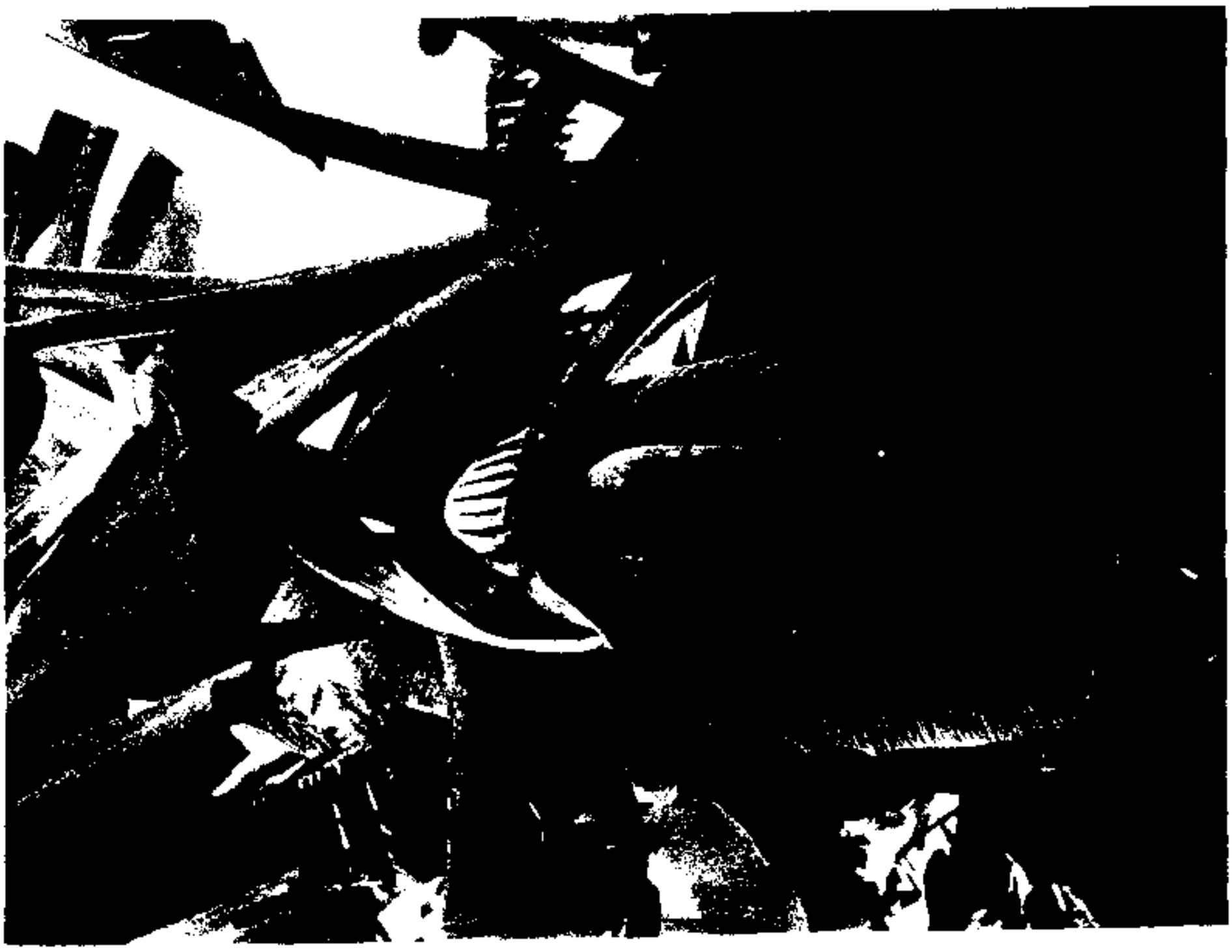
7



6

Verlag von Gustav Fischer in Jena

2.



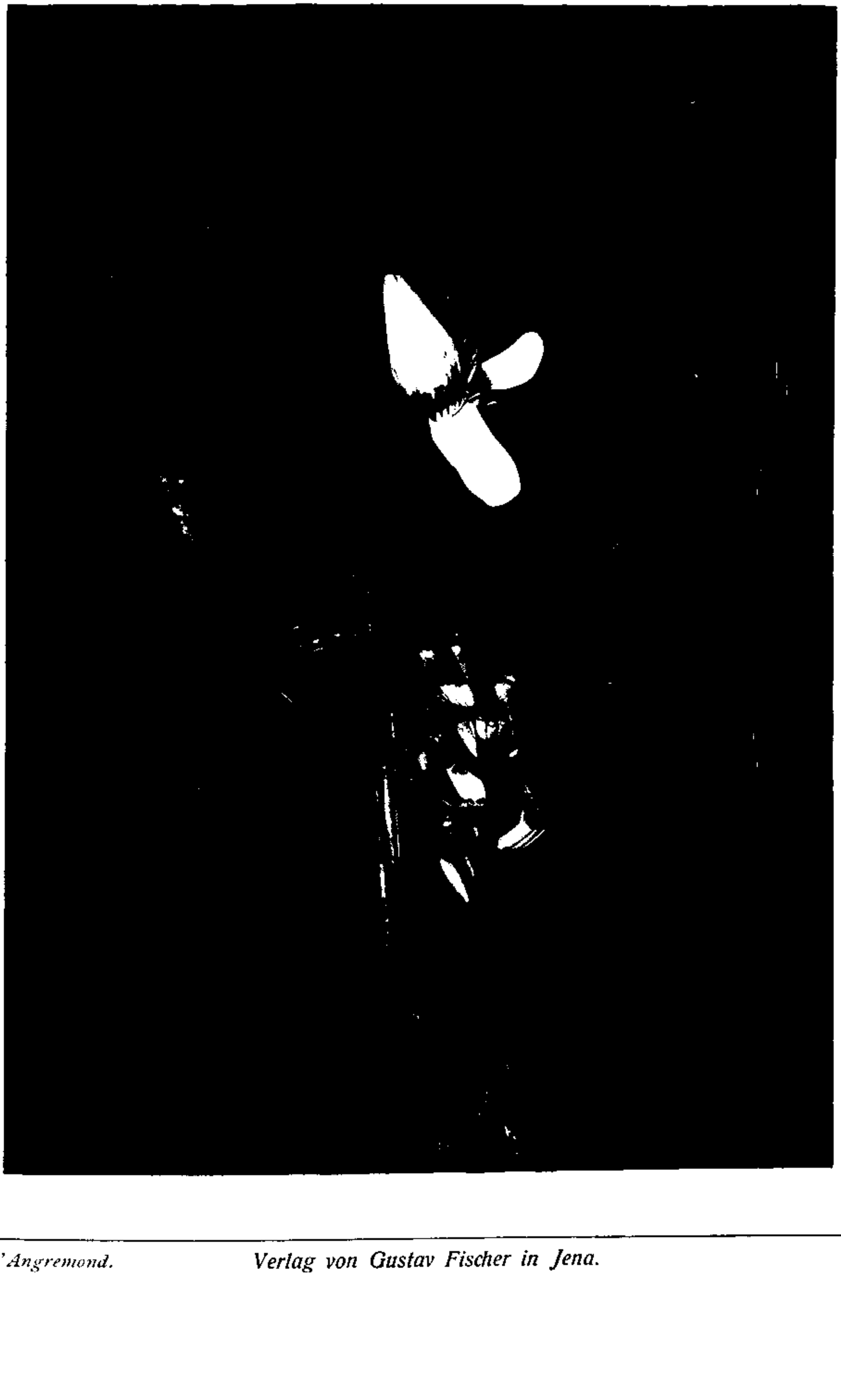
1.

d'Angremond. *Verlag von Gustav Fischer in Jena.*

2.

1.

d'Angremond. *Verlag von Gustav Fischer in Jena.*



d'Angremond. *Verlag von Gustav Fischer in Jena.*

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. SIEBENTER BAND

(DER GANZEN REIHE 107. BAND)

ZWEITES HEFT

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL

PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 2 TAFELN UND 74 ABBILDUNGEN IM TEXT

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1914

ERSCHIENEN AM 15. JUNI 1914

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
RENNER, O., Befruchtung und Embryobildung bei Oenothera Lamarckiana und einigen verwandten Arten. Mit Tafel XII u. XIII und 15 Abbildungen im Text	115—150
ESENBECK, ERNST, Beiträge zur Biologie der Gattungen Potamogeton und Scirpus. Mit 59 Abbildungen im Text	151—212
BUYSMAN, M., Botanischer Garten in Nongko Djadjar bei Lawang (Ost-Java)	213—226

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Das neue botanische Institut der Universität Innsbruck. Von Prof. Dr. **E. Heinricher.** Mit 3 Tafeln. 1914. Preis: 80 Pf.

Die Verlegung des botanischen Gartens in Innsbruck hatte auch die Verlegung und den Neubau des Botanischen Instituts zur Folge. Ein den modernsten Anforderungen entsprechendes Institut ist jetzt entstanden, und deshalb wird die Beschreibung der Einrichtung und der Entstehung dieses Baues, die mit einigen photographischen Abbildungen verdeutlicht ist, in botanischen Kreisen Beachtung finden.

Das Elisabeth Linné-Phänomen (sogenanntes Blitzen der Blüten) **und seine Deutungen.** Zur Anregung und Aufklärung, zunächst für Botaniker und Blumenfreunde. Von Dr. **Friedrich A. W. Thomas,** Prof. und Gymnasialoberlehrer a. D., Mitglied der Kaiserl. Leop.-Carol. Deutschen Akademie der Naturforscher. Mit einer kleinen Farbtafel. (53 S. gr. 8°.) 1914. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Inhalt: Vorwort. — 1. Geschichtliches. — 2. Mein Versuch von 1910. — 3. Weitere Versuche im Zimmer. — 4. Vorbedingung und Erklärung des Elisabeth Linné-Phänomens. — 5. Versuche an Blumen. — 6. Die Deutung der „blitzenden Blüten" bei Schleiermacher und Goethe. — 7. Anhang: Erläuterungen und weitere Ausführungen. — 8. Verzeichnis der in der bisherigen Literatur zitierten Schriften und Urteile über das El. L.-Ph. — Autorenregister. Sachregister.

Die Stoffwanderung in ablebenden Blättern. Von Dr. **Nicolas Swart.** Mit 5 Tafeln. (IV, 118 S. gr. 8°.) 1914. Preis: 6 Mark.

Die vorliegende Arbeit prüft die Auswanderungstheorie, die seit der Kritik Wehmers in Mißkredit geraten war, erneut auf ihre Richtigkeit, was um so mehr geboten war, als in der Zwischenzeit einige Arbeiten erschienen sind, welche mit Berücksichtigung der Wehmerschen Einwände fast ohne Ausnahme die Richtigkeit der alten Theorie darlegten. Ganz neuerdings liegen auf diesem Gebiete noch einige mehr umfassende Untersuchungen vor. Der immer noch vorhandene Widerspruch motiviert gegenüber der Unmasse von Analysen, die schon über diese Frage vorliegen, den experimentellen Teil der vorliegenden Arbeit; sie wird dazu beitragen, abgesehen von dem Versuch zur kausalen Erklärung der analytischen Befunde, zunächst einmal die Tatsachen selbst endgültig festzustellen. Botaniker, Physiologen und Biologen werden Käufer der Schrift sein.

Internaciona fotografala Lexiko en Ido, Germana, Angla, Franca ed Italiana. Da Dro **L. de Pfaundler,** emerit. Profesoro dil Universitato di Graz, Honor-Prezidanto dil Ido-Komitato e di la Fotografala Societo en Graz. **Internationales photographisches Lexikon in Ido, Deutsch, Englisch, Französisch und Italienisch.** 1914. Preis: 1 Mark 20 Pf.

Die photographischen Ausdrücke sind in den modernen Sprachen oft so sehr abweichend untereinander, daß es kaum möglich ist, ihre Bedeutung zu erraten. Da gerade Reisende häufig Amateurphotographie treiben, so ist für sie oft das Bedürfnis vorhanden, mit Fachgenossen sich zu verständigen. Dazu dürfte das vorliegende Verzeichnis gute Dienste tun. Es verschafft nicht nur dem Idokundigen die Möglichkeit der Verständigung, sondern es dient allgemein dazu, ein photographisches Wort aus einer der fünf Sprachen in eine andere aus ihnen zu übersetzen.

Befruchtung und Embryobildung bei Oenothera Lamarckiana und einigen verwandten Arten.

Von **O. Renner.**

(Mit Tafel XII u. XIII und 15 Abbildungen im Text.)

I. Die zytologischen Vorgänge bei einigen Artkreuzungen.

Auf Veranlassung von Herrn Professor R. Goldschmidt habe ich im Sommer 1912 Kreuzungen zwischen Oenothera biennis, muricata und Lamarckiana hergestellt und die Fruchtknoten in verschiedenen Stadien für zytologische Untersuchung fixiert. Die Flemming'schen Gemische erwiesen sich als ganz unbrauchbar, gute Fixierung wurde dagegen meistens erreicht mit der von Petrunkewitsch[1]) modifizierten Flüssigkeit nach Gilson. Gefärbt wurde mit Eisenhämatoxylin, mitunter wurde zur Gegenfärbung Eosin verwendet.

Die Rhaphiden, die in allen Teilen der Fruchtknotenwand der Önotheren in großen Mengen vorkommen, werden von der Gilson'schen Flüssigkeit nicht aufgelöst. Auf ihre nachträgliche Beseitigung mittels Salzsäure wurde verzichtet. Sie richten in den Schnitten freilich häufig Schaden an, am wenigsten noch, wenn man die Fruchtknoten längs schneidet und dabei das Messer von einer Schnittfläche des Fruchtknotenstückes zur anderen führt, nicht von einer Flanke zur anderen. Einigermaßen herangewachsene Samenanlagen wurden vor oder nach der Fixierung aus dem Fruchtknoten herausgenommen und so ohne die gefährlichen Gewebe eingebettet und geschnitten.

Oenothera biennis und Lamarckiana waren in kräftigen Gartenexemplaren unbekannter Herkunft vorhanden. Für Übersendung lebenden Materials von O. muricata bin ich Herrn Geheimrat Oltmanns und Herrn Dr. Tröndle in Freiburg i. Br., Herrn Professor G. Mahler

1) Zoolog. Jahrb., Abt. f. Morph., 1901, Bd. XIV, pag. 576. Die Zusammensetzung ist: 40%iger Alkohol 500 ccm, Eisessig 90 ccm, reine Salpetersäure 10 ccm, Sublimat bis zur Sättigung. Fixiert wird höchstens 12 Stunden, ausgewaschen wird mit Jodalkohol.

in Ulm und Herrn Dr. Pöverlein in Ludwigshafen zu großem Dank verpflichtet. Die mit dem Pollen solcher süddeutschen Pflanzen bestäubten Fruchtknoten von O. biennis sind von Professor Goldschmidt untersucht worden, und das Ergebnis der Untersuchung ist bereits veröffentlicht (1912). Später kamen Pflanzen von O. muricata im Münchener Garten zur Blüte, die Herr Geheimrat v. Goebel vom Lido bei Venedig mitgebracht hatte und die in der Blattfarbe und in der Behaarung nicht ganz mit den bei uns eingeschleppten Formen der O. muricata übereinstimmen. Deren Pollen wurde weiterhin zur Bestäubung von O. biennis verwendet, und an denselben Pflanzen wurde auch die reziproke Kreuzung mit dem Pollen von O. biennis vorgenommen. Bestäubt wurde in Pergamentbeuteln, einen Tag nach der Kastrierung.

Nach den von de Vries (1911) ermittelten Vererbungsverhältnissen vermutete Goldschmidt, daß bei den Kreuzungen zwischen Oenothera biennis und muricata im befruchteten Ei nur der Spermakern sich entwickele, während der Eikern zugrunde gehe. Die zytologische Untersuchung der Kreuzung O. biennis ♀ × muricata ♂ schien das zu bestätigen, besonders insofern, als die Kerne des jungen Bastardembryo die haploide Chromosomenzahl 7 zeigen sollten, nicht die diploide Zahl 14. Das Ergebnis war also ein anderes als das, welches Strasburger an dem ebenfalls streng patroklinen Bastard Fragaria virginiana × elatior erhalten hat; hier soll normale Befruchtung, keine Merogonie vorliegen (1909, pag. 41).

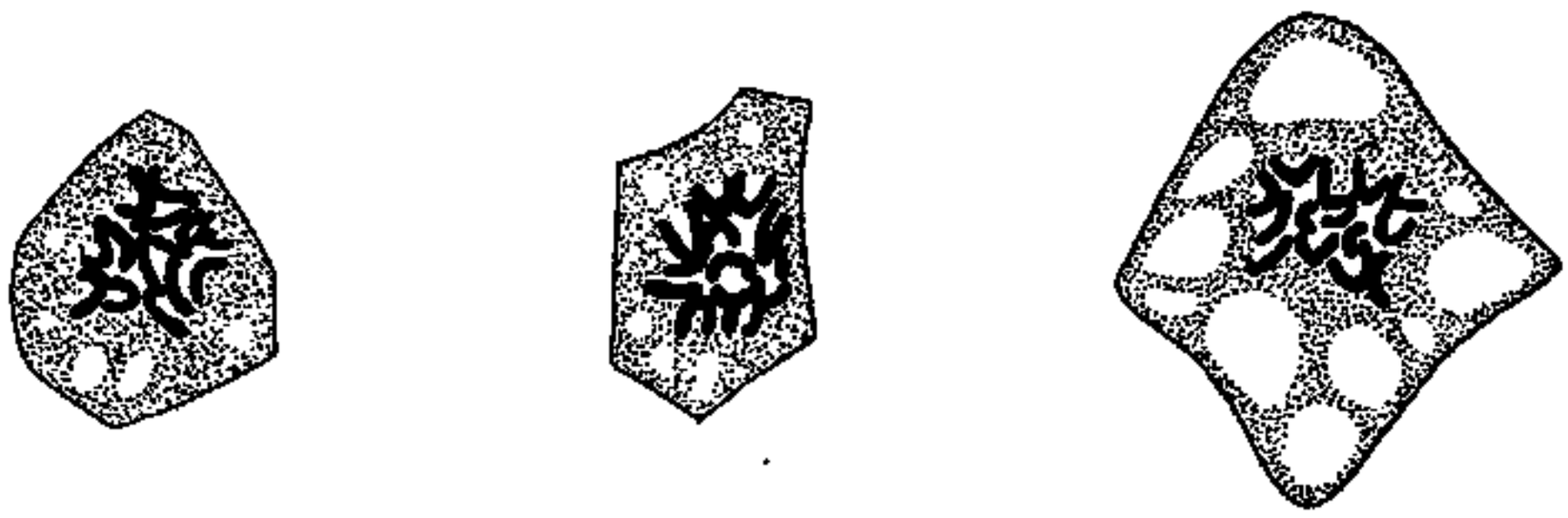
Eine Nachprüfung seiner Resultate, vor allem auch die Aufsuchung der ersten Mitosen im befruchteten Ei, hielt Herr Professor Goldschmidt selber für wünschenswert. Selbstverständlich wollte ich zugleich mit dieser Nachuntersuchung auch die entsprechenden Verhältnisse beim reziproken Bastard O. muricata ♀ × biennis ♂, sowie bei den Kreuzungen zwischen O. Lamarckiana einerseits und O. biennis und muricata andererseits studieren, weil das züchterische Verhalten dieser Bastarde nach de Vries dasselbe ist wie das der Bastarde zwischen O. biennis und muricata. Was die Untersuchung dieser Kreuzungen ergab, wird im folgenden mitgeteilt.

Herr Professor V. Grégoire hatte die große Liebenswürdigkeit, auf die Bitte von Herrn Professor Goldschmidt hin alle wichtigen Präparate sorgfältig zu studieren, und ich möchte ihm dafür auch hier meinen verbindlichsten Dank aussprechen. Er ist in allen Fällen zu dem gleichen Ergebnis gekommen wie ich. Das Hauptresultat habe ich, vor seiner Antwort, in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft (1913, pag. 334) veröffentlicht.

Herr Dr. J. Seiler war so freundlich, für Herrn Professor Goldschmidt einige Schnittserien herzustellen, in denen sich wichtige Teilungsstadien fanden. Auch ihm danke ich bestens.

a) Die somatischen Chromosomenzahlen der verwendeten Materialien.

Wurden Oenothera biennis und O. muricata-Venedig mit arteigenem Pollen bestäubt, so zeigten die Embryonen 14 Chromosomen, wie Goldschmidt schon mitgeteilt hat. Eine Äquatorialplatte von O. muricata gibt die Textfig. 1*b* wieder. Dieselbe Chromosomenzahl findet sich bei O. muricata auch in den meisten Endospermzellen (Metaphase, Textfig. 1*c*). Das spricht für Befruchtung des sekundären Embryosackkerns; denn dieser ist haploid, nicht diploid, weil Antipodenbildung und Polkernfusion bei Oenothera unterbleiben (vgl. unten). Nicht selten



a *b* *c*

Fig. 1. *a* O. biennis, Äquatorialplatte aus dem Nucellus. *b* und *c* O. biennis × muricata; *b* Kern aus dem Embryo, *c* aus dem Endosperm. Zeiss Apochr. 2 mm, Komp.-Ok. 18; auf $^3/_4$ verkl.

verschmelzen in späteren Stadien, wie auch sonst in älteren Endospermen, mehrere Kerne miteinander, und dann sieht man in den Mitosen eine große Zahl von Chromosomen auftreten.

Auch im Nucellus der Samenanlagen der O. biennis wurden Mitosen mit 14 Chromosomen gefunden (Textfig. 1*a*).

Bei O. muricata-Süddeutschland und bei den zur Kreuzung verwendeten Individuen von O. Lamarckiana wurde die Feststellung der Chromosomenzahl versäumt, doch ist kaum zu zweifeln, daß sie auch hier 14 betrug.

Einen Unterschied in der Größe und Form der Chromosomen habe ich zwischen O. biennis und muricata nicht entdecken können (vgl. Goldschmidt, pag. 342).

b) Die Chromosomenzahl in Keimlingen und vielzelligen Embryonen der Kreuzung O. biennis × muricata.

Gut ausgebildete Samen des Bastardes O. biennis × muricata-Süddeutschland, die im Herbst 1912 geerntet worden waren und Anfang April 1913 auf Fließpapier ausgelegt wurden, keimten zu einem kleinen Teil nach wenigen Tagen. Die Keimwurzeln wurden teils nach Gilson, teils nach Flemming fixiert und quer geschnitten. Prophasen, Äquatorialplatten in Flächenansicht und Anaphasen in Polansicht wurden in großer Zahl beobachtet. Die Chromosomenzahl ist auch an den Äquatorialplatten oft nicht mit vollkommener Sicherheit festzustellen, weil die Chromosomen meistens dicht beisammen und teilweise übereinander

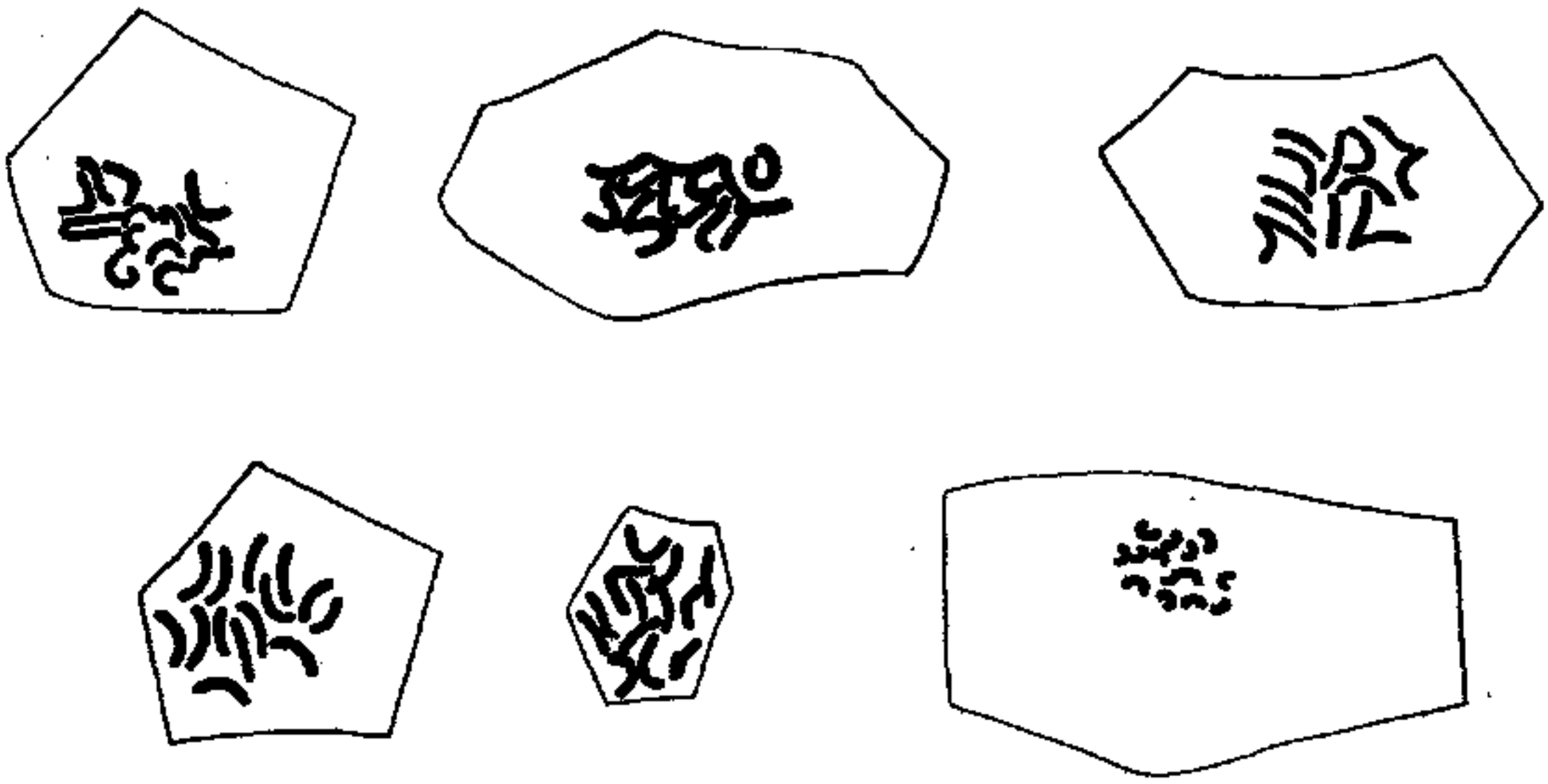


Fig. 2. O. biennis × muricata, fünf Äquatorialplatten und eine Tochterplatte aus verschiedenen Geweben der Wurzelspitze. Apochr. 2 mm, Ok. 18; auf $^{3}/_{4}$ verkl.

liegen. Doch konnte vielfach bestimmt die Zahl 14 ermittelt werden (vgl. die Textfig. 2), und bei keinem einzigen Kern war die Vermutung möglich, daß die Chromosomenzahl sich von 14 weit nach unten oder nach oben entfernen könnte.

Bei der Nachprüfung der Goldschmidt'schen Präparate, die mir vom Autor zur Verfügung gestellt wurden, kam ich ebenfalls zu dem Ergebnis, daß in solchen Embryonen des Bastards O. biennis × muricata, die schon die Ausgliederung der Kotyledonen zeigen oder auch noch auf dem Stadium der Keimkugel stehen, nur diploide Kerne vorkommen. Goldschmidt gibt selber an, daß er in den Äquatorialplatten meistens 14 Chromosomen gesehen hat (pag. 338), und ich habe überhaupt nie mit Sicherheit 7 Chromosomen zählen können. Von den Vorbildern zu den hierhergehörigen Figuren Goldschmidt's (3 und 5)

habe ich die zu 3*c*, 3*d*, 3*e*, 5 links in seinen Präparaten wiedergefunden und als diploid erkannt. Die Fig. 1 und 2 der Taf. XII geben eine Äquatorialplatte und eine Prophase aus einem Golsdchmidt'schen Präparat wieder. Auch im Endosperm solcher junger Samen habe ich wiederholt mit Sicherheit 14 Chromosomen gezählt (Taf. XIII, Fig. 12 Äquatorialplatte, Fig. 13 Tochterplatte). Die Deutung, die Goldschmidt seiner Fig: 3*c* gibt, daß nämlich nach der Spaltung die Tochterchromosomen paarweise lange nebeneinander liegen bleiben, hat nicht viel Wahrscheinlichkeit; die gepaarten Chromosomen müßten in diesem Fall, worauf auch Herr Professor Grégoire hingewiesen hat, ja übereinander liegen, nicht alle in einer Ebene nebeneinander, wie die Figur es zeigt.

Wie Goldschmidt (pag. 340) hervorhebt, müssen wir mit der Möglichkeit einer Wiederherstellung der diploiden Chromosomenzahl rechnen, auch wenn der Bastardembryo sein Dasein mit der haploiden Zahl beginnt. Und die haploide Zahl kann entweder dadurch zustande kommen, daß eine Kernverschmelzung ganz unterbleibt, oder durch nachträgliche Ausstoßung eines Chromosomensatzes. Es mußte also der Vorgang der Befruchtung und die früheste Embryoentwicklung so vollständig wie möglich verfolgt werden.

c) Der Embryosack der Önotheren vor und kurz nach der Befruchtung.

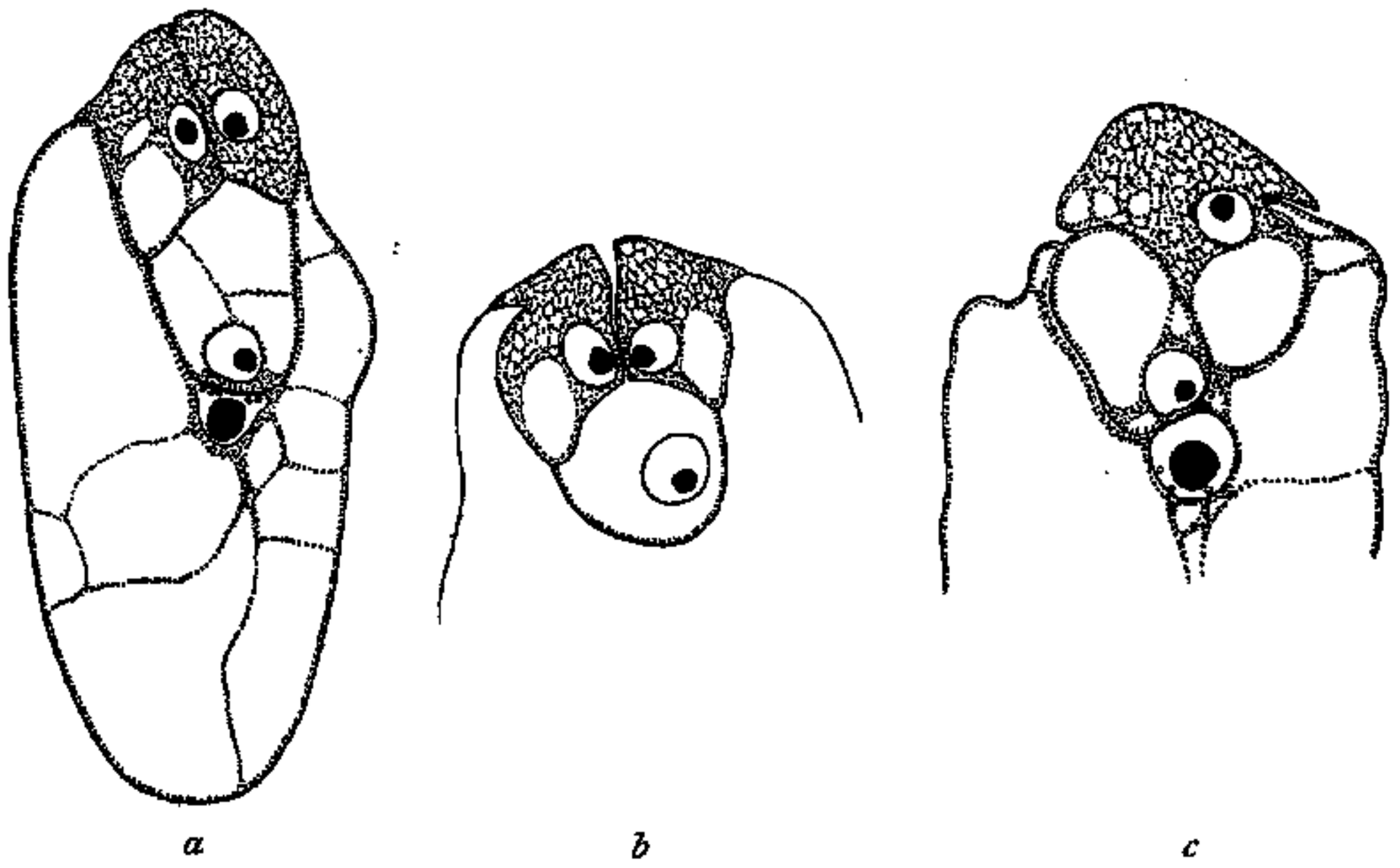
Im empfängnisreifen Embryosack von O. biennis (Textfig. 3, und ebenso bei den anderen Arten) ragt die Eizelle über die Synergiden vor. Sie besitzt sehr wenig Plasma, und der Kern, der einen Nucleolus besitzt, liegt am Scheitel, dem Embryosackraum zugekehrt. Die Synergiden sind reich an dichtem Plasma, das zur Hauptsache in der Richtung gegen die Mikropyle hin zusammengedrängt ist und den einnucleoligen Kern einschließt, während das gegen den Embryosack gekehrte Ende von einer großen Vakuole eingenommen ist. Der sekundäre Embryosackkern, ebenfalls mit einem Nucleolus (er entspricht einem Polkern der normalen, achtkernigen Embryosäcke), sitzt dem Ei meistens dicht auf; gelegentlich ist er durch einen Plasmastrang vom Ei getrennt, nie berührt er eine Synergide. Antipoden und unterer Polkern fehlen ganz[1]).

Wenn der weite, dickwandige Pollenschlauch den dicken Nucellus durchwandert hat und beim Embryosack ankommt, sind die Synergiden nicht, wie Geerts (pag. 143) angibt, schon zerstört, sondern wie in anderen Fällen ergießt der Pollenschlauch seinen Inhalt in eine der bis dahin

1) Über die Entwicklungsgeschichte vgl. Modilewski u. Geerts.

unversehrten Synergiden, als eine eigentümlich homogene, stark färbbare, von noch stärker farbspeichernden Klumpen durchsetzte Masse, die nur langsam an Volumen abnimmt und zuletzt, wenn die Embryobildung schon weit vorgeschritten ist, verschwindet (Textfig. 4*a*). Auch die zweite Synergide, die vom Pollenschlauch nicht unmittelbar zerstört wird, fällt bald zusammen und verschwindet rasch (Textfig. 4*a*, *b*, *c*).

Die generativen Kerne konnten, einige unsichere Fälle ausgenommen, weder im Pollenschlauch noch im Embryosack beobachtet werden; die ersten Stadien nach der Bestäubung waren leider nur mit Flemming fixiert worden und unbrauchbar. Der sekundäre Embryosackkern scheint sich sehr bald nach der Befruchtung zu teilen. Er verläßt seinen



a *b* *c*

Fig. 3. O. biennis. *a* Embryosack mit zwei Synergiden, Ei und Embryosackkern. *b* zwei Synergiden und Ei. *c* Ei, Embryosackkern und eine Synergide. Apochr. 2 mm, Ok. 6; auf $^2/_3$ verkl.

Platz auf dem Scheitel des Eies, und die meist zweinukeoligen Endospermkerne besetzen unter regelmäßig simultaner Teilung rasch die ganze Embryosackwand bis zum Chalazaende. Das befruchtete Ei, in dessen Kern meist zwei Nukleolen sichtbar sind, bleibt währenddessen geraume Zeit unverändert. Erst wenn schon eine größere Zahl von Endospermkernen vorhanden ist, fängt das Ei an zu wachsen. Die rundliche Blase treibt am Scheitel eine ziemlich schmale Ausstülpung und wird dadurch flaschenförmig (Textfig. 4*c*); der Kern und die Hauptmasse des Plasmas halten sich im engen Spitzenteil. Jetzt tritt der Eikern in Teilung; die Spindelachse fällt mit der Achse der Flasche zusammen (Textfig. 4*d*), die Teilungswand wird quer gelegt und trennt einen dünnen

Kopf vom meist aufgeblasenen Fußteil (Textfig. 4*e*). Nicht selten unterbleibt die Bildung der Wand nach der ersten Kernteilung (Textfig. 4*f*). Die nächste Teilung im Kopf halbiert diesen meist der Länge nach, er wird also zum eigentlichen Embryo und zerlegt sich auch bald durch zwei gleichzeitige Querteilungen in Quadranten. Der zunächst einzellige blasenförmige Suspensor trägt seinen Kern an der Spitze, dicht beim Embryo. Er teilt sich in langen Zwischenräumen der Quere nach und kann an Embryonen, die schon zweilappig sind, einen Faden von 3—4 Zellen darstellen.

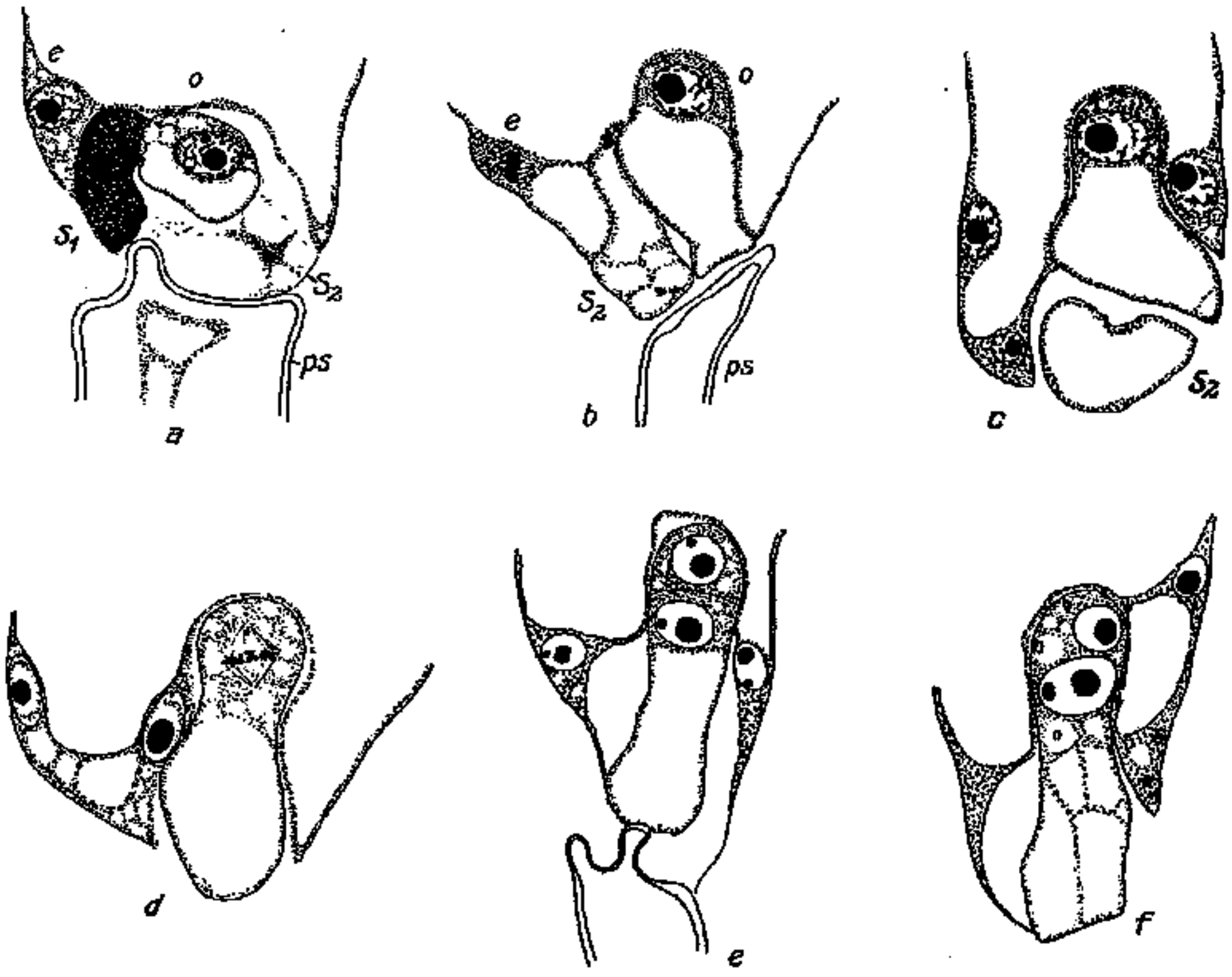


Fig. 4. O. biennis × muricata. *a—c* befruchtete Eier. *d* befruchtetes Ei mit der ersten Spindel. *e* zweizelliger Embryo. *f* zweikerniger Embryo. *o* bezeichnet Ei, s_1 die vom Pollenschlauch angebohrte, s_2 die andere Synergide, *e* Endospermkern, *ps* Pollenschlauch. Apochr. 2 mm, Ok. 6; auf $^2/_3$ verkl.

Während der Embryo in normaler Weise heranwächst, vermehren sich auch die Endospermkerne im Plasmabelag des sich stetig vergrößernden Embryosackes, aber nicht überall gleichmäßig (Textfig. 5). Die Endospermkerne liegen nämlich besonders dicht um den Suspensor herum und verbreiten sich von hier aus auch über den jungen Embryo, dem sie dicht anliegen, und die größte Endospermmasse bildet sich in dem engen Chalazaende des Embryosackes. Hier ist an Stelle des dünnen Plasmabelages eine vollständige Plasmafüllung vorhanden, die

zahlreiche große Kerne einschließt. Die Teilungsfiguren sind kleiner als im Embryo, die Chromosomen dicht zusammengedrängt und schwer zu zählen. In Samen, die schon zweilappige Embryonen enthalten, sind mehrere Schichten von großen Endospermzellen mit Membran vorhanden; die Kerne sind sehr groß und enthalten viel Chromatin, sie teilen sich nicht mehr alle gleichzeitig wie im Anfang der Endospermbildung. Bald füllt sich der ganze Embryosackraum um den Embryo herum mit zartwandigem Endosperm, das vom reifenden Embryo bis auf eine sehr dünne Schicht wieder aufgezehrt wird.

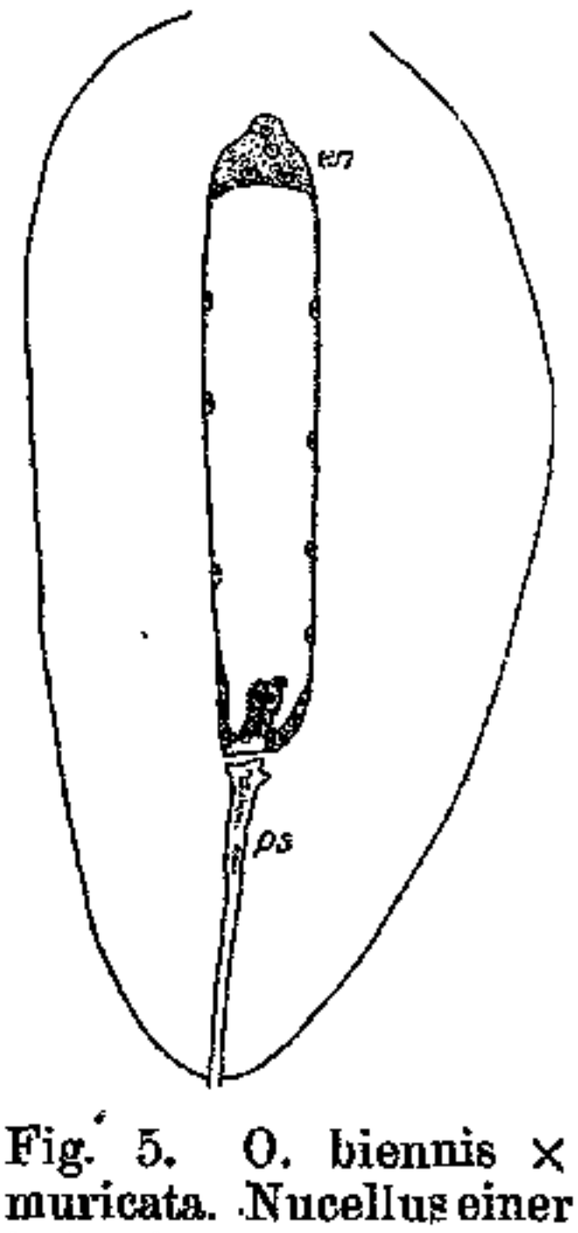


Fig. 5. O. biennis × muricata. Nucellus einer befruchteten Samenanlage, mit Pollenschlauch, mehrzelligem Embryo und zahlreichen Endospermkernen.

d) Die Embryobildung bei der Kreuzung O. biennis ♀ × muricata ♂.

Die Figuren, die die obige Schilderung von der Entwicklung des jungen Embryo und des Endosperms illustrieren, sind zur Hauptsache nach Präparaten der Kreuzung O. biennis × muricata-Venedig entworfen; die Kreuzung O. biennis × muricata-Süddeutschland, die mir in den Goldschmidt'schen Präparaten vorliegt, verhält sich genau gleich. Es ist also zunächst hervorzuheben, daß, entgegen der Angabe Goldschmidt's, die Befruchtung normal verläuft. Das frisch befruchtete Ei enthält einen einzigen Kern mit zwei Nukleolen, der zweifellos durch Verschmelzung des Eikernes mit dem Spermakern entstanden ist. In vielen Dutzenden von Eiern dieses Stadiums waren nie zwei getrennte Vorkerne zu sehen, von denen der eine dann zugrunde gehen könnte. Was Goldschmidt in seiner Fig. 1*a* abbildet, ist ein zweikerniger Embryo, in dem nach der Kernteilung keine Querwand gebildet wurde (wie in Textfig. 4*f*). Über die Altersbestimmung kann deswegen nie ein Zweifel bestehen, weil neben dem frisch befruchteten Ei regelmäßig die noch gut erhaltenen Reste der Synergiden zu finden sind, die im zweizelligen bzw. zweikernigen Zustand des Embryo schon fehlen.

Die erste Teilung im befruchteten Ei kam in mehreren frühen Prophasen (davon eine in Taf. XII, Fig. 3 wiedergegeben), in einer späten Prophase (Taf. XII, Fig. 4) und in zwei Anaphasen (Taf. XII, Fig. 5 und 7) zur Beobachtung. Die Mitose ist typischer Art, und die Chromosomenzahl ist ohne jeden Zweifel die diploide. Ob später, etwa in der Anaphase, Chromosomen ausgestoßen werden oder nicht, konnte wegen des Mangels

der betreffenden Stadien nicht direkt entschieden werden. Doch läßt die zweite Mitose im Embryo keinen Zweifel darüber, daß eine Ausstoßung von Chromatin unterbleibt. Der zweite Teilungsschritt wurde, besonders in Prophasen verschiedenen Alters, ziemlich häufig beobachtet, sowohl in zweizelligen Embryonen in der Kopfzelle als in mehrzelligen Embryonen in der sich später teilenden Fußzelle, und immer sind die Chromosomen in der diploiden Zahl vorhanden (Taf. XII, Fig. 6 u. 8). Die Prophase der dritten Teilung wurde in einem nachgefärbten Goldschmidt'schen Präparat gefunden; sie unterscheidet sich nicht von den vorhergehenden Mitosen. Embryonen mit 12—20 Zellen lagen nur in Flemming-Material von O. biennis × muricata-Süddeutschland vor; in den Prophasen sind die Chromosomen infolge der schlechten Fixierung zu kleinen rundlichen Klümpchen zusammengezogen, nicht wurmförmig, aber die Zahl dieser Klümpchen läßt sich oft mit Sicherheit zu 14 bestimmen (Taf. XII, Fig. 11). Über die noch älteren Embryonen ist oben schon berichtet. Im Sommer 1913 wurde nochmals O. biennis mit dem Pollen von O. muricata aus Freiburg i. Br. bestäubt. Die Embryonen wurden als Kugeln mit 8—12 Zellen im Durchmesser untersucht und zeigten diploide Kerne.

Von Goldschmidt's Figuren bezieht sich Fig. 2 auf die zweite Mitose (im Suspensor). Die linke, zerschnittene Tochterplatte schien mir lange haploid zu sein, nach sorgfältiger Differenzierung, die Herr Dr. Seiler vorgenommen hat, ließ sie aber etwa ein Dutzend Chromosomen erkennen; die unzerschnittene Tochterplatte blieb unanalysierbar. Herr Professor Grégoire schließt sich meiner Zählung an.

In einem zweikernigen Embryo hat Goldschmidt den einen Kern scheinbar im Zustand der Auflösung gefunden (Fig. 1*b*, pag. 335). Ähnliche Bilder sind mir auch bei O. biennis × muricata-Venedig zu Gesicht gekommen, aber hier sind beide Kerne in dem abnormalen Zustand (Taf. XII, Fig. 9 und 10): die Kernmembran ist undeutlich, und die Nukleolen haben sehr unregelmäßige Gestalt. Solche Zustände von Kernen finden sich auch im Endosperm. Ob es sich wirklich um degenerierende Kerne handelt oder nur um ungewöhnliche, vorübergehende Ruhestadien, möchte ich nicht entscheiden[1]). Keinesfalls aber scheint es mir möglich, in den fraglichen Bildern einen Hinweis darauf zu erblicken, daß aus der Zygote das mütterliche Kernelement entfernt wird.

---

1) Herr Prof. Grégoire hält es ebenfalls für sehr fraglich, ob hier eine Degeneration vorliegt.

Auch im Endosperm ist die Chromosomenzahl von Anfang an die diploide (vgl. Taf. XIII, Fig. 14, 15, 16 aus sehr jungem Endosperm; Fig. 12 und 13 aus älteren Samen mit schon septiertem Endosperm).

e) O. muricata-Venedig ♀ × biennis ♂.

Kurze Zeit nach der Befruchtung, wenn die ziemlich normal aussehenden Embryonen 3—4-zellig sind, ist das Endosperm noch sehr weit zurück (Textfig. 6*b—d*). Es besteht im höchsten Fall aus vier Kernen, häufig sind nur zwei Kerne vorhanden, mitunter ist der Kern, der dem Endosperm den Ursprung geben sollte, überhaupt nicht geteilt und liegt in nächster Nähe des Embryo. Sind Kernteilungen eingetreten, so finden sich die Kerne teilweise in beträchtlicher Entfernung vom Embryo,

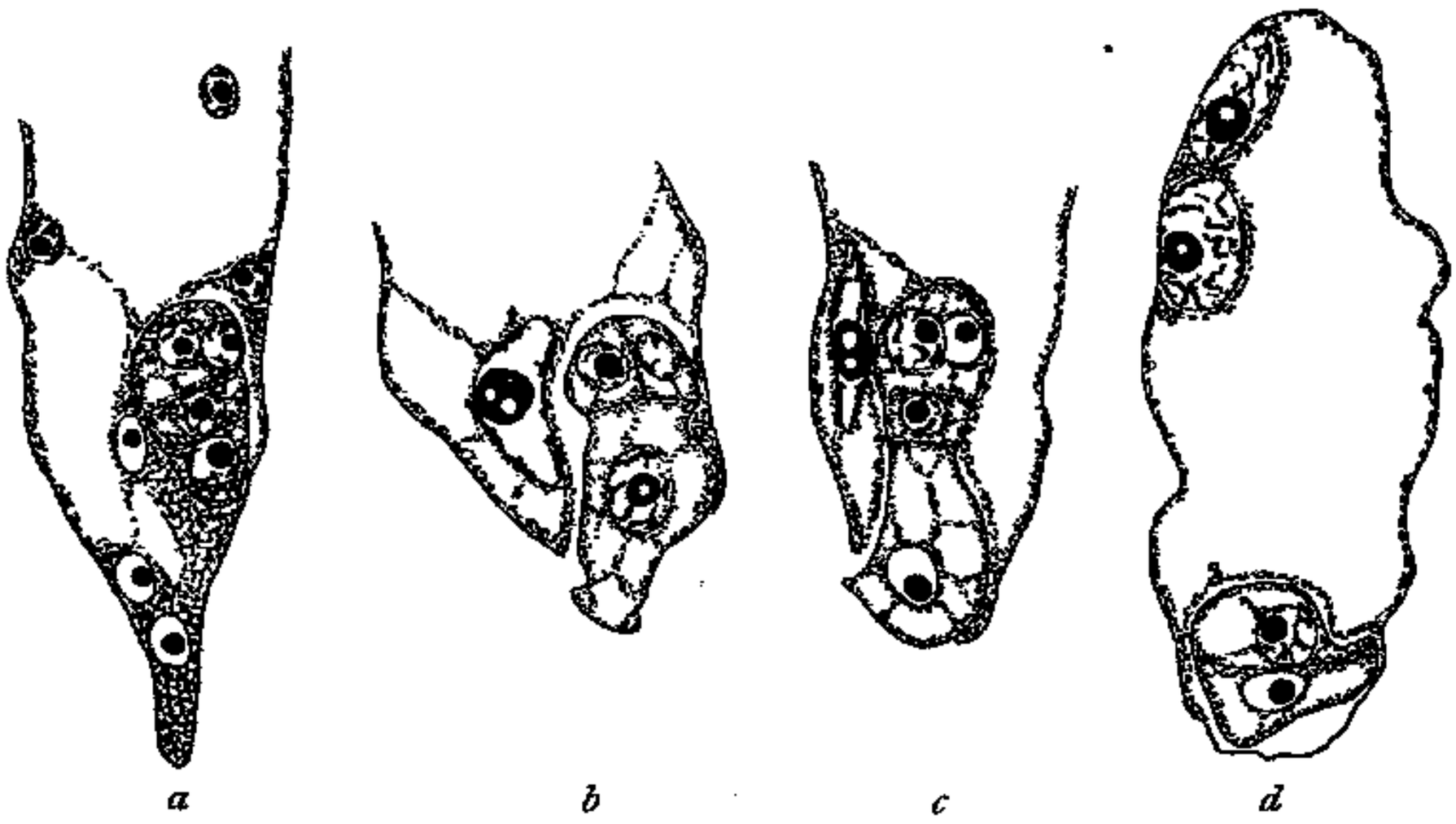


Fig. 6. *a* O. muricata × muricata (?). *b—d* O. muricata × biennis. Junge Embryonen mit Endospermkernen. Apochr. 2 mm, Ok. 6; auf ½ verkl.

gegen den Chalazapol des Embryosackes hin, wie bei normaler Endospermbildung. Noch auffallender als die geringe Zahl der Endospermkerne ist ihre mächtige Größe; sie übertreffen die normalen an Volumen um das Vielfache und besitzen sehr große, vakuolige Nukleolen. Zum Vergleich mag der normale Embryosack (Textfig. 6a) dienen, aus dem gleichen Fruchtknoten wie die in Textfig. 6*b—d* wiedergegebenen Embryosäcke, also genau so alt wie diese; von den sehr zahlreichen, kleinen Endospermkernen, die der Embryosack auf seinem ganzen Umfang, vom Embryo bis zum Chalazapol, enthält, sind nur ganz wenige in dem gezeichneten Stück eines Schnittes getroffen. Der Embryo ist in seinem Kopfteil schief getroffen, er besteht ebenfalls aus mehr Zellen als die Embryonen der abnormalen Embryosäcke; die Zellen scheinen auch etwas mehr Plasma zu enthalten.

Von solchen gesunden Embryosäcken, mit normalem Embryo und Endosperm, wurden in einem Fruchtknoten zwei Stück neben vielen kranken gefunden, während zahlreiche andere Serien nur kranke Embryosäcke enthalten; wahrscheinlich verdanken also die gesunden Embryonen einer Befruchtung der O. muricata mit dem eigenen Pollen die Entstehung. Die Antheren der Venediger Form öffnen sich sehr früh in der Knospe und so mögen in einer Blüte vor der Kastrierung einige Pollenkörner auf die Narbe gekommen sein. Die mutmaßliche nicht beabsichtigte Verunreinigung hat aber das Gute, daß an der normalen Beschaffenheit der Samenanlagen nicht gezweifelt werden kann. Wenn die Embryonen und Endosperme der Kreuzung muricata-Venedig × biennis

Fig. 7.

Fig. 7. O. muricata × biennis. Größeres Stück einer Prophase aus einem dreizelligen Embryo; der nächste Schnitt enthält noch zahlreiche Fragmente von Chromosomen. Apochr. 2 mm, Ok. 18.

Fig. 8. O. muricata × biennis. Längsschnitt durch einen jungen Samen, mehrere Wochen nach der Bestäubung.

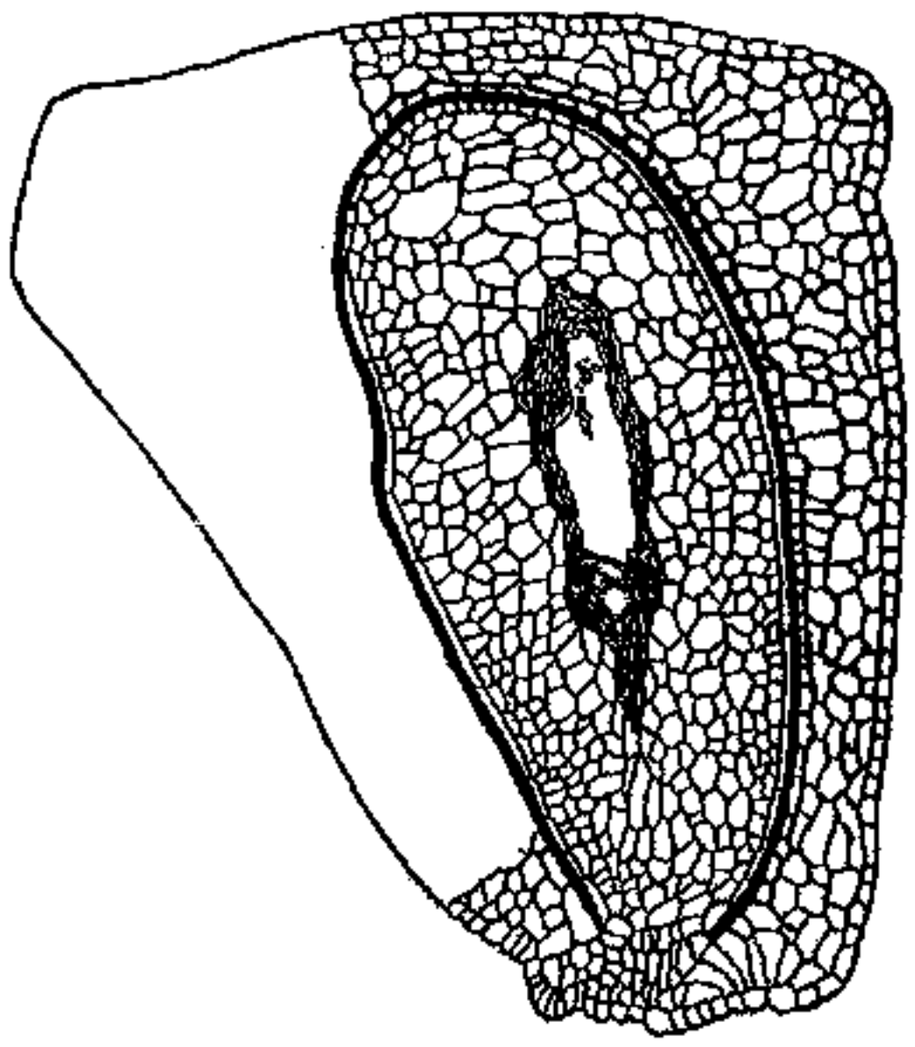


Fig. 8.

sich nicht normal entwickeln, so beruht das also auf einer Unverträglichkeit zwischen den Embryosäcken der O. muricata und den Spermakernen der O. biennis, und diese Unverträglichkeit muß wohl genotypisch bedingt sein.

Mitosen wurden unter einer großen Zahl von kranken Samenanlagen in einem einzigen, dreizelligen Embryo gefunden. Die beiden Kerne des längsgeteilten Kopfes befinden sich in der Vorbereitung zur Teilung, der eine in früher Prophase, mit langen, gewundenen Chromosomen (Textfig. 7), der andere in später Metaphase, die leider von der Seite zu sehen ist. Eine genaue Zählung der Chromosomen ist nicht möglich, doch ist die Zahl zweifellos ungefähr ein Dutzend. Demnach muß auch bei dieser Kreuzung normale Befruchtung eintreten. Im Endosperm wurde leider kein einziger Kern gefunden, der eine Schätzung der Chromosomenzahl erlaubt.

In älteren Samen, die nach dem Verhalten normaler Oenothera-Samen schon vielzellige Embryonen und reiches, schon durch Zellwände gefächertes Endosperm enthalten sollten, ist die Samenschale wohl ziemlich normal entwickelt (Textfigur 8), aber die Embryosackwand ist meistens verschwunden, und vom Endosperm sind nur noch krümelige Plasmareste vorhanden. Die innersten Schichten des Nucellus sind zerstört, die Zellen zerdrückt und plasmaleer, ihre Wände mehr oder weniger verquollen, so daß der ursprünglich vom Embryosack eingenommene

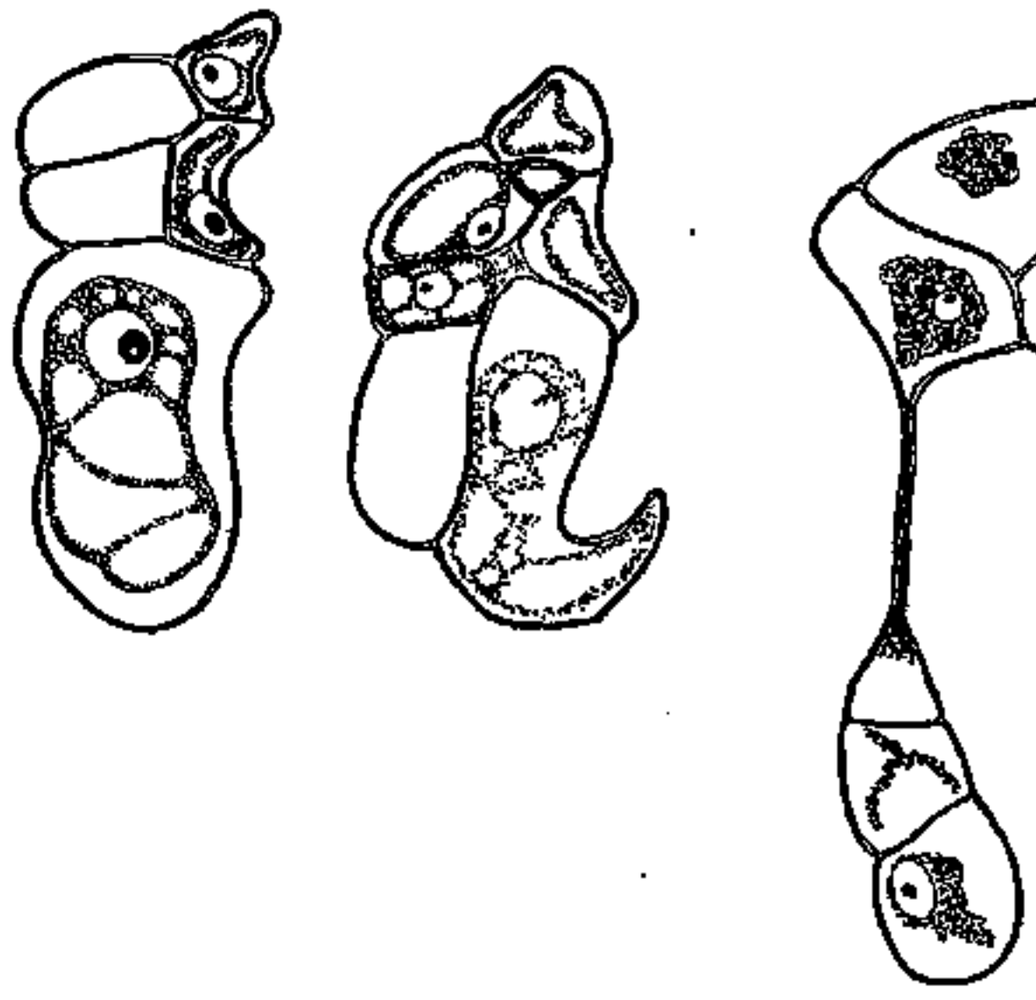


Fig. 9. O. muricata × biennis. Kranke Embryonen aus halbreifen Samen. *a* und *b* aufeinanderfolgende Längsschnitte aus demselben Embryo. Apochr. 2 mm, Ok. 6; auf ½ verkl.

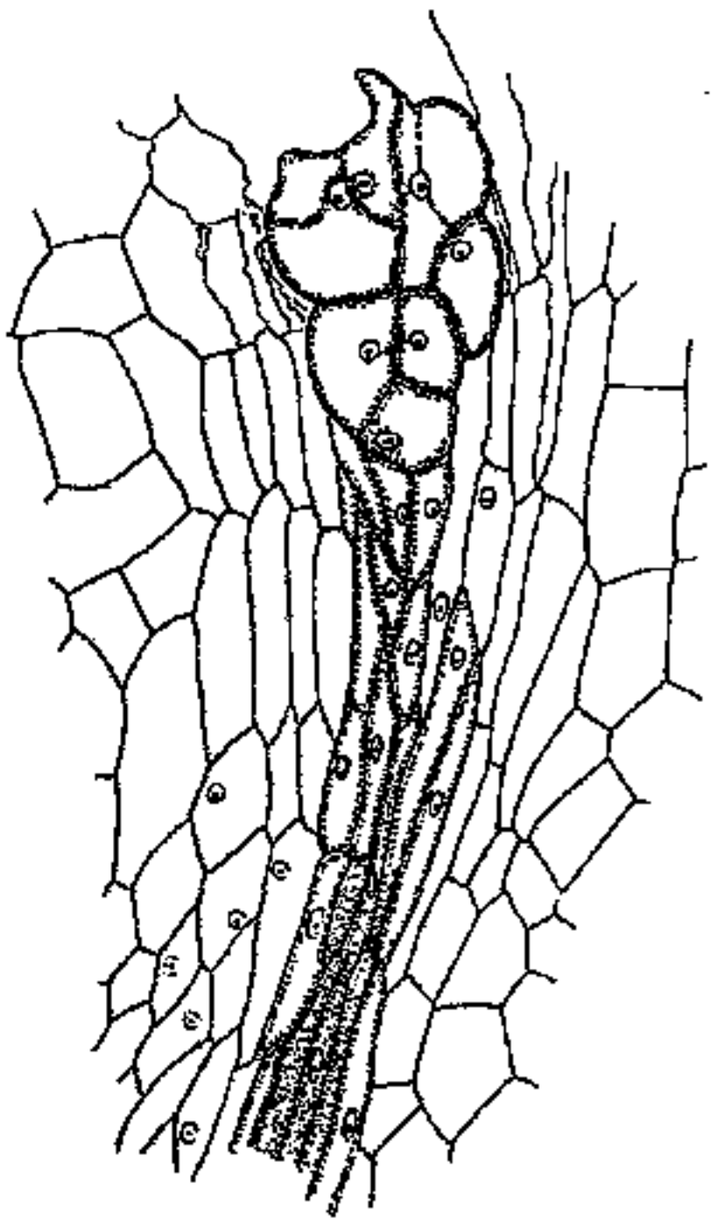


Fig. 10.

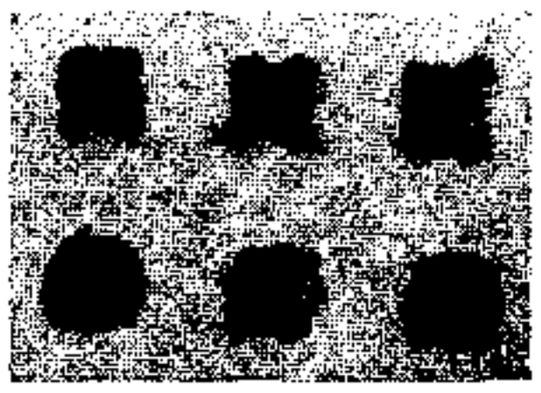


Fig. 11.

Fig. 10. O. muricata. Zellen des Nuzellus am Chalazapol des Embryosackes, mehrere Wochen nach der Bestäubung mit dem Pollen von O. biennis. Apochr. 2 mm, Ok. 2; auf ½ verkl.

Fig. 11. Oben Samen von O. muricata × muricata, unten Samen von O. muricata × biennis. Natürl. Größe.

Raum oft sehr verkleinert ist. Der Embryo ist zu einem unregelmäßig geformten, wenigzelligen Körper herangewachsen (Textfig. 9; im Maximum

wurden etwa 15—20 Zellen gezählt). Die Zellen sind groß, verhältnismäßig dickwandig, plasmaarm, oft von außen eingedellt oder ganz zusammengedrückt und abgestorben. In noch älteren Samen ist auch vom Embryo nichts mehr zu finden. Die Nucelluszellen, die an den Chalazapol des Embryosackes angrenzen, wachsen mitunter beträchtlich heran (Textfig. 10), was in gesunden Samen nie beobachtet wurde. Bei der Reife schrumpfen die Samen der Kreuzung und sind dann von gesunden, nach spontaner Bestäubung gebildeten Samen der O. muricata-Venedig leicht zu unterscheiden (Textfig. 11). Doch geht die Entwicklung der Samenschale bei den kranken Samen so weit, daß das Stehenbleiben des Embryo und des Endosperms nicht als ein Verhungern aufgefaßt werden kann.

Die Auflösung der inneren Schichten des Nucellus ist keine Besonderheit, die den kranken, tauben Samen eigentümlich ist, sie findet sich auch in gesunden Samen in der Umgebung des heranwachsenden, von Endosperm erfüllten Embryosackes (vgl. unten bei O. Lamarckiana × biennis). In gesunden Samen möchte man an eine verdauende Wirkung des sich ausdehnenden Endosperms denken. Ob in den kranken Samen das Nucellusgewebe sich selbst verdaut oder doch noch vom absterbenden Embryosack Enzyme ausgeschieden werden, läßt sich nicht entscheiden. Es liegen hier ähnliche Erscheinungen vor wie bei dem ohne Befruchtung sich entwickelnden Endosperm von Ficus carica, das trotz dem Fehlen eines Embryo aufgelöst wird, also sich selbst verdaut (Tischler 1913, pag. 27, 29).

Daß reziproke Kreuzungen, an denen O. biennis oder muricata oder beide beteiligt sind, verschiedenes Resultat haben, ist durch de Vries genügend bekannt. Auch bei den Rassen, die de Vries verwendet hat, sind die Bastarde O. biennis × muricata und O. muricata × biennis einander sehr unähnlich. Dieser Unterschied geht bei O. muricata-Venedig noch weiter: wenn diese Art Mutter ist und O. biennis Vater, so ist das Produkt der Kreuzung gar nicht entwicklungsfähig, während das der reziproken Kreuzung wenigstens eine Zeitlang normal sich zu entwickeln scheint. Ob O. biennis mit muricata-Venedig bestäubt keimfähige Samen liefert, soll noch geprüft werden.

f) O. muricata-Venedig ♀ × Lamarckiana ♂.

Es sind nur sehr junge Samen untersucht worden, die wie bei der Kreuzung mit O. biennis alle kranke Embryosäcke enthielten. Die Embryonen scheinen das Wachstum noch früher einzustellen als bei der

Kreuzung muricata × biennis. — Die Samen der reziproken Kreuzung sind verloren gegangen.

g) O. biennis ♀ × Lamarckiana ♂.

Die Befruchtungsgeschichte stimmt in allen Punkten mit der für O. biennis × muricata geschilderten überein. Ein befruchtetes, schon herangewachsenes Ei mit zweinukleoligem Kern und einen zweizelligen Embryo gibt die Textfig. 12.

Die erste Teilung der befruchteten Eizelle ist nicht beobachtet worden, wohl aber mehrfach die zweite; vgl. die deutliche Äquatorialplatte Taf. XII, Fig. 20 mit 15 (oder 14?) Chromosomen und die Prophase im Suspensor mit sehr großen Chromosomen (Fig. 17). In etwas älteren Embryonen wurden alle Stadien der Kernteilung gefunden (Fig. 18, 19, 22, 23). Die Chromosomenzahl ist immer ungefähr 14; die sichere Entscheidung zwischen 13, 14 und 15 ist meistens kaum möglich.

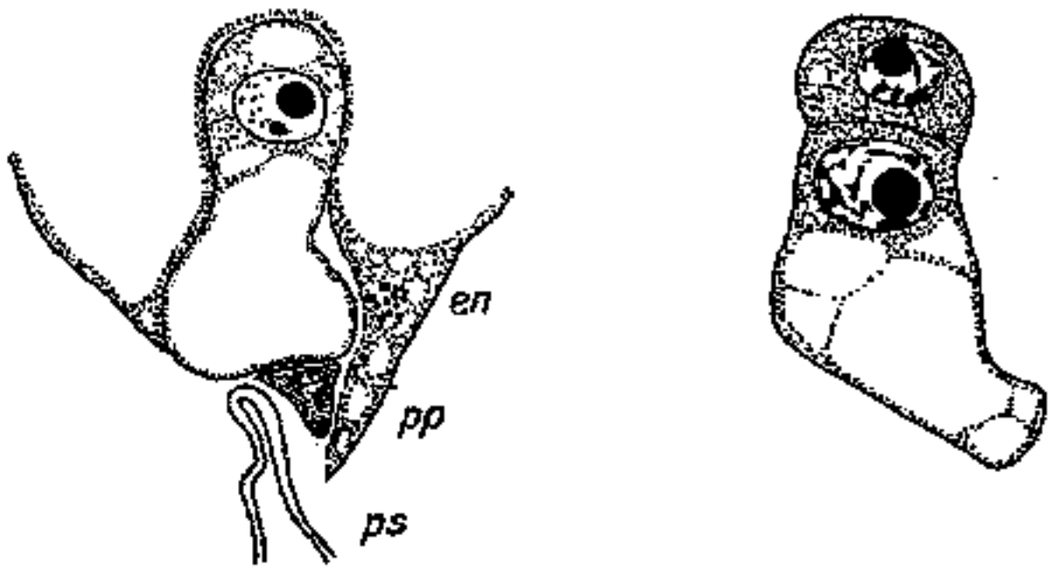


Fig. 12. O. biennis × Lamarckiana. Befruchtetes Ei und zweizelliger Embryo. Apochr. 2 mm, Ok. 6; auf $^2/_3$ verkl. *pp* (der dreieckige Körper) Pollenschlauchplasma in der Synergide.

Auch im Endosperm sind ungefähr 14 Chromosomen zu zählen (Fig. 21).

Kranke Embryonen sind nicht beobachtet worden.

h) O. Lamarckiana ♀ × biennis ♂.

Die Embryo- und Endospermbildung ist oft normal, und die Chromosomenzahl ist etwa 14 (Fig. 24). Ebenso oft entwickeln sich aber Embryo und Endosperm ähnlich unvollständig wie bei O. muricata-Venedig × biennis. Die Textfig. 13 gibt einen gesunden Embryo *a* und drei kranke, von denen *b* ungefähr so groß ist wie der gesunde; die Embryonen stammen aus Fruchtknoten, die 14 Tage nach der Bestäubung fixiert wurden. Die Zellen der kranken Embryonen sind groß, plasmaarm, besitzen einen großen Kern und teilen sich sehr langsam; Mitosen sind überhaupt nicht angetroffen worden. Noch auffälliger ist wieder die Störung der Endospermbildung. In dem Embryosack, aus dem der vierzellige Embryo Fig. 13*d* stammt, waren nur zwei Endospermkerne zu finden, von denen der eine, auf dem Embryo sitzende gezeichnet ist. Neben dem Embryo Fig. 13*b* fanden sich im Präparat sechs Endosperm-

kerne; der Embryosack war aber nicht ganz vollständig, und vielleicht waren in Wirklichkeit mehr Kerne vorhanden. Mehr als acht Kerne dürften aber kaum irgendwo vorkommen. Diese Endospermkerne sind noch größer als bei O. muricata × biennis, gewöhnlich sind sie riesenhaft und enthalten mehrere vakuolige Nukleolen. Der Endospermkern in Fig. 13*e* ist so dick wie der dreizellige Kopf des zugehörigen Embryo (außerdem war nur noch ein zweiter Kern vorhanden), der Kern Fig. 13*c* ist fast so lang wie der zugehörige Embryo Fig. 13*c*. 3 Wochen nach der Bestäubung sind die gesunden Embryonen teilweise schon zweilappig, die gesunden Endosperme sind größtenteils durch Wände gefächert

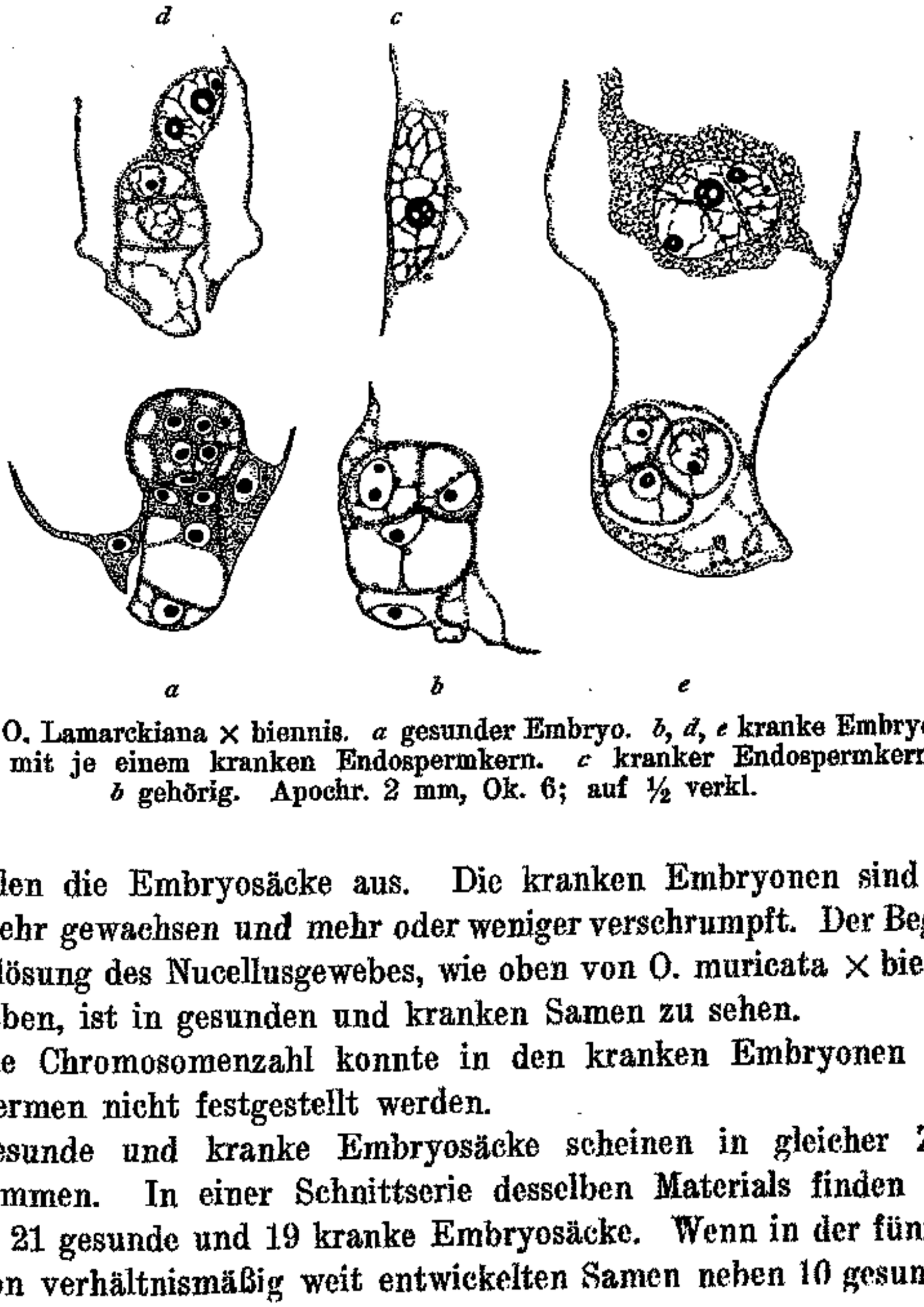


Fig. 13. O. Lamarckiana × biennis. *a* gesunder Embryo. *b*, *d*, *e* kranke Embryonen, *d* und *e* mit je einem kranken Endospermkern. *c* kranker Endospermkern, zu *b* gehörig. Apochr. 2 mm, Ok. 6; auf ½ verkl.

und füllen die Embryosäcke aus. Die kranken Embryonen sind gar nicht mehr gewachsen und mehr oder weniger verschrumpft. Der Beginn der Auflösung des Nucellusgewebes, wie oben von O. muricata × biennis beschrieben, ist in gesunden und kranken Samen zu sehen.

Die Chromosomenzahl konnte in den kranken Embryonen und Endospermen nicht festgestellt werden.

Gesunde und kranke Embryosäcke scheinen in gleicher Zahl vorzukommen. In einer Schnittserie desselben Materials finden sich nämlich 21 gesunde und 19 kranke Embryosäcke. Wenn in der fünften Serie von verhältnismäßig weit entwickelten Samen neben 10 gesunden

nur ein kranker zu finden ist, so liegt das vielleicht daran, daß unwillkürlich zunächst die am besten entwickelten Samen im Paraffin zusammengelegt wurden. Denn die kranken Samen fangen bald an im Wachstum hinter den gesunden zurückzubleiben.

Zur sicheren Ermittlung des Zahlenverhältnisses wurden die aus einer Anzahl reifer Kapseln ausgefallenen Samen aufgeweicht und mit Nadeln geöffnet. Es waren 46 gesunde Samen mit großem Embryo und 50 taube Samen, in denen bei schwacher Vergrößerung kein Embryo zu entdecken war. Dabei ergab sich, daß in der überwiegenden Mehrzahl die gesunden Samen bedeutend größer waren als die tauben. Für die Auszählung des übrigen Samenmaterials (gerade hier waren leider ganz wenige Kapseln geerntet worden) war deshalb die Öffnung nicht nötig. Tatsächlich ließen sich die trockenen Samen zum allergrößten Teil mit Sicherheit in zwei Gruppen sondern, in große, pralle, und in kleinere, verschrumpfte, flache; in zweifelhaften Fällen wurden die Samen aufgeweicht und geöffnet. Das Ergebnis der Zählung an der ersten Probe gibt die Fig. 14 (nach trockenen Samen aus einer anderen Frucht).

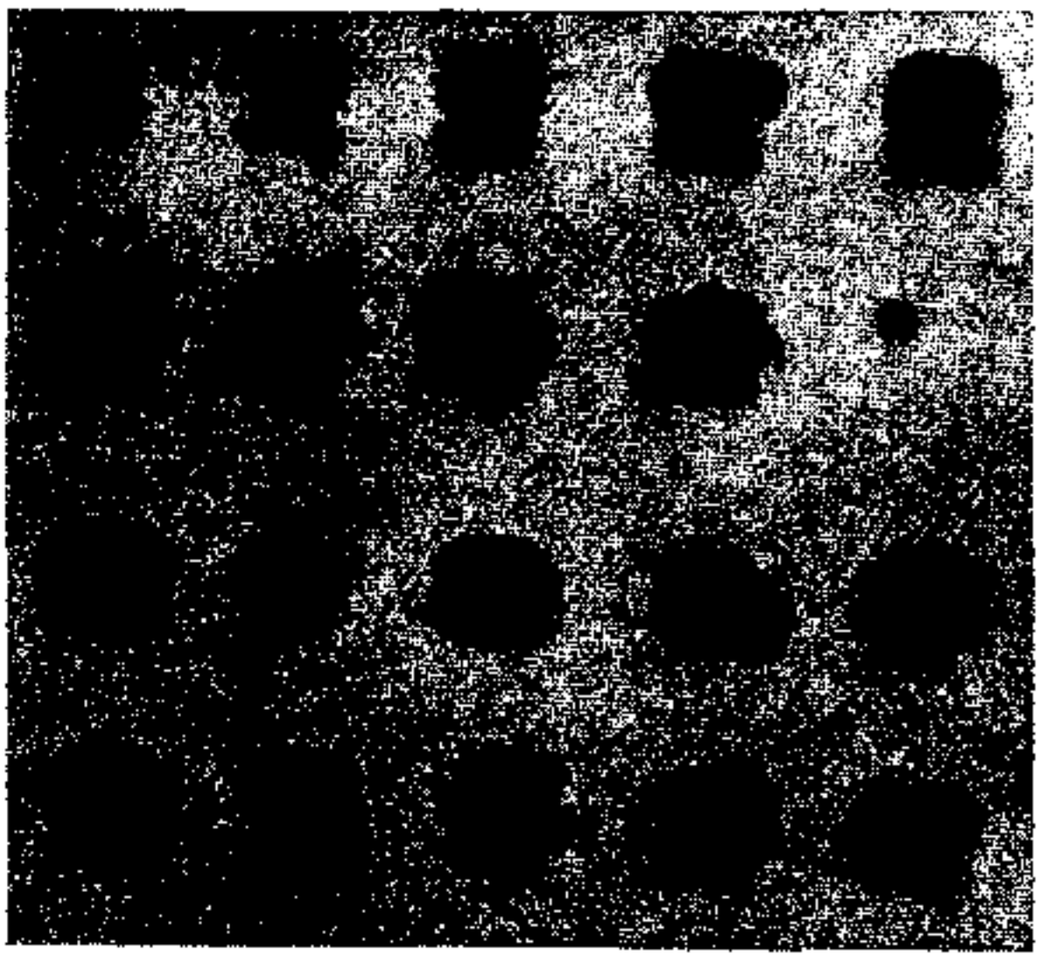


Fig. 14. O. Lamarckiana × biennis. Reife Samen, oben 46 gesunde, unten 50 taube. Natürl. Größe.

Von den in vier (schon teilweise entleerten) Kapseln enthaltenen Samen waren

gesund:	36	22	44	25,
krank:	31	27	36	25.

Alles in allem waren von 342 Samen 173 gesund und 169 taub. Gute und taube Samen wechseln in den Kapselfächern ziemlich regelmäßig ab. Die Einfachheit des Zahlenverhältnisses (1 : 1) und die Übereinstimmung zwischen den verschiedenen Früchten macht es so gut wie sicher, daß wir es mit einer genotypisch bedingten Erscheinung zu tun haben.

II. Embryologische Beiträge zur Vererbungslehre.

a) O. (Lamarckiana × biennis) ein Zwillingsbastard.

Die Kreuzung O. biennis ♀ × Lamarckiana ♂ gibt nach der Entdeckung von de Vries in F_1 zwei verschiedene Formen, „Zwillinge“,

die gewöhnlich in ungefähr gleicher Zahl auftreten (de Vries 1913, pag. 121ff.) und die de Vries als Laeta und Velutina bezeichnet hat. Die reziproke Kreuzung O. Lamarckiana ♀ × biennis ♂, mit der wir uns gegenwärtig beschäftigen, liefert nach den Versuchen von de Vries und anderen immer eine einförmige Nachkommenschaft. Aber wie wir jetzt aus dem embryologischen Befund wissen, verhält sich diese Kreuzung im Grunde nicht anders als die umgekehrte, bei der O. Lamarckiana Vater ist. Es entstehen wieder in gleichen Zahlen zwei F_1-Formen, eine entwicklungsfähige, der lang bekannte, „einförmige" Bastard, und eine entwicklungsunfähige Form, die auf dem Stadium sehr junger Embryonen abstirbt und die wir deshalb als Keimpflanze nie zu sehen bekommen. Die Einförmigkeit der Kreuzung O. Lamarckiana × biennis wird vorgetäuscht durch die Ausschaltung des einen von zwei verschiedenen Zygotentypen. Auch O. Lamarckiana × biennis ist ein Zwilling, aber einer, der seinen Bruder sehr früh verliert.

Eine biennis-Form, die de Vries als biennis-Chicago bezeichnet, gibt mit O. Lamarckiana tatsächlich bei Kreuzung in beiden Richtungen Zwillingsbastarde in der ersten Generation. Gerade die Kreuzung, die bei unserer biennis scheinbar einförmig ist, nämlich Lamarckiana × biennis, spaltet bei biennis-Chicago in die Typen laeta und velutina (de Vries 1913, pag. 124). Die reziproke Verbindung dagegen liefert ein anderes Zwillingspaar, densa und laxa (ebenda pag. 144). Mit der densa-laxa-Spaltung haben wir das Ergebnis der Kreuzung zwischen der Lamarckiana ♀ und unserer biennis ♂ wohl am ehesten zu vergleichen. Die entwicklungsfähige Form sieht nach de Vries und anderen Autoren dem Vater, der biennis, sehr ähnlich und besitzt viel rotes Pigment, sie entpricht also dem Zwilling laxa, und die ausgeschaltete Kombination ist als Zwilling densa aufzufassen. Die densa aus biennis-Chicago ist nach de Vries (pag. 149) schwach und dünnstengelig, die laxa ist kräftig und hochwüchsig. Bei unserer biennis-Form ist die densa noch weiter geschwächt und überhaupt nicht lebensfähig. Vergleichen wir den „verwaisten" laxa-Zwilling aus Lamarckiana × biennis mit den Zwillingen aus biennis × Lamarckiana, so entspricht er nach der biennis-Ähnlichkeit und nach der Pigmentierung der velutina, nicht der laeta. Auch de Vries vergleicht laxa mit velutina und densa mit laeta (pag. 149).

Die aus O. Lamarckiana öfters hervorgehende Mutante O. lata wird von unserer biennis ♂ in zwei in gleichen Zahlen auftretende Bastardtypen gespalten, in eine lata-Form, die gleichzeitig Merkmale von biennis hat, und in eine Form, die von dem Bastard Lamarckiana ×

biennis nicht zu unterscheiden ist (de Vries 1913, pag. 251). Der bei der Kreuzung Lamarckiana × biennis ausfallende Zwilling entspricht also dem lata-Zwilling aus der Kreuzung lata × biennis.

Mehr als die zwei Formen laeta und velutina gehen aus der Kreuzung O. biennis × Lamarckiana in F_1 kaum hervor. Denn kranke Embryosäcke in den Präparaten und taube Samen (bei einer Untersuchung von 263 reifen Samen) wurden hier nicht beobachtet, es scheint also keine Kombinationen zu geben, die als junge Zygoten ausgeschaltet werden. Wenn die Typen laeta und velutina sich in mehrere Formen auflösen lassen, wie Lotsy meint (1912, pag. 327), so hat das mit unserer Frage nichts zu tun[1]).

Nach de Vries (1913, z. B. pag. 118, 119, 124, 125) und nach Honing („Doppelnatur", pag. 235) findet sich die laeta oft in beträchtlich kleinerer Zahl als die velutina oder umgekehrt. Ebenso fand de Vries „oft viel mehr Exemplare von der laxa als von der densa" (1913, pag. 145). Das kann aber mit verschiedenem Keimungsvermögen der beiden zusammengehörigen Bastardrassen zusammenhängen. Ob es wirklich Linien der O. Lamarckiana gibt, die die Zwillingsbastarde regelmäßig in ungleicher Zahl erzeugen, wird man jetzt am einfachsten an der Kreuzung Lamarckiana × biennis prüfen, weil man hier nicht auf die gekeimten Samen angewiesen ist, sondern die Samen als solche, unbekümmert um ihre Keimfähigkeit, auszählen kann.

De Vries hat, um den verschiedenen Erfolg der beiden reziproken Kreuzungen zwischen O. Lamarckiana einerseits und O. biennis oder muricata andererseits zu erklären, annehmen müssen, die Lamarckiana sei wohl immer (passiv) „spaltbar", aber die Spaltung in zwei F_1-Formen werde nur dann ausgeführt, wenn die zur Kreuzung verwendete Art das entsprechende (aktive) „Spaltungsvermögen" besitzt (1913, pag. 133, 157). Durch die „isogamen" Arten (O. Cockerelli, Hookeri, strigosa) wird die Lamarckiana immer in laeta und velutina gespalten, einerlei ob von der betreffenden Art der Pollen oder die Eizellen zur Verbindung mit Lamarckiana verwendet werden. Unter den „heterogamen" Spezies verhält sich gleich nur O. biennis-Chicago, die als Vater mit den Eizellen von Lamarckiana die üblichen Formen laeta und velutina gibt, als Mutter ein anderes Zwillingspaar, densa und laxa. Die übrigen hetero-

---

1) Lotsy spricht übrigens von F_2. Wenn das nicht ein Druckfehler für F_1 ist, so ist nicht recht zu verstehen, was er im Auge hat. Denn von der F_2 von O. biennis × Lamarckiana hat de Vries doch nie angegeben, daß sie „in O. laeta und O. velutina im Verhältnis 1 : 1 spaltet", vielmehr sollen beide Zwillinge bei Selbstbestäubung konstant sein.

gamen Arten, z. B. biennis und muricata, sollen nur in ihren Eizellen das Vermögen besitzen die Lamarckiana zu spalten, im Pollen nicht. Für biennis ist nun aber nachgewiesen, daß dieser Unterschied zwischen Pollen und Eizellen nicht besteht, und O. muricata wird sich wohl ebenso verhalten. Wir dürfen deshalb wohl annehmen, daß O. Lamarckiana nicht bloß immer potentia spaltbar ist, sondern bei Bastardierung in F_1 auch immer wirklich gespalten wird.

b) Zur Frage der Heterozygotennatur der O. Lamarckiana.

Wenn wir das jetzt ziemlich gleichförmig erscheinende Verhalten der O. Lamarckiana bei der Kreuzung mit O. biennis und anderen Arten — Spaltung der F_1-Generation in zwei gleich häufig auftretende Bastardtypen — auf das Schema einer Mendel-Spaltung bringen wollen, müssen wir annehmen, die O. Lamarckiana sei in einem hier maßgebenden Faktor heterozygotisch. Die zweierlei Keimzellen, die sie bildet, geben beim Zusammentreffen mit den Keimzellen von biennis entweder laeta bzw. densa oder velutina bzw. laxa. Bei Selbstbestäubung der O. Lamarckiana müßten außer 50% Heterozygoten zweierlei homozygotische Typen in je 25% auftreten. Falls diese Homozygoten zur Entwicklung kämen, müßten sie bei Kreuzung mit biennis einförmige F_1 geben. Aus der Homozygote mit velutina-Eigenschaft ginge nur velutina hervor, wenn biennis Mutter ist; und der bekannte, jetzt als laxa zu bezeichnende Bastard, wenn biennis Vater ist. Die Homozygote mit laeta-Eigenschaft würde als Vater nur laeta-Bastarde erzeugen, und als Mutter würde sie nur taube Bastardsamen bringen. Bis jetzt ist aber nie davon berichtet worden, daß die Kreuzung biennis × Lamarckiana in F_1 einförmig sein kann, und ebensowenig, daß die Kreuzung Lamarckiana × biennis nicht gelingt. Lamarckiana hat sich also immer als heterozygotisch erwiesen, und ebenso die meisten ihrer Mutanten, z. B. nanella und rubrinervis, die ebenfalls bei Kreuzung mit biennis usw. in laeta und velutina spalten. Dann müssen aber — angenommen immer, daß die in Rede stehenden Erscheinungen sich den Mendelschen Regeln fügen — die Homozygoten von beiderlei Art regelmäßig ausgeschaltet werden. Wenn das auf frühem Stadium geschieht, ähnlich wie bei dem densa-Zwilling aus O. biennis, muß es sich leicht ermitteln lassen.

Spontan bestäubte Fruchtknoten von Lamarckiana aus derselben Population, die zu den Kreuzungen gedient hatte, und in deren Nachbarschaft weit und breit keine anderen Önotheren standen, wurden geschnitten und auf kranke Embryosäcke untersucht. In jungen Stadien

waren gewisse Embryonen wieder weit hinter der Mehrzahl zurück, und das Endosperm in den betreffenden Embryosäcken zeigte dieselben Störungen, wie sie oben mehrfach beschrieben worden sind. Die gesund erscheinenden Emrbyosäcke waren bedeutend zahlreicher als die kranken. Von fast reifen Samen desselben Materials, die wie die jungen Stadien fixiert worden waren, wurde zunächst eine Probe mit der Hand geschnitten, im ganzen 66 Stück. Davon enthielten 25 vollentwickelte Embryonen; in 21 Samen waren die Embryonen noch sehr klein und kugelig, das Endosperm überzog als dünner Belag die Embryosackwand; in 20 Samen waren entweder gar keine oder winzig kleine, wenigzellige Embryonen zu finden und auch vom Endosperm höchstens Spuren.

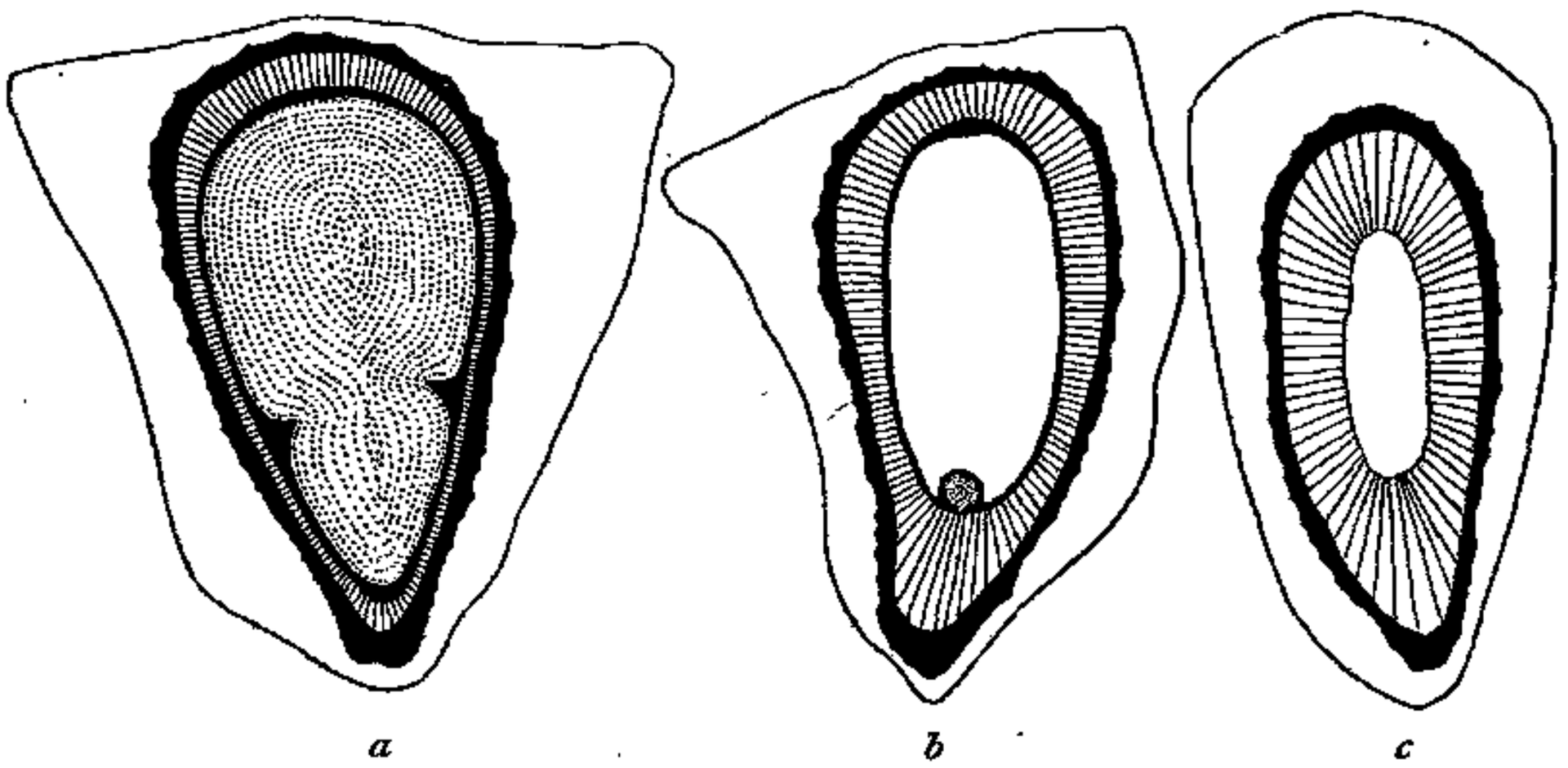


Fig. 15. O. Lamarckiana × Lamarckiana. Drei ziemlich reife Samen im Längsschnitt. *a* mit gesundem Embryo und gesundem Endosperm. *b* mit sehr kleinem kugeligem Embryo und dünner Endospermschicht. *c* ohne Embryo und ohne Endosperm. Embryo punktiert, Endosperm schwarz. Nuzellus schraffiert, Hartschicht der Samenschale schwarz.

An Mikrotomschnitten wurden diese drei Kategorien von Samen genauer untersucht (vgl. Textfig. 15). Die Samenschale ist überall ziemlich gleich entwickelt, nur die zweischichtige Hartzone an der Innenseite der Testa ist bei den ganz tauben Samen mitunter dünnwandiger als bei den übrigen. Vom Embryo und vom Endosperm sind in den ganz tauben Samen nur noch Spuren zu finden, das Nucellusgewebe ist immer angegriffen, mitunter zu einem großen Teil aufgelöst. In den Samen, die kleine kugelige Embryonen enthalten, ist eine großenteils einfache Schicht von Endospermzellen vorhanden, das Nucellusgewebe ist erhalten. Die vollkommen ausgebildeten Embryonen liegen in einer sehr dünnen, großenteils einfachen Schicht von Endosperm, sie haben also das Endosperm, das in früheren Stadien den Embryosack-

raum ausfüllte, zum größten Teil aufgezehrt; auch vom Nucellus ist nur noch eine wenige Zellen dicke Schicht erhalten.

O. Lamarckiana erzeugt also bei Selbstbestäubung tatsächlich kranke Samen. Die nicht normalen Embryonen und Endosperme bleiben auf mindestens zwei deutlich unterscheidbaren Stufen stehen. Um ein Verhungern der nicht normalen Embryosäcke kann es sich auch hier kaum handeln, weil die Testa sich vollkommen ausbildet. Die nicht zur Reife gelangenden Embryonen und Endosperme stellen also wohl Biotypen dar, die nicht entwicklungsfähig sind. Die tauben Samen beiderlei Art sind miteinander etwa doppelt so zahlreich als die gesunden. Wenn eine Mendel-Spaltung vorliegt, bei der die Heterozygoten sich normal entwickeln, die Homozygoten (wenigstens zum Teil) als taube Samen auftreten, dann ist demnach die untersuchte Linie von O. Lamarckiana mindestens doppelt heterozygotisch. Wäre sie monohybrid, so müßten gesunde und taube Samen ja in gleicher Zahl gebildet werden.

Zygotische Kombinationen, die nicht eigens für embryologische Untersuchung fixiert worden, waren nur als reife trockene Samen zu erhalten. Wenn solche untersucht werden sollten, war es zunächst nötig zu wissen, ob Kombinationen, die nach dem mikroskopischen Befund nur als gesunde Embryonen erscheinen, auch in den reifen Kapseln nur als gut ausgebildete Samen auftreten. Tatsächlich waren die Samen, die an O. biennis im Freien bei spontaner Bestäubung gebildet wurden, zum allergrößten Teil gut entwickelt und mit fertigem Embryo versehen. Doch fehlen sehr kleine, verschrumpfte Samen, noch kleiner als die tauben Samen von O. Lamarckiana × biennis, nicht vollständig. Sie sind von dem feinen Pulver der sterilen Samenanlagen, die man in allen Oenothera-Früchten findet, fast immer sicher zu unterscheiden, bedeutend größer, auch dunkler gefärbt, aber doch ganz flach und leicht. Vielleicht sind es befruchtungsfähige, aber unbefruchtet gebliebene Samenanlagen, die trotz dem Ausbleiben der Befruchtung etwas heranwachsen. Jedenfalls dürfen solche ganz kleinen Samen nicht zu den tauben mit früh absterbendem Embryo gezählt werden; allerdings ist es mitunter schwer, zwischen den beiden Kategorien eine sichere Grenze zu finden. Bei der Probe von O. biennis kamen auf 204 gute Samen 7 ganz kleine; große taube Samen fehlten. Bei spontan bestäubter O. muricata-Venedig kamen auf 308 gute Samen 27 sehr kleine. Bei der Kreuzung O. biennis × Lamarckiana wurden 263 gesunde Samen gezählt (die laeta und velutina geben müssen) und 10 ganz kleine, blasse. Das Ergebnis entsprach also, von den noch etwas zweifelhaften

ganz kleinen Samen abgesehen, der Erwartung, und demnach scheint es erlaubt, für Samen, die im reifen Zustand bei beträchtlicher Größe taub sind, Störung der Embryoentwicklung nach den oben geschilderten Mustern anzunehmen. Treten die tauben Samen in festen Zahlenverhältnissen auf, so läßt sich kaum etwas dagegen einwenden, daß man sie als die Repräsentanten bestimmter genotypischer Kombinationen ansieht.

Um verschiedenerlei Material vergleichen zu können, habe ich einige Vererbungsforscher, die Önotheren züchten, um Samen von O. Lamarckiana und von gewissen Bastardrassen gebeten. Den Herren Prof. de Vries, Dr. R. R. Gates und Dr. Heribert-Nilsson, die in der Lage waren meine Bitte zu erfüllen und mir in der liebenswürdigsten Weise reichliches Material zur Verfügung stellten, möchte ich auch hier meinen verbindlichsten Dank sagen. Herr Prof. de Vries teilte mir überdies mit, daß O. Lamarckiana nach seinen Erfahrungen gewöhnlich nur zu einem Drittel keimfähige und zu zwei Dritteln leere Samen habe und daß O. rubrinervis und nanella fast genau zur Hälfte keimen, während O. gigas und die wildwachsenden Arten fast zu 100% keimfähig seien.

Herr Heribert-Nilsson machte mich auf einen kurzen Bericht (1913) über seine neueren Züchtungsergebnisse aufmerksam, die für unsere Frage von der größten Wichtigkeit sind. Daß die weißnervigen Individuen von O. Lamarckiana, die sich von den rotnervigen auch im Habitus unterscheiden, in der Nervenfarbe bei Selbstbefruchtung konstant, also Homozygoten sind, hat Heribert-Nilsson schon früher (1912, pag. 100) mitgeteilt. Seitdem hat sich weiter herausgestellt, daß die rotnervigen Individuen bei Selbstbefruchtung immer Weißnerven abspalten; von 23 roten Linien haben alle Spaltung gezeigt. Die Rotnerven sind demnach immer Heterozygoten in bezug auf die Nervenfarbe und tragen das dominante Merkmal zur Schau. Von den Homozygoten sind nur die mit dem rezessiven Merkmal, die Weißnerven, lebensfähig; die mit dem Faktor für Rotnervigkeit doppelt ausgestatteten Individuen kommen nicht zur Entwicklung, sie werden auf irgend einem Stadium vor der Keimung eliminiert. Tatsächlich erfolgt die Spaltung in den meisten rotnervigen Linien nach 2:1, wodurch die Frage mit aller Bestimmtheit entschieden ist. Solche Fälle sind ja nicht mehr neu.

Was die Rotnerven betrifft, ist also ihre Heterozygotennatur schon bewiesen. Aber auch die in bezug auf die Nervenfarbe homozygotischen Weißnerven müssen in dem Faktor, der die Spaltung in laeta und velutina bedingt, heterozygotisch sein. Honing („Doppelnatur", pag. 261) gibt nämlich an, daß er aus 2jähriger O. Lamarckiana in F_1 Zwillinge

bekommen hat, und seine 2jährigen Individuen waren alle weißnervig. Die Zwillingsspaltung ist also von dem Faktor für Nervenfarbe unabhängig.

Nehmen wir den einfachsten Fall an, wie er nach den von de Vries und von Heribert-Nilsson beobachteten Spaltungszahlen ganz wohl vorliegen kann: Die Spaltung in laeta und velutina wird durch einen einzigen Faktor bedingt, ebenso wie die Nervenfarbe von einem einzigen Faktor abhängt. Dann ist die weißnervige O. Lamarckiana, weil sie wenigstens den Faktor für Nervenfarbe in homozygotischem Zustand besitzt, in den uns interessierenden Punkten monohybrid, die rotnervige ist dihybrid. Der laeta-velutina-Faktor ist immer in heterozygotischem Zustand vorhanden, als Ll; das L mag Symbol für laeta sein. Eine biennis × Lamarckiana-Zygote, die den Faktor L besitzt, wird laeta, eine andere, die aus dem Pollen von Lamarckiana den Faktor l erhält, wird velutina.

Der Faktor für Rotnervigkeit sei R, für Weißnervigkeit r, dann sind die Formeln der beiden durch die Nervenfarbe unterschiedenen Formen: Rotnervig Rr Ll, weißnervig rr Ll. Lebensunfähig sind alle Zygoten mit den homozygotischen Faktoren RR, LL, ll.

Die Weißnerven geben bei Selbstbefruchtung:

1 rr LL + 2 rr Ll + 1 rr ll,

sie müssen also zur Hälfte gesunde und zur Hälfte taube Samen bringen.

Die dihybriden Rotnerven spalten auf 16 Individuen in

4 Rr Ll
2 rr Ll
2 Rr LL
2 Rr ll
2 RR Ll
1 RR LL
1 RR ll
1 rr LL
1 rr ll.

Lebensfähig sind nur die beiden ersten Gruppen. In diesen sind die Rotnerven doppelt so zahlreich wie die Weißnerven, wie Heribert-Nilsson es gefunden hat. Die gesunden Samen miteinander müssen zu den tauben im Verhältnis von 6 : 10 stehen, und das ist ungefähr das Verhältnis 1 : 2, das de Vries im allgemeinen beobachtet hat (vgl. oben).

Die Auszählung der gesunden und der tauben Samen war bei den meisten Materialien viel schwieriger als bei der Kreuzung O. Lamarckiana × biennis. Große Samen sind oft taub, sehr kleine Samen können einen fertig entwickelten Embryo einschließen; das ist ein weiterer Beweis dafür, daß die tauben Samen kranke und nicht etwa ungenügend ernährte Embryonen enthalten. Für O. Lamarckiana z. B. kann aus diesem Grund die Spaltung nicht makroskopisch in der Weise vorgezeigt werden, wie es für die Kreuzung O. Lamarckiana × biennis möglich war (vgl. pag. 130). Um nicht alle keimfähigen Samen der Untersuchung zu opfern, wurden entweder die Samen zunächst zur Keimung ausgelegt und erst die nichtgekeimten geöffnet, oder es wurden nur Proben des Materials Stück für Stück geöffnet, oder es wurden bei leichter zu beurteilenden Materialien nur die verdächtigen Samen geöffnet. Das Ergebnis der Zählungen gibt die folgende Tabelle. Ein Fragezeichen hinter der Zahl der gesunden Samen bedeutet, daß nicht alle geöffnet wurden, daß also noch taube Samen darunter sein können. Die ganz kleinen Samen (vgl. pag. 135) wurden so gut es ging ausgeschieden und sind in der Tabelle nicht aufgeführt.

Tabelle 1.

Material	Herkunft	Gute Samen	Taube Samen	Theoretische Zahlen	Mittlerer Fehler	Spaltungsverhältnis
1. Lamarckiana . . .	de Vries	109	151	97,5 : 162,5	± 7,8	6 : 10
2. Lam. 71 A, weißnervig	H.-Nilsson	62	62	62 : 62		2 : 2
3. Lam. 71 B, rotnervig	„	34	68	38,25 : 63,75	± 4,89	6 : 10
4. Lam. 75 A, weißnervig	„	22	75	24,25 : 72,75	± 4,27	1 : 3
5. Lam. 75 B, rotnervig	„	30	65	35,625 : 59,375	± 4,72	6 : 10
6. Lamarckiana . . .	München	25	41	24,75 : 41,25		6 : 10
7. nanella	de Vries	117	133	125 : 125	± 7,91	2 : 2
8. rubrinervis	„	140	130	135 : 135	± 8,16	2 : 2
9. suaveolens	„	97	103	100 : 100	± 7,07	2 : 2
10. gigas	„ 1908	47	7			
11. gigas	„ 1910	88	33			
12. Kombin. 7, 22 A . .	H.-Nilsson	77?	0			
13. Kombin. 7, 25 A . .	„	154?	2			

Das nach dem oben gesagten für weißnervige O. Lamarckiana zu erwartende Verhältnis 1 : 1 findet sich tatsächlich bei Nr. 3 der Linie 71 A von Heribert-Nilsson. Auch die beiden rotnervigen Linien 71 B und 75 B zeigen ungefähr das erwartete Spaltungsverhältnis 6 : 10. Die weißnervige Linie 75 A dagegen, eine Schwesterlinie von 75 B (so wie 71 A und B Schwesterlinien, d. h. aus einem selbstbefruchteten rot-

nervigen Exemplar hervorgegangen sind), hatte nur etwa ein Viertel gute Samen. Hier muß also eine Komplikation vorliegen, die in der zugehörigen rotnervigen Linie sich nicht manifestiert hat; verständlicher wäre es, wenn die rotnervige Schwesterlinie noch weniger als 25 % gute Samen hätte. Die beiden anderen Materialien von Lamarckiana, deren Nervenfarbe nicht bekannt ist (Nr. 1 und 6), spalten etwa im Verhältnis 6 : 10. — Die Abweichung der gefundenen von den theoretisch erwarteten Zahlen ist bei Nr. 1 und 5 beträchtlich. Ob das der Ausdruck einer komplizierteren Heterozygotie ist, müssen weitere Studien ergeben.

Nach der obenerwähnten brieflichen Mitteilung von Herrn Prof. de Vries dürfte das Spaltungsverhältnis 6 : 10, das zu 37,5% gesunder Samen führt, bei O. Lamarckiana am häufigsten vorkommen. In der Literatur sind nur Angaben über Keimprozente zu finden, die natürlich in der uns interessierenden Frage wichtige Fingerzeige geben, aber die Feststellung des Zahlenverhältnisses zwischen vollentwickelten und tauben Samen nicht ersetzen können, weil die gesund erscheinenden Samen oft nicht alle keimen. Honing („Untersuchungen", 1911) hat die Keimprozente bei verschiedenen Formen bestimmt und dabei beobachtet, daß die nicht keimenden Samen größtenteils keinen guten Kern hatten. Er gibt die Keimprozente für eine Anzahl Individuen von O. Lamarckiana und jeweils für Gruppen von je 5 Früchten getrennt (pag. 79, Tabelle VI). Unter der noch zu prüfenden Voraussetzung, daß das Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen für jedes Individuum konstant ist, halten wir uns jeweils an die höchste bei einem Individuum gefundene Keimzahl. Diese höchsten Keimprozente sind für 9 Pflanzen: 33, 36, 38, 43, 44, 35, 33, 41, 31. Weil nur die vollentwickelten Samen keimen können und auch diese nicht notwendig alle keimen müssen, dürfen wir annehmen, daß Honing sicher kein Exemplar mit nur 25% guter Samen, sicher mehrere Individuen mit mehr als 37,5%, also wohl mit 50% guter Samen, und wahrscheinlich kein Individuum mit mehr als 50% guter Samen in Händen gehabt hat. Es können also Linien gewesen sein, die teils nach 2 : 2 und teils nach 6 : 10 spalteten.

Unter den tauben Samen lassen sich bei O. Lamarckiana gewöhnlich mindestens zwei Typen wohl unterscheiden, solche mit kleinem, bei schwacher Vergrößerung sichtbarem Embryo und vielzelligem Endosperm, und andere mit winzigen Spuren von Embryo und Endosperm (vgl. oben pag. 134). Diese beiden Typen traten bei einigen Materialien in ziemlich genau gleichen Zahlen auf. Unter 93 tauben Samen der O. Lamarckiana von de Vries waren 45 mit kleinem Embryo und

48 ohne Embryo, von den zuerst mit der Hand geschnittenen Samen des Münchener Materials waren 20 ohne Embryo und 21 hatten einen knopfförmigen Embryo. Wahrscheinlich entsprechen diese beiden Typen zwei verschiedenen Gruppen von Faktorenkombinationen. Sogar innerhalb der beiden Typen scheinen bei sorgfältiger Beobachtung weitere Unterteilungen möglich. Bei einzelnen Materialien waren die kleinen Embryonen teils kugelig, teils beträchtlich größer und zweilappig; so bei der weißnervigen Linie 72 A; leider ist hier bei einem Teil der tauben Samen die Beschaffenheit des Embryo nicht festgestellt worden. An den Mikrotomschnitten von dem frei bestäubten Münchener Material ist in den ganz schlechten Embryosäcken die Zellenzahl im Embryo und besonders im Endosperm ziemlich verschieden. Vielleicht sind auch hier an reichlichem Material verschiedene Typen in festen Zahlenverhältnissen zu unterscheiden. Unter recht günstigen Umständen könnte man also vielleicht die ausfallenden Kombinationen des Schemas auf pag. 137 mit bestimmten Hemmungsformen des Embryosackes identifizieren. Dazu sind aber Individuen von sorgfältig analysiertem Genotypus nötig.

Genau gleich viel gute und taube Samen haben dann die Mutanten nanella und rubrinervis; sie besitzen also, wie die weißnervigen Lamarckiana-Linie 72 A, nur einen Faktor, der homozygotisch nicht realisiert werden kann. Daß sie in gesunde und taube Samen spalten, stimmt mit dem regelmäßigen Vorkommen der laeta-Spaltung in ihren Kreuzungen überein (de Vries 1913, pag. 195, 218). Wie diese beiden Mutanten verhält sich in den Erzeugung tauber Samen die O. suaveolens Desf., die Herr Prof. de Vries im vergangenen Jahr (1913) im Forst von Fontainebleau gesammelt hat. Von dieser Art, die nach brieflicher Mitteilung von Herrn Prof. de Vries mit O. grandiflora Ait. nicht identisch ist, sind also bei der Kreuzung mit den älteren Arten in F_1 auch zwei Formen zu erwarten. Daß O. grandiflora bei Kreuzung mit O. biennis und muricata Zwillinge gibt, hat Davis (vgl. de Vries 1913, pag. 297) gefunden; das Davis'sche Material wäre also auch auf taube Samen zu prüfen.

Bei O. gigas, die de Vries als sehr seltene Mutante aus O. Lamarckiana erhalten hat, sind taube Samen seltener als bei O. Lamarckiana; bei Nr. 10 sind 13%, bei Nr. 11 etwa 27% taube Samen gefunden worden. Der Riesentypus Kombination 7 von Heribert-Nilsson (1912, pag. 132) erweist sich insofern sehr gigas-ähnlich, als er sicher sehr wenig taube Samen bringt, sogar noch weniger als O. gigas. In der Linie 22 A ist kein schlechter Same gefunden worden, in 22 B sehr wenige. Wie alles das zu

deuten ist, darüber läßt sich erst reden, wenn die Kreuzungen zwischen O. gigas und den anderen Arten, besonders die mit O. Lamarckiana, auf das Vorkommen tauber Samen geprüft sind.

Wenn O. Lamarckiana mit einer der Mutanten gekreuzt wird, entstehen meistens in F_1 Zwillinge. Diese Mutanten geben selber bei Kreuzung mit den älteren Arten Zwillinge, und von nanella und rubrinervis wissen wir schon, daß sie bei Selbstbefruchtung zur Hälfte taube Samen bringen. Sie sind also im laeta-Faktor heterozygotisch wie die Stammart Lamarckiana, und wenn sie mit dieser verbunden werden, ist die Kreuzung in Beziehung auf den laeta-Faktor identisch mit einer Selbstbefruchtung. Es ist demnach zu erwarten, daß bei diesen Kreuzungen die Zygoten mit LL und ll ausgeschaltet werden, daß also taube Samen zu finden sind. Dasselbe gilt für die Kreuzungen zwischen den Mutanten. Die Zwillinge, die bei all diesen Kreuzungen auftreten (z. B. Lamarckiana und nanella aus Lamarckiana × nanella oder reziprok, Lamarckiana und rubrobusta aus Lamarckiana × rubrinervis oder reziprok), haben demnach mit der laeta-velutina-Spaltung nichts zu tun, weil sie jeweils beide im laeta-Faktor heterozygotisch sind. Wir werden unten auf sie zurückkommen.

Die Berücksichtigung etwa auftretender tauber Samen wird in Zukunft bei den Önotheren nicht mehr versäumt werden dürfen. Besonders interessant wird es z. B. sein, zu erfahren, wie O. scintillans sich bei Selbstbefruchtung verhält. Sie zeigt bei Kreuzungen, wie muricata × scintillans, die Spaltung in laeta und velutina (de Vries 1913, pag. 260), ist also im laeta-Faktor heterozygotisch. Außerdem spaltet sie bei Selbstbefruchtung in Lamarckiana, scintillans und oblonga (pag. 257), ist also noch in mindestens einer weiteren Einheit dauernd heterozygotisch. Weiter liefert die Kreuzung scintillans × biennis-Chicago neben laeta und velutina auch scintillans (pag. 261). Endlich spaltet scintillans × biennis in scintillans und eine Bastardrasse, die mit Lamarckiana × biennis übereinstimmt (pag. 261); diese letztere entspricht, wie auseinandergesetzt wurde, einer velutina, bei der zuletzt genannten Kreuzung wäre also die fehlende laeta in Form von tauben Samen aufzusuchen. Ebenso ist der Drilling scintillans neben der laeta und der velutina in der Kreuzung muricata × scintillans zu suchen.

O. biennis × oblonga gibt in F_1 nur velutina, die laeta fehlt. Die Unterdrückung des zweiten Bastardtypus dürfte aber erst nach der Zygotenbildung erfolgen, denn die reziproke Kreuzung hat einmal Zwillinge ergeben (de Vries 1913, pag. 266 und 267).

Die Mutante brevistylis gibt bei Kreuzung mit O. Lamarckiana eine monotype F_1-Generation, die der O. Lamarckiana gleicht und bei Selbstbefruchtung regelrecht mendelt, in drei Viertel Lamarckiana und ein Viertel brevistylis spaltet (de Vries z. B. 1903, pag. 429). Die Zwillingsbildung in F_1 scheint also zu fehlen, es bleibt aber zu prüfen, ob nicht taube Samen vorkommen, und wenn ja, ob sie zu 50% oder zu 75% auftreten.

Das sind nur ein paar Beispiele aus dem riesigen von de Vries gesammelten Material, in denen von der Aufsuchung der tauben Samen klärende Aufschlüsse zu erwarten sind. Es ist kaum zu bezweifeln, daß die jetzt sehr schwer zu übersehenden, außerordentlich mannigfaltigen Vererbungsverhältnisse in der Gattung Oenothera wesentlich einheitlicher erscheinen werden, wenn man auf die ausgeschalteten Zygoten achtet.

Natürlich könnte es auch zygotische Kombinationen geben, die wohl bis zu fertigen Embryonen sich entwickeln, aber dann nicht zu keimen vermögen. Man sieht ja verhältnismäßig selten alle vollentwickelten Samen von Önotheren keimen. Nach Honing („Untersuchungen“, pag. 79) ist aber die Keimfähigkeit der Samen für ein Individuum nicht konstant; das Keimprozent pflegt verschieden zu sein je nach dem Ort der Frucht in der Ähre, während wir das Verhältnis zwischen vollausgebildeten und tauben Samen schon jetzt, vor der natürlich notwendigen Prüfung reicheren Materials, mit großer Wahrscheinlichkeit für konstant halten dürfen. Das größte bei einem Individuum gefundene Keimprozent ist deshalb höchstens gleich der Prozentzahl der aus genotypischer Ursache durchaus lebensfähigen Samen, aus Früchten mit geringerer Keimkraft bleibt also eine Anzahl „genotypisch gesunder“ Samen ungekeimt. Diese Unsicherheit der Keimung läßt die Aussicht, Kombinationen aufzufinden, die erst bei der Keimung versagen, sehr gering erscheinen.

Dagegen ist zu erwarten, daß auch in anderen Gattungen das Mißlingen von Kreuzungen gelegentlich in ähnlicher Weise zustande kommt wie bei O. muricata-Venedig × biennis. Baur hat, ohne einen sicheren Fall zu kennen, diese Vermutung schon geäußert (1911, pag. 221). Es gibt da wohl allerhand einfache, lohnende Aufgaben für zytologische Untersuchung.

Bei Gärtner (1849, pag. 93ff.) finden sich in dem Kapitel „Von der unvollkommenen Bastardbefruchtung“ zahlreiche Fälle angegeben, in denen der Same nach der Bestäubung mehr oder weniger weit sich entwickelt, ohne einen keimfähigen Embryo einzuschließen. Die oben

von Önotheren beschriebenen Erscheinungen entsprechen dem, was Gärtner „täuschende Befruchtung (Fructificatio erronea)“ nennt (pag. 99): „Die Frucht ist meist normal ausgebildet und enthält neben vielen staubartig vertrockneten Eichen und vielen tauben auch, dem Anschein nach, vollkommene Samen mit einem medullosen Kern, welcher aber keinen Embryo einschließt.“ Unter den Formen, von denen diese Art der Bastardsamenbildung bekannt ist, nennt Gärtner verschiedene Arten von Oenothera, nämlich: O. Fraseri × fructicosa, Fraseri × glauca, fructicosa × pumila, grandiflora × nocturna, grandiflora × rosea (pag. 100). Die Verschiedenheit in der Ausbildung der Samen innerhalb einer und derselben Frucht, von der Gärtner wiederholt (z. B. auch pag. 101) spricht, kann ganz wohl eine Erscheinung fluktuierender Variabilität sein, ist aber vielleicht auch gelegentlich auf Heterozygotie der verwendeten Materialien zurückzuführen. Selten gelingende Kreuzungen, die nur dann und wann einige keimfähige Samen liefern, sind wohl nach dieser Richtung noch zu prüfen.

c) Die Mutabilität der O. Lamarckiana.

Die Mutationen in der Gattung Oenothera beruhen nach de Vries (1913, pag. 15, 281, 333) zur Hauptsache auf einer Zustandsänderung gewisser Faktoren (Pangene). Die Erbeinheiten sind in nicht mutabeln Formen in zwei Lagen oder Zuständen vorhanden, nämlich aktiv oder inaktiv (homozygotisch an- oder abwesend). Bei mutabelen Formen kommt dazu eine dritte Lage, die labile, im Gegensatz zu den beiden stabilen. Im Phänotypus manifestiert sich ein labiler Faktor gerade so wie ein aktiver. Wenn die labile Lage in eine stabile übergeht, so tritt Mutation ein. Die Entstehung der zwergigen O. nanella z. B. aus O. Lamarckiana ist darauf zurückzuführen, daß das in Lamarckiana labile Gen für hohe Statur inaktiv wird. Nanella kann, weil der Staturfaktor stabil geworden ist, in Beziehung auf die Statur nicht mehr mutieren. Bei der Mutation der O. Lamarckiana in rubrinervis wird das labile Gen für Festigkeit des Stengels inaktiv, der Stengel damit spröde, und zugleich wird der Staturfaktor im umgekehrten Sinn wie bei nanella verändert, er wird aktiv, so daß rubrinervis keine Zwerge hervorbringen kann.

Der labile Zustand eines Faktors äußert sich vor allem bei Kreuzungen. Wird O. Lamarckiana z. B. mit nanella verbunden, so treten schon in der ersten Generation Zwerge neben hochstengeligen Pflanzen auf; mitunter sind beide etwa gleich zahlreich. Der labile Faktor scheint also zwischen dem aktiven und dem inaktiven Zustand

zu schwanken. Das Ergebnis einer solchen „Mutationskreuzung“ ist somit ein ganz anderes als das einer Kreuzung zwischen zwei Formen, die das betreffende Gen alle beide in stabilem Zustand besitzen. Z. B. ist die Kreuzung muricata × nanella und ebenso rubrinervis × nanella in F_1 in der Statur einförmig, Zwerge werden erst in F_2 (bei Selbstbefruchtung der F_1) abgespalten. Die Spaltung in der ersten Generation („alternative Vererbung“ nach Gates 1911, pag. 371) ist das wichtigste Kennzeichen labiler Faktoren. Dazu kommt, daß ein labiler Faktor die Spaltbarkeit nur dann zeigen soll, wenn der zur Kreuzung verwendeten Art das betreffende aktive Spaltungsvermögen innewohnt; doch diesen Punkt haben wir schon erledigt (pag. 133).

De Vries weist selbst darauf hin (1913, pag. 283), daß das Verhalten eines labilen Faktors bei Kreuzung mit dem eines heterozygotischen, mendelnden übereinstimmt. Nehmen wir an, O. Lamarckiana sei im Staturfaktor heterozygotisch, nanella sei ein homozygotischer absence-Typus, so muß die erste Generation der Kreuzung zur Hälfte aus hohen Individuen und zur Hälfte aus Zwergen bestehen. Aber der grundlegende Unterschied zwischen einer mutabelen und einer heterozygotischen Form soll in dem Verhalten bei Selbstbefruchtung bestehen: die heterozygotische spaltet neben Heterozygoten Plus- und Minus-Homozygoten ab, die mutable Form dagegen mit ihrem labilen Gen bleibt zur Hauptsache konstant, nur ganz selten springt eine Mutante ab, in der das labile Gen nach der positiven oder nach der negativen Seite stabil geworden ist.

Als labil betrachtet nun de Vries in O. Lamarckiana auch den laeta-Faktor. Denn bei Kreuzung mit den älteren Arten entstehen in der F_1-Generation laeta und velutina nebeneinander, während bei Selbstbefruchtung nie Abspaltung von solchen Formen eintritt, welche die laeta- oder die velutina-Eigenschaften rein (stabil, homozygotisch) zur Schau trügen. De Vries identifiziert auch keine seiner Mutanten mit einer solchen reinen laeta-, velutina-, densa- oder laxa-Form. Er sagt, daß die laeta- und densa-Eigenschaften „zwar bei Kreuzungen zu unmittelbaren Spaltungen Veranlassung geben, aber, soweit bekannt, bis jetzt noch nicht durch Mutation neue Arten haben auftreten lassen“ (1913, pag. 334).

Von diesem laeta-Faktor glauben wir aber jetzt zu wissen, daß er bei Selbstbestäubung der Formen, die ihn besitzen, zu einfacher Mendel-Spaltung führt; nur weil die beiderlei Homozygoten regelmäßig zugrunde gehen, ist das bisher übersehen worden. Es ist also wahrscheinlich, daß der laeta-Faktor in O. Lamarckiana und ihren

Mutanten in heterozygotischem Zustand vorhanden ist und nicht etwa in einem irgendwie davon verschiedenen.

Schwieriger als die laeta-Spaltung ist das Auftreten der Mutanten auf Heterozygotie und Mendel-Spaltung zurückzuführen. Daß der Versuch nicht aussichtlos erscheint, hat Heribert-Nilsson (1912, pag. 193, 200) dargetan. Hier soll nur auf einen Punkt hingewiesen werden. Bei der laeta-Spaltung besteht zwischen dem Ergebnis der meisten Kreuzungen und dem der Selbstbefruchtung insofern gute Übereinstimmung, als wir auf beiden Wegen Spaltungszahlen erhalten, die für einfache Heterozygotie der O. Lamarckiana in der betreffenden Eigenschaft sprechen. Weniger klar liegen die Verhältnisse z. B. für die Beurteilung der nanella-Eigenschaften. Werden O. Lamarckiana und nanella miteinander gekreuzt, so erscheinen in der F_1-Generation im Mittel ungefähr ein Viertel Zwerge (genauer 21%, vgl. Mutationstheorie II, 411). Das Mutationsprozent an nanella war für die benutzten Lamarckiana-Pflanzen etwa 1% (ebenda, pag. 408), während man unter der allereinfachsten Annahme, von dem Ergebnis der Kreuzung ausgehend, bei Selbstbefruchtung der O. Lamarckiana etwa $^1/_{16}$, d. h. ungefähr 6% Zwerge erwarten möchte. Doch wird sich der scheinbare Widerspruch wohl lösen lassen. Es ist auch nicht zu vergessen, daß die an entwickelten Nachkommen ermittelten Zahlenverhältnisse nur dann ganz zuverlässig sind, wenn sämtliche fertig ausgebildeten Samen keimen. Durch verschiedenes Keimungsvermögen der differenten Formen können die Zahlenverhältnisse ja weit gefälscht werden.

d) Die angebliche Konstanz der Artbastarde.

Zum Schluß müssen wir noch einmal zu dem Ausgangspunkt der Untersuchung zurückkommen. In keinem der untersuchten Fälle ist Merogonie beobachtet worden, und jetzt ist darauf hinzuweisen, daß die experimentellen Voraussetzungen, auf die Goldschmidt seine Hypothese von der Merogonie gründete, auch gar nicht gegeben sind. Die fraglichen einfachen Bastarde sind nicht konstant, und die doppeltreziproken Bastarde kehren nicht rein zum Typus des einen Elters, des „peripherischen", zurück.

Baur hat gegenüber den Angaben von de Vries schon 1911 (pag. 219) hervorgehoben, daß er den Bastard O. muricata × biennis in F_2 nicht einheitlich gefunden hat. Darauf weist er auch bei der Besprechung von Goldschmidt's Merogonie-Arbeit hin (Zeitschr. f. ind. Abstammungslehre 1913, Bd. IX, pag. 136); die beobachteten Unterschiede lagen „vor allem in der Blütengröße und -form". Honing

(„Doppelnatur", pag. 234) findet, daß bei O. (biennis × rubrinervis) laeta die dritte und die vierte Generation untereinander und von der ersten deutlich verschieden waren. In der dritten Generation war „von der Mutterpflanze, O. biennis, nichts mehr herauszufinden". Die vierte Generation „sah nicht wie eine laeta aus, die Blätter waren schmal, sogar schmäler als von O. rubrinervis selbst." Es sind also auch vegetative Charaktere, nicht bloß Blütenmerkmale, in denen die Konstanz fehlt. Auch „die laeta und velutina aus O. muricata × Lamarckiana sind in erster Generation nicht zu vergleichen mit denselben in dritter und fünfter Generation" (pag. 235). Ebenso berichtet de Vries in seinem neuen Buch (1913) mehrfach, daß die Bastardrassen in F_2 in der Blütengröße mehrförmig sind, wenn sie ihm auch in den vegetativen Organen konstant erscheinen. Z. B. treten bei laeta und velutina in F_2 „deutlich zwei Typen auf, deren einer doppelt so große Blüten hat als der andere" (pag. 127).

Auch in den doppeltreziproken Bastarden betrifft die Ausschaltung des „zentralen" Elters nicht alle Eigenschaften, nämlich nicht die Größe und Form der Kronblätter. Bei O. (cruciata × biennis) × (biennis × cruciata) waren die Petalen bei acht Exemplaren rein linealisch, wie bei der cruciata, bei 22 „mehr oder weniger verbreitert und verrieten somit den Einfluß von O. biennis deutlich" (de Vries 1913, pag. 98). Bei O. (Hookeri × biennis) × (biennis × Hookeri) schwankte die Größe der Blumenblätter zwischen 1,5 cm und 3 cm (pag. 99), und zwar bestanden diese Unterschiede zwischen den Individuen, nicht etwa zwischen den Blüten eines und desselben Individuums.

Nach der Entdeckung der tauben Samen bei der Kreuzung O. Lamarckiana × biennis war mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die anscheinende weitgehende Konstanz der selbstbefruchteten Artbastarde durch die Eliminierung gewisser Zygoten zustande kommt. Ich habe mir deshalb außer den schon beschriebenen Materialien auch Samen von solchen Bastardrassen erbeten. Das Ergebnis einiger Zählungen folgt in der Tabelle 2.

Die Bastarde zwischen O. biennis und muricata geben also bei Selbstbestäubung 50% taube Samen. Der Bastard O. Lamarckiana × biennis hat gar nur 7,6—15% gute Samen. Wie die in den tauben Samen vorliegenden zygotischen Kombinationen zu deuten sind, kann eingehende hybridologische Analyse vielleicht einmal zeigen. Die gigas-Formen scheinen sich wieder abweichend zu verhalten, insofern als die untersuchte Kreuzung sicher sehr wenig taube Samen bringt; unter 27 zum Keimen ausgelegten Samen war kein tauber, unter 185 Samen,

Tabelle 2.

Material	Herkunft	Gute Samen	Taube Samen	Theoretische Zahlen	Mittlerer Fehler	Spaltungsverhältnis
1. biennis × muricata, F_3 .	de Vries	48	46	47 : 47		2 : 2
2. biennis × muricata, F_4 .	„	34	26	30 : 30	± 3,87	2 : 2
3. muricata × biennis, F_2 .	„	39	51	45 : 45	± 4,7	2 : 2
4. muricata × biennis, F_3 .	„	38	40	39 : 39		2 : 2
5. Lamarckiana × biennis, F_2, 56/8	Her.-Nilsson	38	217			
6. Lamarckiana × biennis, F_3, 50/25	„	17	208			
7. Komb. 7 × gigas, F_1, 24	„	27	0			

von denen 9 als verdächtig geöffnet wurden, fand sich ein ganz tauber und ein zweifelhafter Same.

Heribert-Nilsson hält es nach dem ihm vorliegenden Material für möglich (pag. 187), „daß die von de Vries verfochtene Konstanz (der Oenothera-Bastarde) nur eine Durchschnittskonstanz ist, aus dem Grunde nämlich, weil die Differenzen zwischen den Arten zum größten Teil quantitativer Natur sind, weshalb auch die Spaltung eine graduelle wird“. Wir können jetzt noch weiter gehen. Es gibt nicht einmal eine Durchschnittskonstanz. Der „konstante“ Bastard O. Lamarckiana × biennis spaltet ja dauernd qualitativ stark abweichende, nämlich ganz lebensunfähige Kombinationen ab. De Vries selber hat zahlreiche Bastardrassen erzogen, die in einem Teil ihrer Nachkommenschaft immer in zwei oder mehr Typen spalten, wie z. B. O. (biennis-Chicago × Lamarckiana) laxa, die dauernd atra abspaltet (1913, pag. 151); wie O. (nanella × Hookeri) laeta, die in laeta und velutina spaltet, und O. (nanella × Hookeri) velutina, die in konstante velutina, in spaltende velutina und in Zwerge spaltet (1913, pag. 228), und dieses Verhalten wird sich wohl als weitverbreitet herausstellen, wenn man bei den konstant erscheinenden Bastarden nach früh ausgeschalteten Zygoten sucht.

Die scheinbar konstanten Bastardrassen zwischen O. biennis und muricata sind wohl auch nicht bedeutungslos für das Problem der O. Lamarckiana. Sie zeigen, daß durch Verbindung zweier vollkommen fertiler Arten heterozygotische Konstruktionen entstehen können, die unter Zygotenausschaltung dauernd heterozygotisch bleiben. Damit hat die Vermutung, die O. Lamarckiana sei durch Kreuzung hervorgebracht, eine neue Stütze gefunden.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Bei den untersuchten Artkreuzungen findet normale doppelte Befruchtung statt. Die Chromosomenzahl im Embryo und im Endosperm ist 14. Die untersuchten Verbindungen sind: Oenothera biennis × muricata, muricata × biennis, biennis × Lamarckiana, Lamarckiana × biennis.

2. Die Kreuzungen O. biennis × muricata und biennis × Lamarckiana geben lauter gesunde Samen.

3. Die Kreuzung O. muricata-Venedig × biennis liefert kranke Embryonen und Endosperme, die beide sehr früh in der Entwicklung stehen bleiben; die Testa der tauben Samen bildet sich ziemlich normal aus. Das Taubwerden der Samen scheint kein Verhungern, sondern genotypisch bedingt zu sein.

4. Die Kreuzung Lamarckiana × biennis gibt zur Hälfte gesunde und zur Hälfte taube Samen. Es treten also wie bei der reziproken Kreuzung Zwillingsbastarde auf, von denen aber nur ein Typus, wohl der mit der velutina-Form vergleichbare, sich entwickelt, während der andere, der laeta-Form entsprechende, auf sehr frühem Stadium zugrunde geht.

5. O. Lamarckiana gibt bei Selbstbefruchtung mindestens zur Hälfte taube Samen. Diese stellen die im laeta-velutina-Faktor homozygotischen Kombinationen dar. O. Lamarckiana erhält sich auf diese Weise dauernd in heterozygotischem Zustand und vermag deshalb bei Kreuzung mit O. biennis und anderen Arten in der ersten Generation immer zwei Bastardtypen, gewöhnlich laeta und velutina, zu liefern. Die Bildung der Zwillingsbastarde ist demnach eine einfache Mendel-Spaltung.

6. Die Mutanten O. nanella und rubrinervis erzeugen ebenfalls 50% taube Samen. Sie sind im laeta-velutina-Faktor dauernd heterozygotisch und geben deshalb bei Kreuzung mit O. biennis usw. Zwillingsbastarde.

7. O. gigas erzeugt weit über 50% gesunde Samen.

8. Von wildwachsenden Arten bringt O. suaveolens bei freier Bestäubung zur Hälfte gesunde und zur Hälfte taube Samen. O. biennis und O. muricata haben lauter gesunde Samen.

9. Die konstant erscheinenden Bastardrassen O. biennis × muricata, muricata × biennis, Lamarckiana × biennis spalten bei Selbstbefruchtung dauernd (mindestens bis zur dritten bzw. vierten Generation) taube Samen ab, sind also in Wirklichkeit nicht konstant, vielmehr dauernd spaltende Heterozygoten wie O. Lamarckiana.

10. Die in den Sätzen 3, 4, 5, 6, 9 ausgesprochene Deutung der tauben Samen wird aufgestellt für den Fall, daß das Verhältnis zwischen tauben und gesunden Samen bei umfangreicheren, schon in die Wege geleiteten Studien an genotypisch einheitlichem Material sich als konstant erweist.

Botanisches Institut München-Nymphenburg,
28. Februar 1914.

Zitierte Literatur.

Baur, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1911.

Gärtner, Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart 1849.

Gates, Studies on the variability and hereditability of pigmentation in Oenothera. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre 1911, Bd. IV, pag. 337.

Geerts, Beiträge zur Kenntnis der Zytologie und der partiellen Sterilität von Oenothera Lamarckiana. Rec. trav. bot. Néerland. 1909, Bd. V, pag. 91.

Goldschmidt, Die Merogonie der Oenothera-Bastarde und die doppeltreziproken Bastarde von de Vries. Archiv f. Zellforschung 1912, Bd. IX, pag. 331.

Heribert-Nilsson, Die Variabilität der Oenothera Lamarckiana und das Problem der Mutation. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 1912, Bd. VIII, pag. 89.

Ders., Oenothera-problemet. Svensk bot. Tidskrift 1913, Bd. VII, pag. 1.

Honing, Die Doppelnatur der Oenothera Lamarckiana. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre 1911, Bd. IV, pag. 227.

Ders., Untersuchungen an Oenothera-Früchten und Samen. Rec. trav. bot. Néerland. 1911, Bd. VIII, pag. 65.

Modilewski, Zur Embryobildung von einigen Onagraceen. Ber. d. Deutschen Botanischen Gesellschaft 1909, Bd. XXVII, pag. 287.

Strasburger, Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechtes, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Histolog. Beiträge, Heft 7. Jena 1909.

Tischler, Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermenfrüchten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1913, Bd. LII, pag. 1.

De Vries, Die Mutationstheorie, Bd. I 1901, Bd. II 1903. Leipzig.

Ders., Über doppeltreziproke Bastarde von Oenothera biennis L. und O. muricata L. Biolog. Zentralbl. 1911, Bd. XXXI, pag. 97.

Ders., Gruppenweise Artbildung. Berlin 1913.

Figurenerklärung zu Tafel XII und XIII.

Die Figuren sind mit Zeiss-Apochromat 2 mm und Komp.-Okular 18 gezeichnet.

Fig. 1 und 2. O. biennis × muricata-Süddeutschland. 1 Metaphase, 2 Prophase aus einem älteren Embryo.

Fig. 3—10. O. biennis × muricata-Venedig.

Fig. 3. Befruchtetes Ei in früher Prophase.
Fig. 4. Ebenso in später Prophase.
Fig. 5. Metaphase im Ei, schräg durchschnitten; nicht etwa Anaphase.
Fig. 6. Zweite Mitose im Embryo, Metaphase.
Fig. 7. Spindel im befruchteten Ei, Metaphase.
Fig. 8. Zweite Mitose im Embryo, Prophase; nach einem nicht durchschnittenen Kern gezeichnet.
Fig. 9. Zweikerniger Embryo. Kerne „in Degeneration".
Fig. 10. Zweizelliger Embryo. Kerne ebenso, mit sehr unregelmäßig geformten Nukleolen.

Fig. 11. O. biennis × muricata-Süddeutschland. Schlecht fixierte Prophase aus einem etwa 20zelligen Embryo.

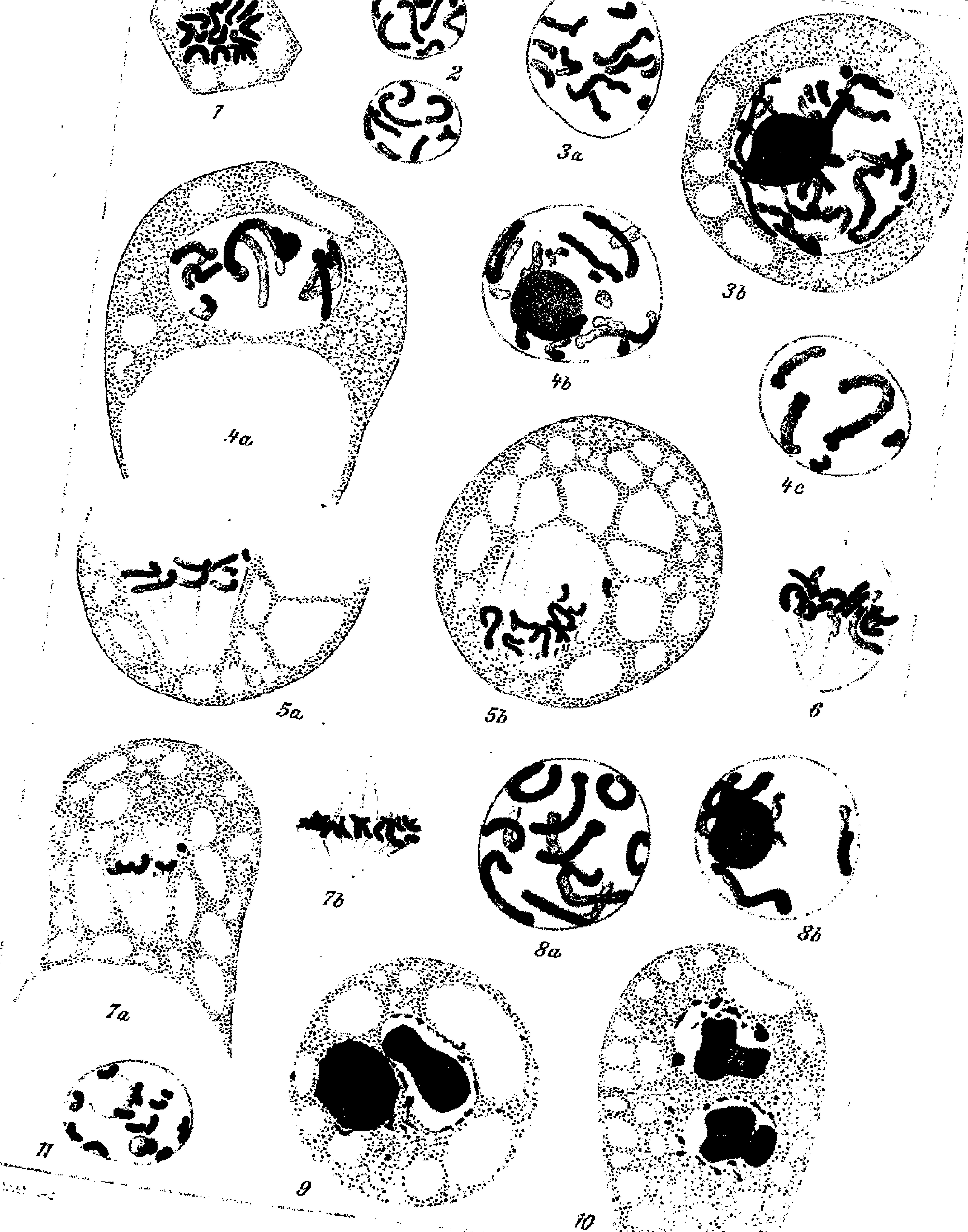
Fig. 12—16. Endosperm von O. biennis × muricata.

Fig. 12. Metaphase,
Fig. 13. Anaphase aus älterem Endosperm.
Fig. 14. Prophase aus sehr jungem Endosperm.
Fig. 15 und 16. Metaphasen aus sehr jungem Endosperm.

Fig. 17—23. O. biennis × Lamarckiana.

Fig. 17. Prophase im Suspensor.
Fig. 18. Prophase aus einem mehrzelligen Embryo.
Fig. 19. Anaphase aus einem mehrzelligen Embryo.
Fig. 20. Metaphase der zweiten Teilung, im Suspensor.
Fig. 21. Metaphase aus sehr jungem Endosperm.
Fig. 22 und 23. Metaphasen aus mehrzelligen Embryonen.

Fig. 24. O. Lamarckiana × biennis. Späte Anaphase aus einem mehrzelligen gesunden Embryo.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Beiträge zur Biologie der Gattungen Potamogeton und Scirpus.

Von **Ernst Esenbeck.**

(Mit 59 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Der erste Teil der vorliegenden Arbeit knüpft an Beobachtungen über die Gattung Potamogeton an, welche Goebel in seinen „Pflanzenbiologischen Schilderungen“ (1893, pag. 296—301) niedergelegt hat; es handelt sich gewissermaßen um eine Wiederaufnahme der Kulturversuche, die der genannte Autor damals eingeleitet und über deren Ergebnisse er später hatte berichten wollen. Seit jener Zeit hat sich eine ziemliche Menge von Literatur angehäuft und sowohl in den neueren biologischen, als auch in den systematisch-floristischen Werken finden sich reichlich Angaben verstreut, welche sich auf die Blattformen einheimischer Potamogeton-Arten beziehen: in erster Linie sind dies die Werke von Raunkiaer und Gräbner; schätzenswerte Angaben enthält auch die Monographie der bayrischen Potamogeton-Arten von Fischer, auf eine Anzahl anderer Arbeiten soll an geeigneter Stelle verwiesen werden. In allen diesen Arbeiten finden sich auch Notizen über das Auftreten von Landformen in der Natur; experimentell scheint aber trotz der Anregung Goebel's bisher niemand der Frage näher getreten zu sein, welche Potamogeton-Arten überhaupt noch imstande sind, Landformen zu bilden und wie weit diese anatomisch und morphologisch von den normalen Formen abweichen. Eine Ausnahme macht vielleicht Wächter (1897, pag. 373), der aber anscheinend mit Potamogeton schlechte Erfahrungen gemacht hat. Weitaus die wertvollsten Beobachtungen verdanken wir den Arbeiten Fryer's, wenigstens in bezug auf Landformen[1]).

Der zweite Teil der Arbeit steht mit dem ersten insofern in einigem Zusammenhang, als er eine Pflanze zum Ausgangspunkt nimmt, die gleichfalls als Beispiel weitgehender Anpassung an das Wachstums-

1) Während der Drucklegung ist eine Arbeit von E. E. Uspenskij erschienen, auf die bei Besprechung von P. perfoliatus noch kurz zurückzukommen ist.

medium gelten kann, nämlich Scirpus lacuster, auf den wiederum Goebel bereits vor Jahren aufmerksam gemacht hat. Literatur über die eigenartigen Wasserblätter dieser Pflanze existiert zwar jetzt auch schon in Fülle, aber meist nur über die anatomischen Verhältnisse; experimentelle Untersuchungen fehlen jedoch auch hier so gut wie vollständig. Im Anschluß an Scirpus lacuster soll weiterhin geprüft werden, ob bei einigen anderen Cyperaceen, die normalerweise nur assimilierende Blütenstandsachsen hervorbringen, die Fähigkeit, unter Umständen Blattspreiten zu bilden, noch verhanden ist.

I. Experimentelle und anatomische Untersuchungen über Landformen einheimischer Potamogeton-Arten.

Ehe wir an die Prüfung der Frage herantreten, welche Potamogeton-Arten noch imstande sind, Landformen zu bilden, müssen wir uns zuerst darüber klar werden, was wir unter „Landform“ verstehen wollen. Die Antwort scheint auf den ersten Blick einfach die zu sein, daß eine Landform dann vorliegt, wenn die betreffende Pflanze außerhalb des Wassers zu leben vermag, d. h. nicht zugrunde geht; der Verlauf der Untersuchungen hat gezeigt, daß diese Definition zu weit gefaßt ist. Viele sogenannte Landformen gedeihen unter gewissen Vorsichtsmaßregeln ganz leidlich monatelang, sie überdauern im Gewächshaus den Winter (vgl. das bei P. coloratus Gesagte), — und doch haben die anatomischen Befunde gezeigt, daß es sich in allen diesen Fällen im Grunde um ganz gewöhnliche Wasserformen handelte, die ihr Leben auf dem Lande eigentlich doch nur kümmerlich fristen. Als Typus einer echten Landform wollen wir Polygonum amphibium oder Marsilia betrachten, die nicht allein äußerlich, sondern vor allem durch den gänzlich verschiedenen anatomischen Bau sich als solche bekunden. Unsere Aufgabe wird also sein:

1. Das, was man bisher bei Potamogeton als Landform schlechthin bezeichnete, darauf zu prüfen, ob die anatomische Struktur wesentliche Unterschiede von den normalen, unter Wasser lebenden Formen aufweist, also mit anderen Worten, zu entscheiden, ob die Landformen, wie wir sie in der Natur finden, auch wirklich diese Bezeichnung verdienen.

2. Die einzelnen Arten als Landpflanzen zu kultivieren und die dabei auftretenden Veränderungen festzustellen.

3. Wird es schließlich von Interesse sein, zu erfahren, ob die durch den Mediumswechsel hervorgerufenen Veränderungen, — in der äußeren Gestalt und im inneren Bau, etwa auch unabhängig vom Medium erzielt werden können.

Die Fähigkeit, Landformen zu bilden, ist a priori bei denjenigen Arten noch am ehesten zu erwarten, welche durch den Besitz von Schwimmblättern dem Leben an der Luft ohnehin schon einen Schritt näher gerückt sind, indem ihre Oberseite als xerophil[1]), die Unterseite als hygrophil bezeichnet werden kann (Detto, 1904, pag. 145). Wir wollen uns bei unseren Untersuchungen daher auch zunächst an die mit Schwimmblättern ausgestatteten Potamogeton-Arten halten und uns erst in zweiter Linie den völlig submersen Formen zuwenden.

Der regenreiche Sommer 1912 war für die Beschaffung des nötigen lebenden Materials nicht gerade günstig und so habe ich denn in der Natur nur von drei Potamogeton-Arten sogenannte Landformen finden können, nämlich von P. natans, fluitans und coloratus; im übrigen war ich genötigt, mich an Herbarmaterial zu halten. Doch auch damit hatte es seine Schwierigkeiten; nach manchen vergeblichen Anfragen bei den verschiedensten Adressen wurde es mir durch das Entgegenkommen von Herrn Professor Schroeter (Zürich) ermöglicht, einige weitere als Landformen anerkannte Exemplare anatomisch zu untersuchen. Genaue zahlenmäßige Feststellungen über Größenverhältnisse der Epidermiszellen, Verteilung der Spaltöffnungen usw. waren natürlich auch so nicht möglich; denn nur bei sehr zahlreichem Material besteht Aussicht, einigermaßen richtige Mittelwerte zu erhalten.

Nach diesen Bemerkungen allgemeiner Natur wollen wir uns den einzelnen Arten zuwenden und mit der verbreitetsten beginnen, mit

Potamogeton natans.

Die f. terrester A. Br. wird in den meisten Florenwerken angegeben und auch — wenigstens was den allgemeinen Habitus anlangt — ziemlich übereinstimmend beschrieben. Goebel (1893, pag. 298), hebt ausdrücklich hervor, „daß sowohl die bandförmigen, als auch die Schwimmblätter in der Landform auftreten können“. Seine Vermutung, daß sich bei längerem Wachstum auf dem Trocknen vielleicht nur noch die höhere Blattform entwickele, scheint sich nach den Beschreibungen verschiedener Autoren zu bestätigen. So heißt es bei Fischer: „Untere Blätter fehlend oder verkümmert.“ Auch nach Graebner besitzen die Landformen keine „Phyllodien“; nach Irmisch (1858, § 3) und Schenck (Bonn, 1886) „mag“ es wohl vorkommen, daß unmittelbar nach den Niederblättern, gleich die vollkommenste Blattform auftritt. Fryer (1887) betont ausdrücklich, daß die unteren, linealen Blätter immer auftreten, und zwar seien sie immer länger als die

1) Oder vielleicht richtiger aërophil.

oberen (was allerdings bei der Kürze der Internodien und Schwimmblattstiele sehr leicht möglich ist). Auch in seiner, leider unvollendeten, Monographie der britischen Potamogetonen bleibt er entschieden darauf bestehen, daß den breiten, lederigen Blättern ein Paar von „schmalen Phyllodien“ vorangehen; daß sie vielfach übersehen werden, erklärt er damit, daß die bandförmigen Blätter bald zugrunde gehen. Für die Abbildung[1]) hat er eigens ein frühes Stadium gewählt, auf welchem außer den Schwimmblättern deutlich zwei lange Bandblätter zu sehen sind.

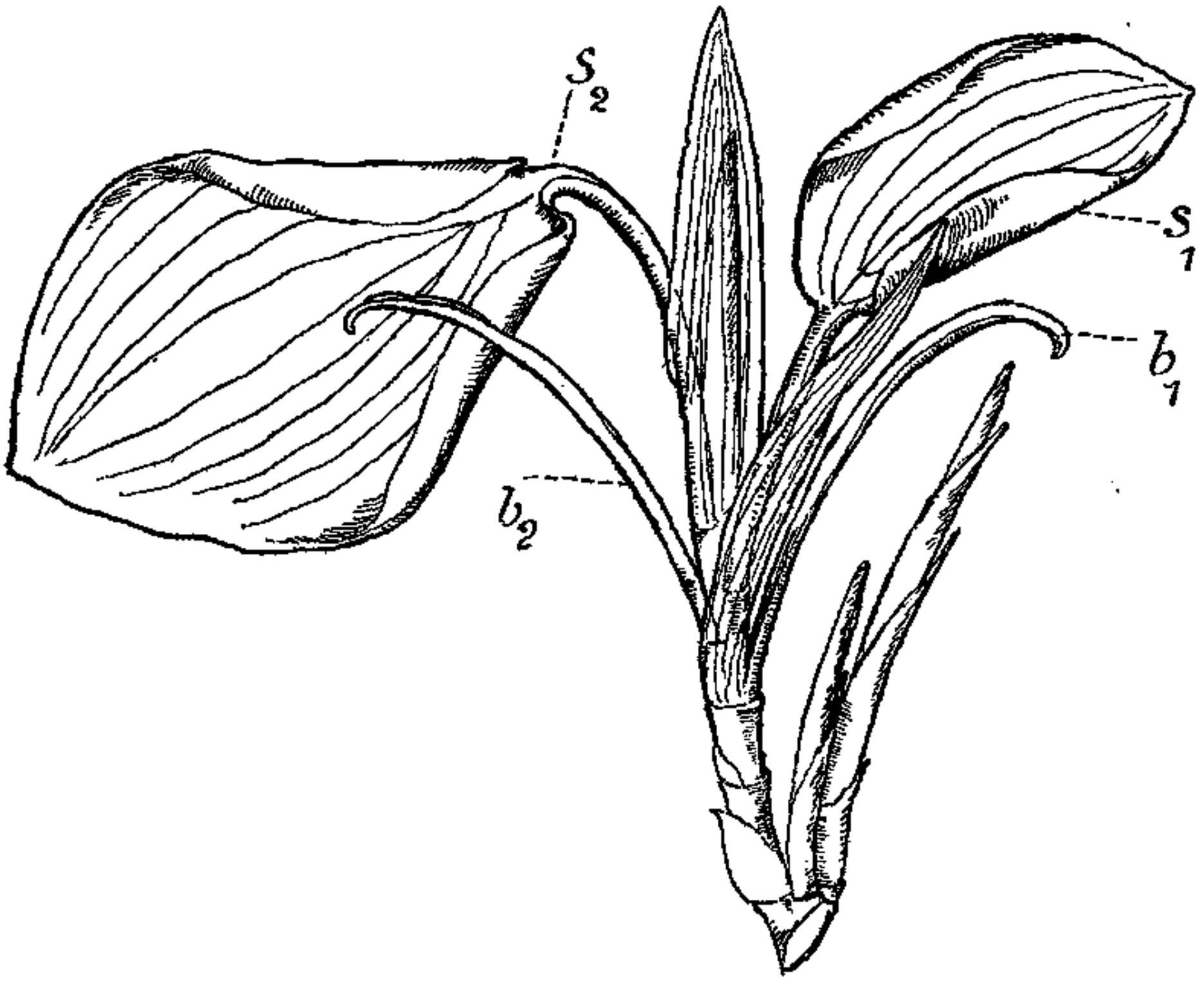


Fig. 1. Potamogeton natans, Landform. Den kurzgestielten Schwimmblättern (s_1, s_2) gehen zwei bandförmige Blätter (b_1, b_2) voraus.

Ende Mai 1912 hatte ich persönlich Gelegenheit, solche Landformen in der freien Natur zu sammeln in einem der großen Weiher westlich von Erlangen. Das Wasser war abgelassen, auf dem weichen, schlammigen Grunde lagen die kurzgestielten, rundlich-ovalen Schwimmblätter, dem Substrat dicht angeschmiegt; nur die noch in Knospenlage

1) Die Zeichnungen des Fryer'schen Werkes sind mit seltener Sorgfalt angefertigt und es ist nur zu bedauern, daß die Monographie nach drei Lieferungen abbricht; da außer bei Fryer (dessen Arbeit schwer zu erhalten ist) nur wenige Abbildungen von Landformen existieren, habe ich, soweit ich gute Exemplare besaß, selbst einige hier wiedergegeben.

befindlichen Blätter waren aufgerichtet. Nach Schenck sollen sich die Spreiten allerdings mehr oder weniger senkrecht stellen; nach Fryer besitzen sie keine Spur von den charakteristischen Blattgelenken und sind an der Basis leicht eingerollt. Das letztere kann ich bestätigen, das Gelenk ist aber sogar sehr deutlich ausgeprägt. Jedenfalls ist die Blattunterseite der ausgewachsenen Blätter vor dem schädlichen Einfluß der Trockenheit hinreichend geschützt. Das flüssige Medium, auf dem sie sonst liegen, wird also hier durch den wasserdurchtränkten Schlammgrund ersetzt. Wie auch aus der Fig. 1 ersichtlich ist, sind die Internodien kurz, die Blätter folgen daher dicht aufeinander, so daß bei einer größeren Anzahl von Schwimmblättern wohl ein büscheliges, rosettenartiges Aussehen resultiert. Sämtliche von mir gesammelten Exemplare besaßen auch einige bandförmige Blätter; im ganzen Habitus stimmen sie völlig mit der Abbildung Fryers überein; in Blüte habe ich von sämtlichen Exemplaren kein einziges gefunden. Unter dem untersuchten Herbarmaterial fand sich zwar ein Exemplar mit Blütenstand; es ist aber natürlich schwer zu entscheiden, ob diese Pflanze nicht schon geblüht hat, ehe sie auf das Trockene geriet; zum mindesten waren wohl die Blüten schon weit entwickelt. Auch die verhältnismäßig langen Blattstiele lassen in dem betreffenden Falle[1]) darauf schließen, daß es sich um eine Wasserform handelt, die verhältnismäßig spät auf Schlamm zu liegen kam. Nach Fryer (1898, pag. 7) sind Landformen von P. natans meist unfruchtbar: alle sogenannten blühenden Landformen, die er untersucht hat, haben ihr Wachstum im Wasser begonnen. Die anatomische Untersuchung nun, sowohl der frisch gesammelten, wie der Herbarpflanzen ergab keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den normalen Formen. Fig. 2 zeigt das Querschnittsbild eines solchen Luftblattes, das man ebensogut für ein gewöhnliches Schwimmblatt halten könnte. Auch die Zahl der Spaltöffnungen auf der Blattunterseite ist äußerst gering; zudem gibt Fig. 3 sogar eine Stelle im vorderen Drittel des Blattes, also gegen die Spitze zu, wieder, wo die Zahl der Stomata auch bei submersen Blättern verhältnismäßig am größten ist.

Was nun die Kulturversuche von solchen Landformen anlangt, so lassen sich im allgemeinen verschiedene Wege einschlagen. Das Sicherste wäre natürlich, die Bildung von Landformen im Freien, an Ort und Stelle, zu beobachten oder der Natur durch Trockenlegung

---

1) Es handelt sich um eine von O. Heer im Katzensee (Zürich) gesammelte Pflanze, die das botanische Museum des Polytechnikums Zürich besitzt.

vorzuarbeiten. Bei jedem anderen Verfahren muß man von vorne herein mit der Möglichkeit rechnen, daß durch den Transport, durch Verletzungen des Wurzelsystems usw. die Versuchsresultate derart geschädigt werden, daß ein großer Prozentsatz zugrunde geht, ehe ein deutlicher und einwandfreier Ausschlag zu erhalten ist. Selbst das relativ einfach erscheinende Verfahren, in der Natur vorgefnndene „Landformen“ zu verpflanzen, ist mir in den wenigsten Fällen gelungen. Auch unter der Glasglocke, auf feuchtem Substrat schrumpfen die anscheinend so derben Blattspreiten sehr bald zusammen; die neu austreibenden Blätter sind kleiner und nicht etwa dem Leben an der Luft mehr „angepaßt“, sondern nähern sich bereits den Wasserblättern. Meist vertrocknet dann die Stammknospe nach einigen Wochen, und wenn es hoch kommt, entwickeln sich in den Achseln der abgestorbenen Blätter Reserveknospen, deren erste Blätter den gewöhnlichen, riemenförmigen Wasserblättern völlig gleichen. Hält man das Substrat noch feuchter so bleiben die kurzgestielten Luftspreiten zwar frisch; in Wirklichket gehen die Pflanzen aber sogar rascher ein, da durch die Nässe die Wurzelbildung gehemmt wird, und die unterirdischen Teile der Gefahr des Abfaulens noch mehr ausgesetzt sind. Das Auftreten von Übergangsformen zu den Wasserblättern läßt auch bald irgendeine Schädigung vermuten. Meistens stellte sich heraus, daß die oberirdischen

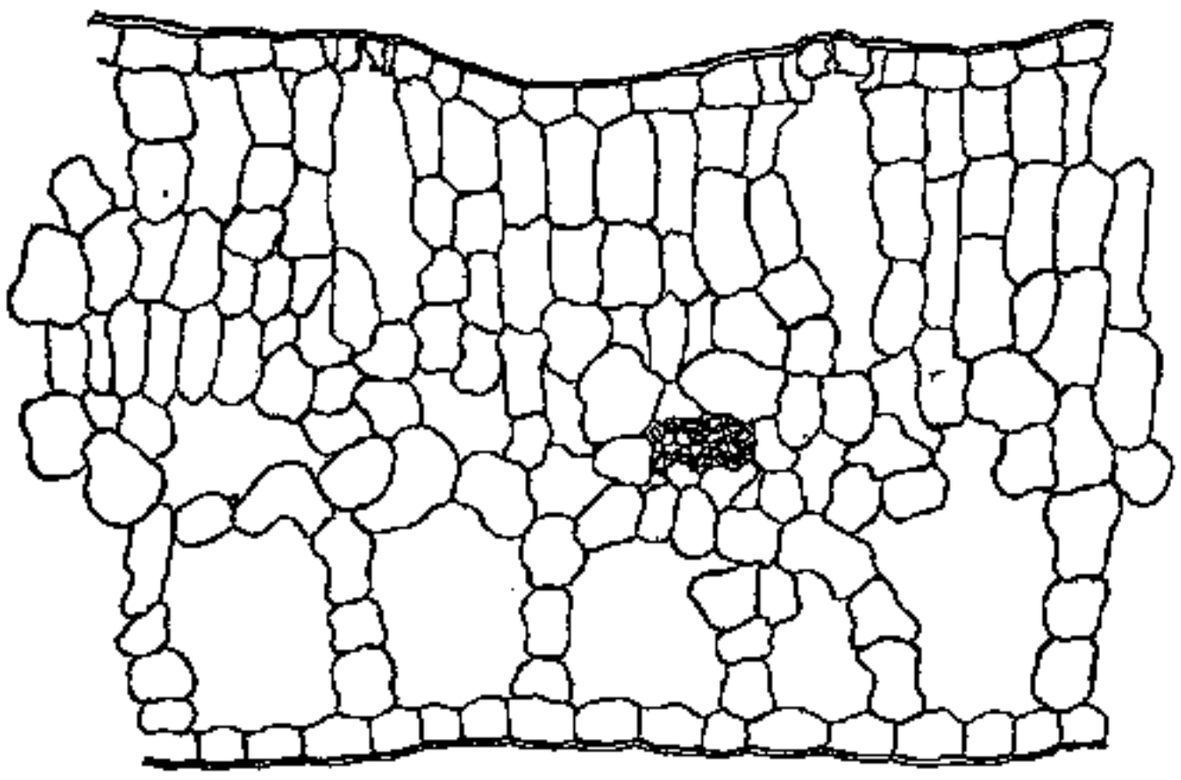


Fig. 2. Potamogeton natans, Landform (nach Herbarmaterial). Querschnitt durch eine Luftspreite. Auf der Unterseite lakunöses Parenchym wie bei gewöhnlichen Schwimmblättern.

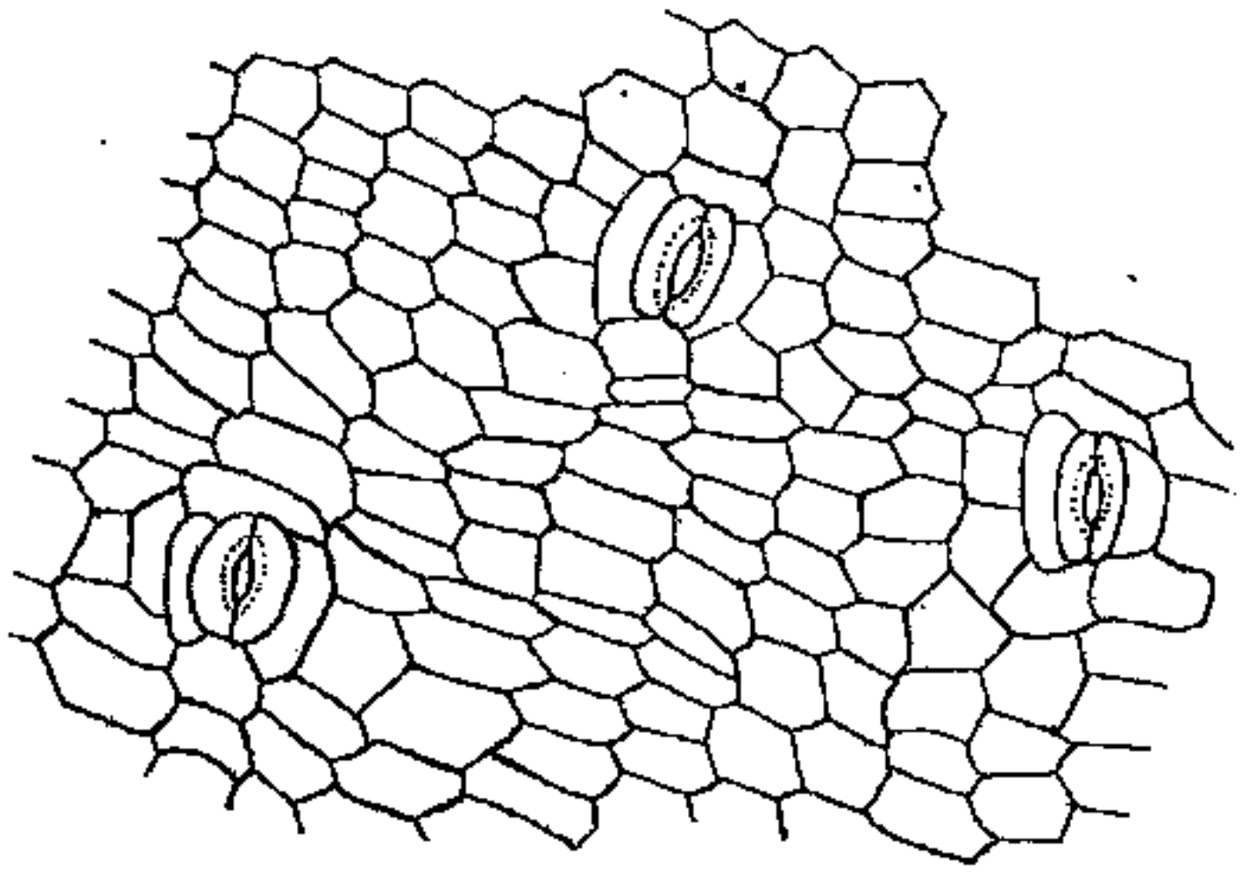


Fig. 3. Potamogeton natans, Landform. Blattunterseite (nahe der Spitze). Spaltöffnungen sehr zerstreut.

Teile entweder ganz, oder fast ganz vom Rhizom getrennt waren, — daß man es also im Grunde nur mehr mit Stecklingen zu tun hatte. Durch Einstecken der oberen Internodien einer normalen Wasserform in feuchte Erde wurde auch tatsächlich dieselbe Erscheinung hervorgerufen: auch hier entwickelten sich Reserveknospen mit riemenförmigen Primärblättern. War es also auch auf diesem Wege nicht gelungen, „Landformen“ länger in Kultur zu halten, so hatte sich wenigstens das eine wieder gezeigt, daß in den Wasserblättern Jugendformen zu erblicken sind, die bei jeder Verschlechterung der Lebensbedingungen unabhängig vom umgebenden Medium als Hemmungsbildungen zur Entwicklung gelangen: Also auch hier die gleiche Empfindlichkeit in der Reaktion auf irgendwelche störende Wachstumseinflüsse, wie sie Wächter (1897) bei Sagittaria beobachtet hat. Die Frage, ob bei längerer Kultur als Landpflanze P. natans vielleicht an den austreibenden Knospen von Anfang an nur noch die höhere Blattform entwickelt (vgl. Goebel, 1893, pag. 298) konnte aus den oben erwähnten Gründen also nicht völlig entschieden werden, weil eben die längere Kultur von Landformen noch nicht geglückt ist. Bei dieser Gelegenheit muß auch nochmals auf die Versuche von Mer (1882, pag. 175 ff.) hingewiesen werden, die auch bei Goebel diskutiert werden (1893, pag. 300). Mer beobachtete an seinen Luftsprossen von P. natans ebenfalls ein Zurücksinken auf die Primärblattform, und zwar im Herbst, was vielleicht auf eine Verminderung der Lichtintensität zurückzuführen ist. Goebel bezweifelt dieses Wiederauftreten der Wasserblätter bei Landformen, das er selbst niemals beobachten konnte (1893, pag. 300). Mer's Beobachtung läßt sich vielleicht damit erklären, daß die von ihm benützten Pflanzen eben nicht einmal Landformen im landläufigen Sinne waren, sondern nur Luftsprosse, die lediglich über den Wasserspiegel herausragten. Das Wiederauftreten der linearen Blätter schien Mer besonders merkwürdig, und er bezeichnet es als eine an den natürlichen Standorten sehr seltene Erscheinung. Aber schon Irmisch (1858) gibt an, daß er an nicht zur Blütenbildung gelangten Herbsttrieben oberhalb der vollkommenen Laubblätter wieder „Phyllodien“ in mannigfachen Übergängen, oder auch ohne solche, gesehen habe. Vergangenen Herbst habe ich selbst oft dieses Zurücksinken auf die Bandblattform beobachtet, im Freien an P. natans, im Gewächshaus an P. polygonifolius[1]).

1) Auch Glück bestätigt mir, daß diese Erscheinung durchaus nicht zu den Seltenheiten gehört.

Ein zweiter Weg, Landformen zu erhalten, wäre der, von der normalen Schwimmblattform auszugehen; diese Methode erweist sich aber bei P. natans deshalb als sehr wenig brauchbar, da die Internodien meist viel zu lang sind und die Blätter deshalb viel zu weit vom Substrat entfernt wären. Will man trotzdem von der Wasserform ausgehen, so muß man zu der bereits oben erwähnten Stecklingskultur greifen. Diese dritte Methode ist besonders dann von Interesse, wenn

Fig. 4. Potamogeton natans, Luftsproß. Die obersten Internodien einer normalen Pflanze, deren oberstes Schwimmblatt (*s*) noch vorhanden ist, wurden als Steckling gezogen. Die Achselsprosse haben dünne, sonst bei P. natans nicht vorkommende Spreiten gebildet.

man prüfen will, ob bei der Kultur auf dem Lande nicht etwa doch aus den Reserveknospen Blattspreiten sofort zur Entwicklung kommen können, — etwa, wenn man einen der Blütenbildung nahen Sproß benützt; auch hier waren, wie vorher bei den eigentlichen Landformen fast immer negative Resultate zu verzeichnen. Nur ein einziges Mal erhielt ich nach Abschneiden der jungen Blütenähre in der Achsel des obersten Schwimmblattes eine junge Knospe mit Blättern, die anatomisch (Fig. 5) und morphologisch (Fig. 4) ein Mittelding zwischen Schwimm-

blatt und Wasserblatt darstellten. Palisadenparenchym fehlte noch, aber die Blätter waren zu Spreiten ausgezogen und zwar bis fast auf die

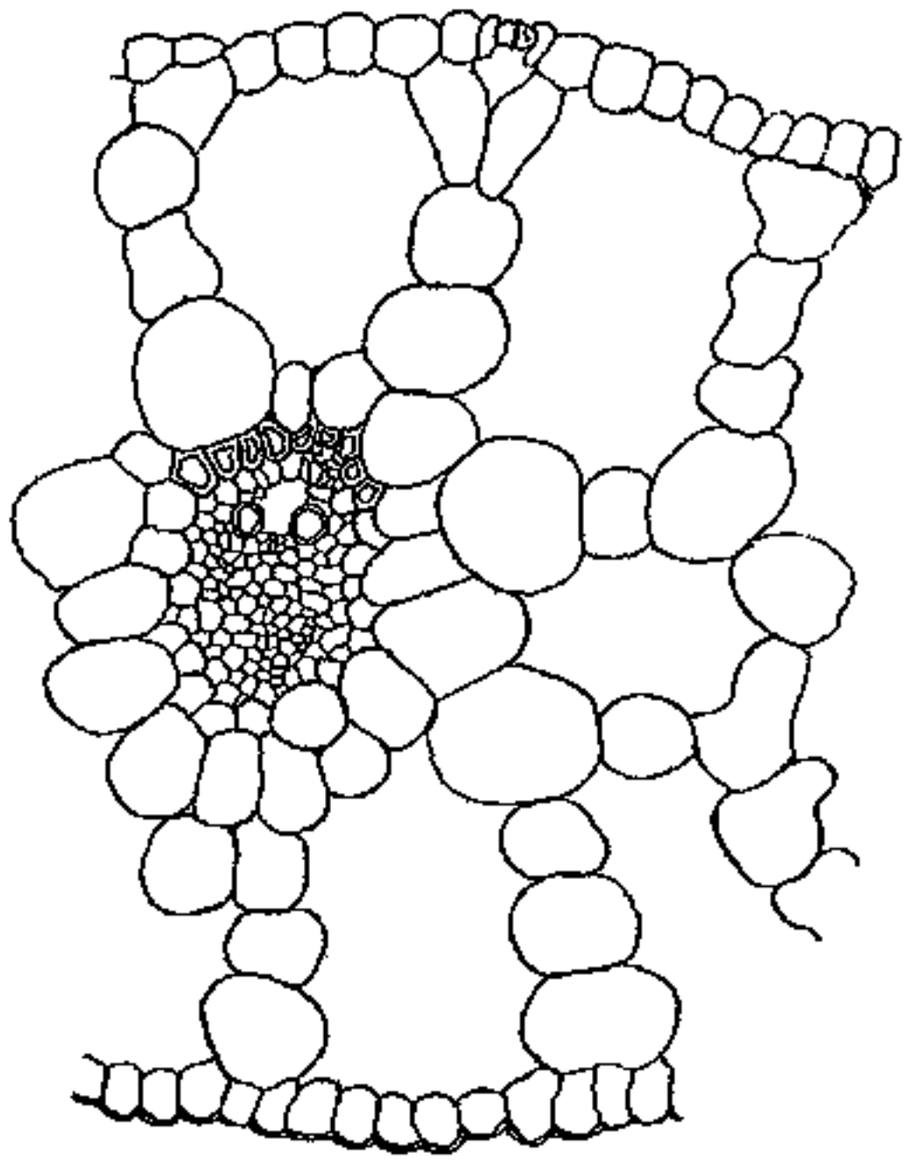


Fig. 5. Potamogeton natans. Querschnitt durch eine der in Fig. 4 gezeichneten, dünnen Luftspreiten. Auf Ober- und Unterseite lakunöses Gewebe.

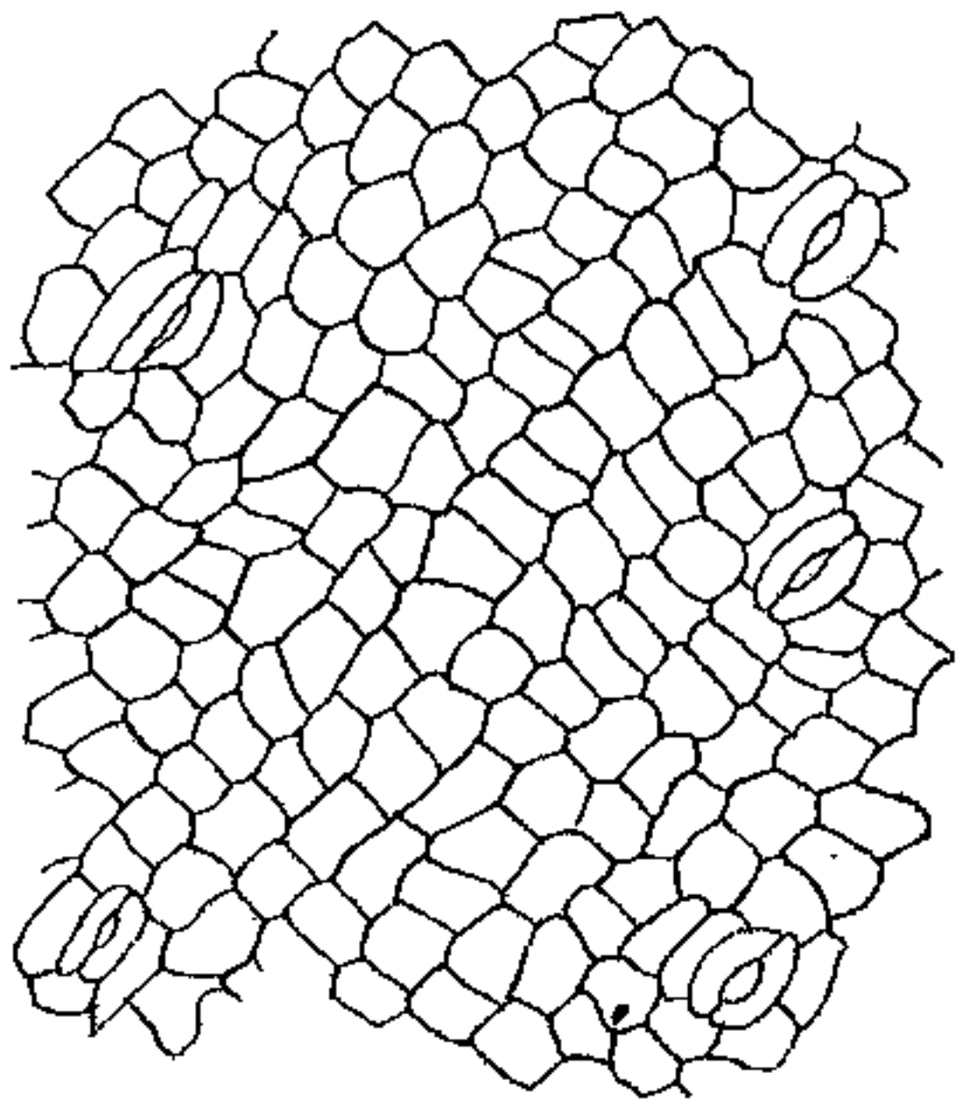


Fig. 6. Potamogeton natans. Oberseite der in Fig. 4 gezeichneten Luftspreite.

Basis herab. Die Verteilung der Spaltöffnungen auf der Unterseite entsprach der auch normalerweise vorkommenden geringen Zahl, die Oberseite besaß etwas mehr, als es sonst bei den Wasserblättern üblich ist (Fig. 6 u. 7). Trotz sorgfältiger Pflege habe ich die Pflanze bis jetzt nicht über dieses Stadium hinausgebracht.

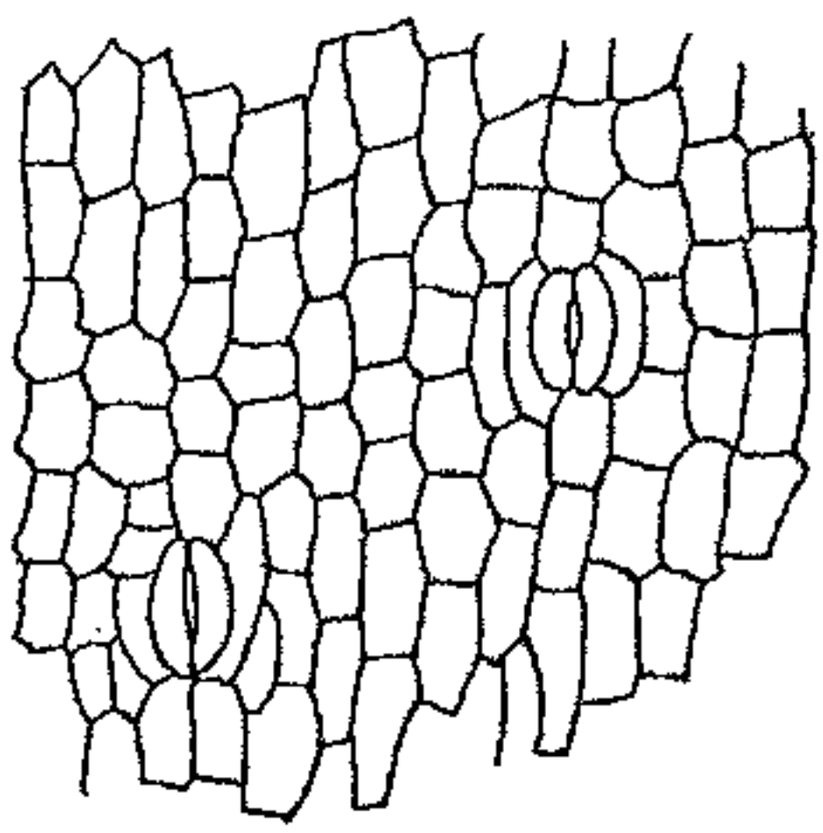


Fig. 7. Potamogeton natans. Unterseite einer der in Fig. 4 gezeichneten Luftspreiten.

Auch die Versuche, Rhizome mit Knospen als Landpflanzen zu behandeln, schienen nach Verlauf von mehr als einem Jahr nicht viel mehr Erfolg zu bringen, als dies bei den anscheinend nur kurze Zeit dauernden Versuchen Goebel's (1893, pag. 298) der Fall war. Die angelegten Knospen kamen zwar zur Entfaltung, gelangten aber fast nie über das Wasserblattstadium hinaus. Die Hauptschwierigkeit be-

stand auch hier wieder darin, die richtige Mitte zu finden zwischen Bodenfeuchtigkeit und Luftfeuchtigkeit. Die Pflanzen verhielten sich selbst auf dem besten Boden nicht viel anders, als wenn man sie nach gründlicher Reinigung in feuchte Tücher gehüllt in einer Deckelschale ans Licht stellte; im Gegenteil, das Wachstum war hier oft sogar ein üppigeres, als bei Topfkultur. In einem Falle gelang es aber doch, auch aus Rhizomen Pflanzen mit Schwimmblättern zu erhalten: Diesen gingen meist einige wenige Bandblätter voraus, so daß die Pflanzen den auch im Freien beobachteten „Landformen" vollständig glichen. Bisweilen begannen sich auch gleich von Anfang an kleine Schwimmblättchen zu entfalten; leider war es mir nicht möglich, diese Knospen abzubilden; denn als einmal die schützende Glasglocke vorübergehend auf einige Minuten entfernt worden war, ging die Kultur den Weg aller übrigen „Landformen". Die Blätter schrumpften zusammen, wie wenn sie eben aus dem Wasser gezogen worden wären und an der Luft gelegen hätten. Von einem anatomischen Unterschied konnte also auch hier keine Rede sein. Wenn sich die Pflanze trotzdem so weit entwickeln konnte, so mag dies seinen Grund darin haben, daß die verwendeten Rhizome in Erde überwintert hatten und besser eingewurzelt waren, als dies sonst bei Topfkulturen der Fall gewesen.

Von zwei weiteren Möglichkeiten etwaige Landformen zu erhalten, — nämlich aus Winterknospen und Samen, — wurde bei P. natans kein Gebrauch gemacht, doch soll später bei anderen Potamogeton-Arten darauf zurückgegriffen werden.

Bereits oben war wiederholt von dem Wiederauftreten der Bandblattform die Rede gewesen; es soll nun näher auf die Frage eingegangen werden, unter welchen Bedingungen diese Rückbildungserscheinungen hervorgerufen werden können.

Daß dies durch Versenken der Landform in ein Wassergefäß möglich ist, hat Goebel bereits gezeigt (1893, pag. 299). Das Resultat würde vielleicht auf eine direkte Beeinflussung durch das Medium schließen lassen; schon die Erfahrungen von Mer lehren jedoch, daß eine solche Umkehr in der Reihenfolge der Blattformen auch unabhängig vom umgebenden Medium eintreten kann. Eine Annäherung hierzu ist ja auch bei den oben beschriebenen Kulturversuchen von Landformen erhalten worden. Um nun zu prüfen, durch welche äußeren Faktoren die Bildung, bezw. das Wiederauftreten von Übergangs- und Wasserblättern abhängig ist, wurden möglichst gleich ausgebildete Pflanzen von P. natans teils auf normalem Substrat, teils auf sterilem Quarzsand, teils ohne jeglichen Boden kultiviert, und zwar wurden die

Versuche teils mit Nährlösung, teils mit Leitungswasser, teils auch mit destilliertem Wasser ausgeführt. Um die Einwirkung des Lichtes, welches wahrscheinlich bei jenen Herbstformen eine Rolle spielt, gleichfalls zu berücksichtigen, wurde die ganze Versuchsreihe einmal bei normaler Beleuchtung und einmal bei teilweiser Verdunklung angesetzt. Die sich hieraus ergebenden Kombinationen sind aus folgender Tabelle ersichtlich:

	Hell			Dunkel		
	auf Erde	auf Sand	ohne Substrat	auf Erde	auf Sand	ohne Substrat
In Nährlösung	[1]	[2]	[3]	[1a]	[2a]	[3a]
In Leitungswasser . . .	4	5	6	[4a]	**5a**	**6a**
In destilliertem Wasser .	7	**8**	**9**	[7a]	**8a**	**9a**

Von diesen zweimal neun Versuchen mußte bald eine große Anzahl ausschalten: Es zeigte sich nämlich, daß eine Kultur von P. natans in Nährlösung[1]) fast unmöglich ist (Nr. 1, 2, 3, 1a, 2a, 3a), ebenso gingen alle Dunkelkulturen auf guter Erde (also außer 1a auch 4a und 7a) meist schon nach wenigen Tagen (auch bei häufigem Wasserwechsel) zugrunde. Bei normaler Beleuchtung blieben sämtliche Kulturen, in denen Leitungswasser verwendet worden war (4 und 5), ebenso die, welche unter Vermeidung jeglichen Substrats an Aluminiumdraht unter Wasser gehalten wurden (6) monatelang normal, oder die Verringerung der Blattspreitengröße war eine ganz geringfügige. Dagegen traten in destilliertem Wasser (auf Sand Nr. 8 und ohne Substrat Nr. 9) die Rückbildungserscheinungen auf; — in erhöhtem Maße und besonders deutlich, wenn außerdem noch die Verdunklung mitwirkte (Nr. 8a und 9a); endlich zeigten auch die Dunkelkulturen in Leitungswasser (5a und 6a) die sukzessive Verschmälerung des Blattspreiten sehr schön.

Das Ergebnis dieser wenigen Versuche zeigt ziemlich deutlich, daß durch schlechte Ernährung, insbesondere durch Anwendung nährstoffreien Wassers, dann aber auch durch Herabsetzung der Assimilationstätigkeit infolge von Verdunkelung ein Wiederauftreten der Jugendform in verhältnismäßig kurzer Zeit erzielt werden kann. (Die Versuche wurden am 20. Mai 1912 angesetzt und am 10. Juli 1912

1) Wenigstens in den von mir benutzten Nährlösungen nach v. d. Crone und Knop.

abgebrochen.) Unter den Übergangsblättern befanden sich wiederholt auch solche mit löffelförmiger Verbreiterung (vgl. Fig. 8—10), wie sie Goebel, und früher Koch und Irmisch beschrieben, desgleichen auch Schwimmblätter mit durchscheinender Blattspreite, gleichfalls von Goebel angeführt. In der Natur kommen sie meist dann zur Ausbildung, wenn sie wegen der Wasserströmung gar nicht mehr zur Oberfläche gelangen konnten; sie dürften etwa mit dem identisch sein, was die Systematiker[1]) als var. prolixus Koch bezeichnen.

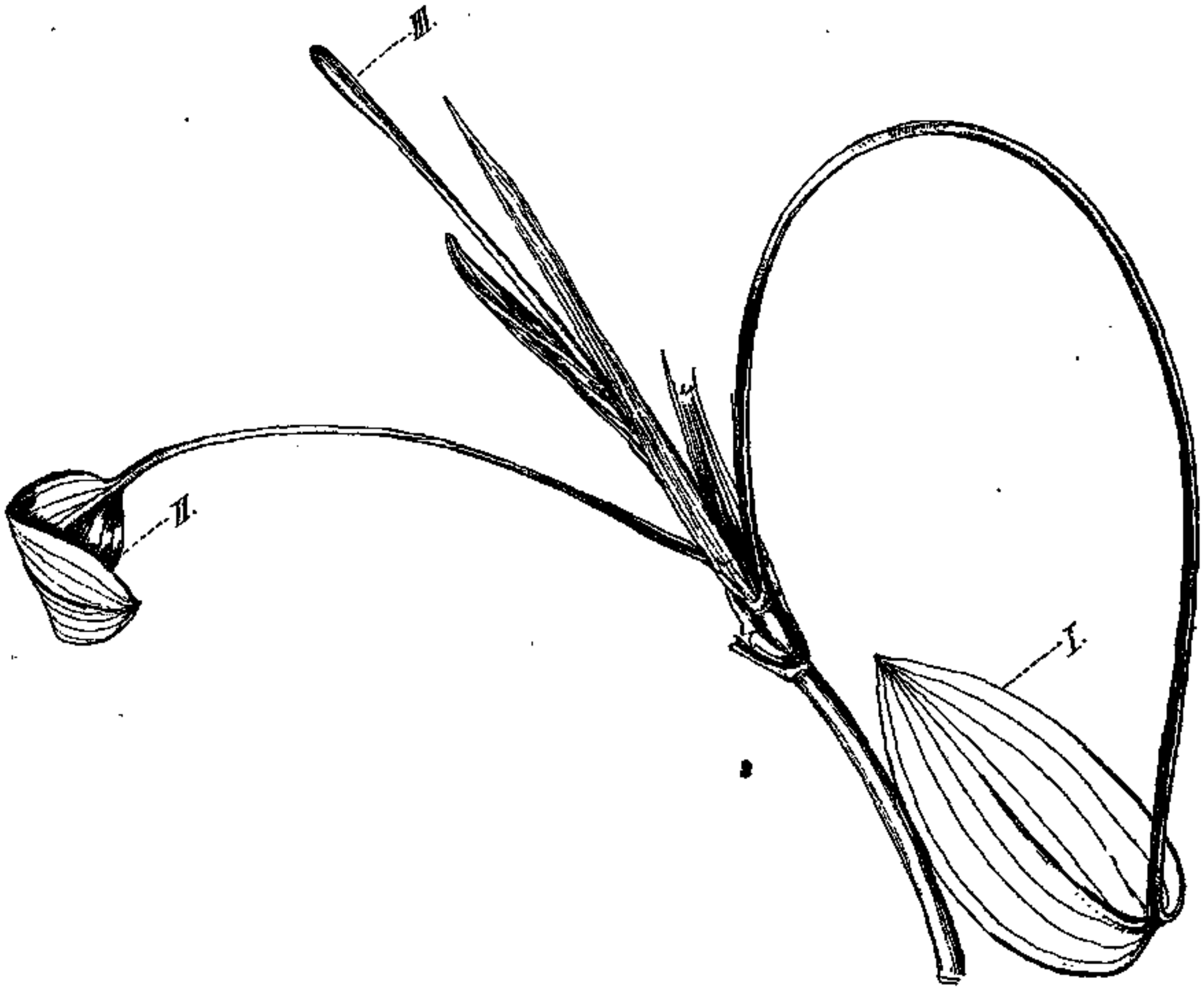


Fig. 8. Potamogeton natans. Rückschlagserscheinungen bei Kultur in destilliertem Wasser. *I* = letztes normales Schwimmblatt. *II* = Durchscheinendes Schwimmblatt (vgl. Fig. 11). *III* = Übergangsblatt mit löffelförmiger Spreite (vgl. Fig. 9 u. 10).

Fryer schreibt, wie dies früher ja meist geschah, diese durchsichtige Struktur der mechanischen Untertauchung zu. Die anatomische Untersuchung dieser Blätter ergab, daß das Palissadenparenchym nur ganz schwach zur Entwicklung gelangt ist. Die Epidermis der Ober-

1) Fischer nennt speziell diese Form mit durchscheinenden Blättern „f. lancifolius Fr.“.

und Unterseite führt Chlorophyll (vgl. Fig. 11). Es hat sich gezeigt, daß diese Übergangsschwimmblätter in ausgebildetem Zustand etwa den normalen Schwimmblättern zu vergleichen sind, wie sich diese in der Knospenlage darstellen (Fig. 12), wir haben hier also zugleich auch

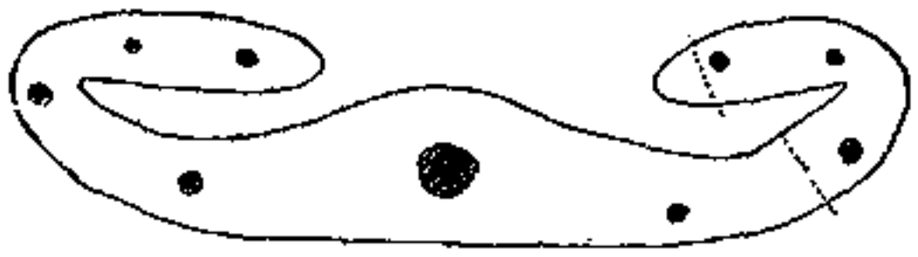


Fig. 9. Potamogeton natans. Querschnittsbild eines löffelförmigen Übergangsblattes. Die mit punktierten Linien abgegrenzte Partie ist in Fig. 10 stärker vergrößert dargestellt.

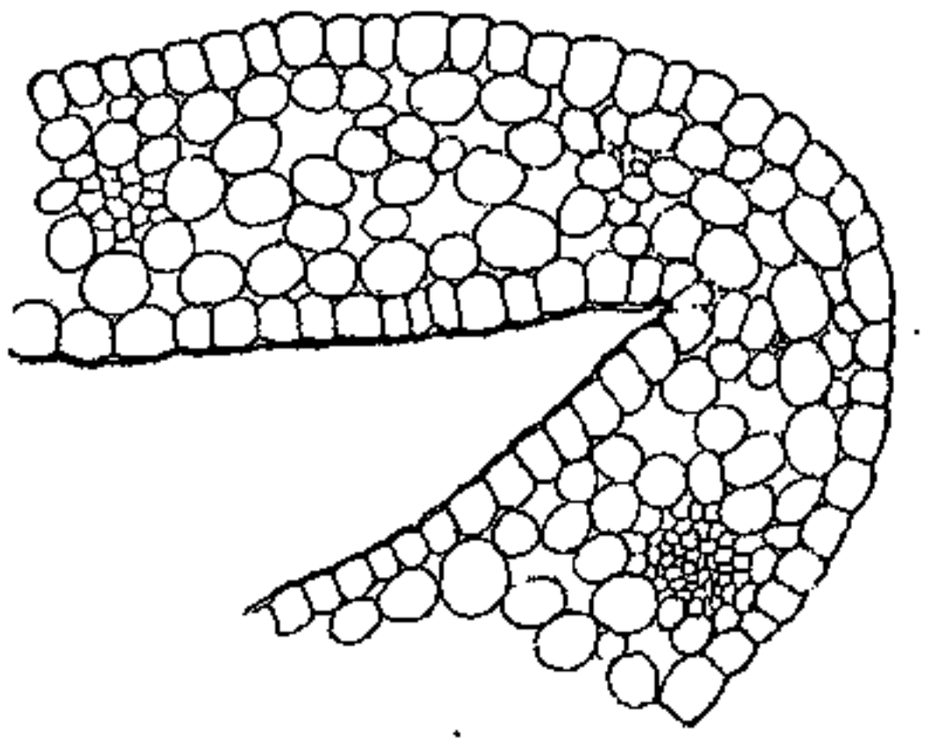


Fig. 10. Potamogeton natans. Anatomie eines löffelförmigen Übergangsblattes.

ein Verharren auf der anatomischen Jugendform. An den Achselsprossen, die bei Schwächung oder Absterben des Hauptvegetationspunktes in derartigen Kulturen (in destilliertem Wasser usw.) sich entwickeln, treten selbstverständlich sofort die Primärblätter auf; durch Abtrennung einzelner Internodien kann man sehr bald von P. natans Formen erhalten, die sich nach Habitus und Größe einem Potamogeton pectinatus schon ziemlich nähern, Formen, deren Existenz gleichfalls von Goebel (1913, pag. 301) angenommen wurde. Achselsprosse, die mit Spreitenblättern beginnen, habe ich dagegen bis jetzt nicht beobachten können, und doch scheinen auch solche vorzukommen; Raunkiaer hat sie wenigstens (1895/99, Fig. 37 *B*) abgebildet. Am ehesten müßten solche Knospen vielleicht zu erhalten sein, wenn man kräftig

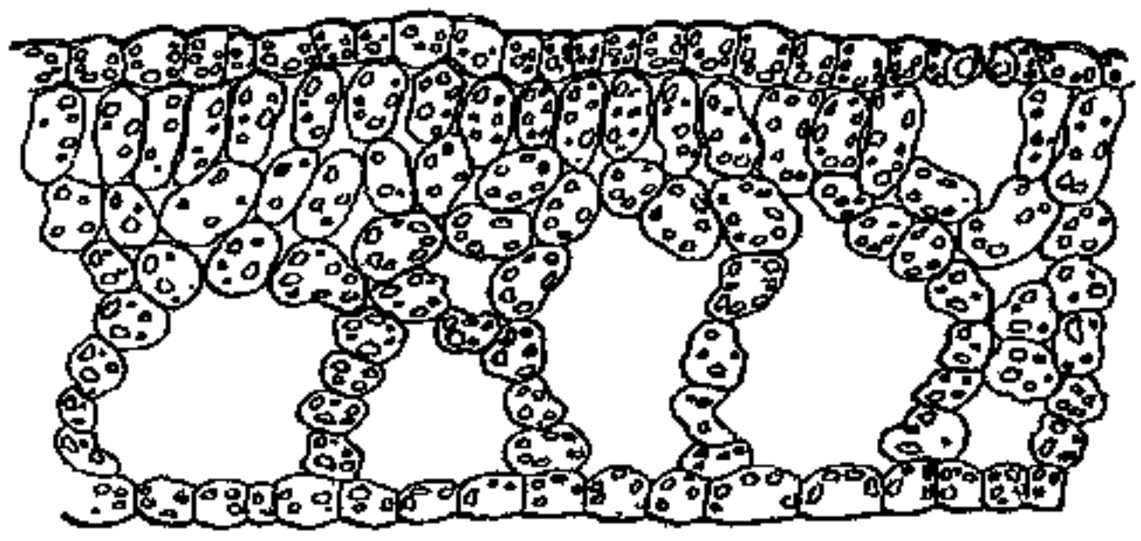


Fig. 11. Potamogeton natans. Querschnitt durch ein durchscheinendes Schwimmblatt. Palissadenparenchym schwach entwickelt, Epidermis der Unter- und Oberseite chlorophyllführend.

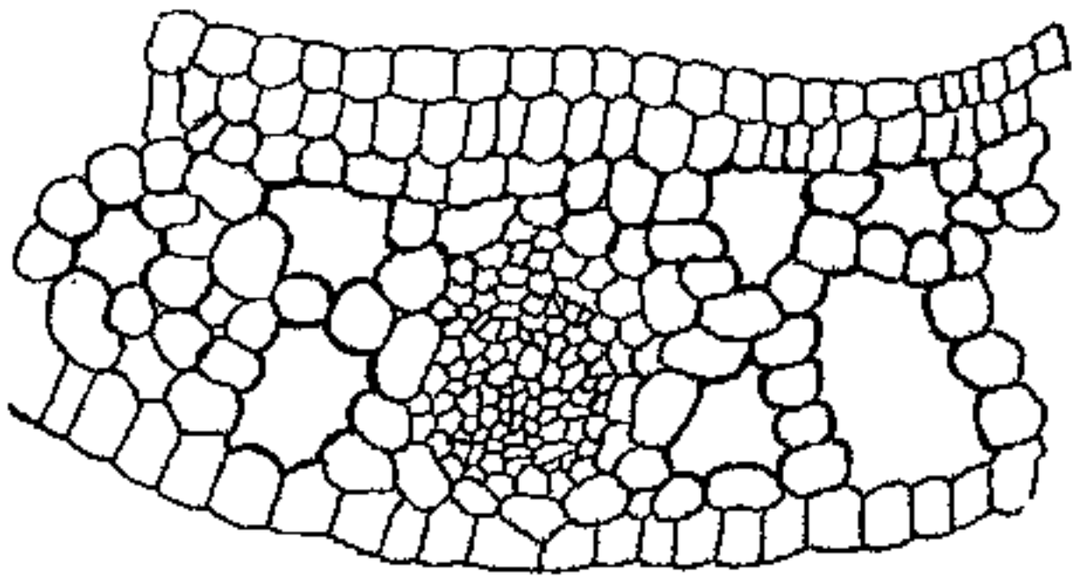


Fig. 12. Potamogeton natans. Anatomie eines normalen, aber noch nicht völlig entfalteten Schwimmblattes. Zahl und Größe der Palissadenzellen ähnlich wie in Fig. 11.

entwickelte Pflanzen in der Natur, also ohne vorherige Verpflanzung, entgipfelt[1]).

Ein schönes Gegenstück zu der Wiederhervorrufung der Jugendformen durch schlechte Ernährung wäre nun das Auftreten höherer Blattformen unter dem Einfluß besonders günstiger äußerer Bedingungen, also etwa die Ausbildung normaler Schwimmblätter unter Wasser. Während ich aber das erstere verhältnismäßig leicht, oft sogar ohne mein Zutun, erreichte, hatte es mit dem letzteren große Schwierigkeiten: Alle Versuche, durch Kultur in Nährlösung, durch Zuckerzusatz, Einleiten von Kohlensäure oder durch Anwendung von Reizmitteln (Kupfer- und Zinksulfat) das Auftreten von Schwimmblättern zu beschleunigen, blieben total ergebnislos. Nur der Vollständigkeit halber möchte ich eine Ausnahme erwähnen: Bei meinen mannigfachen Versuchen, die Assimilationstätigkeit zu erhöhen, wendete ich u. a. auch die von Agelstein (1910) stammende Methode an, wonach submerse Pflanzen am besten in ca. 1% Bikarbonatlösungen assimilieren. Tatsächlich habe ich in einigen wenigen Fällen bei P. natans Achselsprosse erhalten, welche bei Zusatz von 1% $KHCO_3$ zum Leitungswasser Übergangsblätter zeigten, die sich am meisten den in Fig. 4 dargestellten vergleichen lassen, nicht aber den in Fig. 8—10 wiedergegebenen, löffelförmigen Zwischenformen. In Fig. 13 ist ein Querschnittsbild der betreffenden Blattform gezeichnet. Zu einem abschließenden Urteil über diese Blattform konnte ich bis jetzt nicht gelangen; die Versuche müßten in größerem Maßstabe wiederholt werden.

Fig. 13. Potamogeton natans. Anatomie eines in $KHCO_3$-Lösung gewachsenen Übergangsblattes.

Zum Experimentieren besonders geeignet erschien

Potamogeton fluitans,

da er, — in sehr klaren, rasch fließenden Gewässern heimisch —, keine umständliche Reinigung erfordert (wie dies bei anderen Potamogeton-Arten der Fall ist) und auch in der Kultur leichter rein zu halten ist.

---

1) Dieser Versuch soll im Laufe des Sommers noch für verschiedene Potamogeton-Arten nachgeholt werden.

Landformen werden in der Literatur verschiedentlich erwähnt, doch scheinen sie nicht so häufig beobachtet worden zu sein, wie bei P. natans Fischer (1907) sagt von dieser f. terrester, sie finde sich fast überall, wo P. fluitans wächst, an Ufern und seichten Stellen, selbstverständlich ohne Ähren. Eine genauere Beschreibung finden wir bei Graebner (1908, pag. 437) und Fryer (1898), welch letzterer auch eine Abbildung beigegeben hat, die besonders deshalb von Interesse ist, weil auch hier wie-

Fig. 14. Potamogeton fluitans. Habitusbild einer Landform.

der das Vorhandensein von schmäleren, den Wasserblättern entsprechenden Primärblättern deutlich zum Ausdruck kommt. Nach seiner Beschreibung sind die unteren Blätter auf zwei bis drei reduziert, — schmal lineal; eine Spreite ist immer vorhanden, aber der Länge nach gefaltet. Besonders üppige Exemplare scheint Fryer gerade von dieser Spezies nicht gesehen zu haben, denn er bezeichnet die rosettenbildenden, oberen Blätter als schwach lederartig und meint überhaupt, daß die Pflanze selten Gelegenheit habe, zur Lebensweise auf dem Lande zu gelangen. Günstigeres Material scheint, — nach der Schilderung zu urteilen —, Graebner vorgelegen zu haben; kurz erwähnt wird diese Landform auch von Baumann (1911) und Waldvogel (1900), und auch sonst wird sich noch manche Angabe finden

lassen. Das einschlägige Herbarmaterial konnte ich für diese Spezies nicht bekommen, dagegen konnte ich an dem für P. fluitans klassischen Standort (im Seebach bei Erlangen) auf dem feuchten Ufersand schöne Landformen sammeln (Ende Mai 1912); die Pflänzchen machten einen äußerst frischen Eindruck und waren ziemlich üppig entwickelt. Die Schwimmblätter waren zwar bedeutend kleiner als bei der Wasserform, waren aber trotz der frühen Jahreszeit schon in großer Anzahl vorhanden, während nebenan, an einer tieferen Stelle des Baches nur die leuchtend grünen, submersen Blätter zu sehen waren [1]). Fig. 14 soll den Habitus einer solchen Landform darstellen. Die untersten Blätter sind nicht mehr vorhanden, die Schwimmblätter sind kurz gestielt und ziemlich dicht aufeinanderfolgend, wie denn überhaupt die Kürze der Internodien wohl das einzige immer wiederkehrende Merkmal solcher Landformen, — auch bei anderen Arten —, sein dürfte.

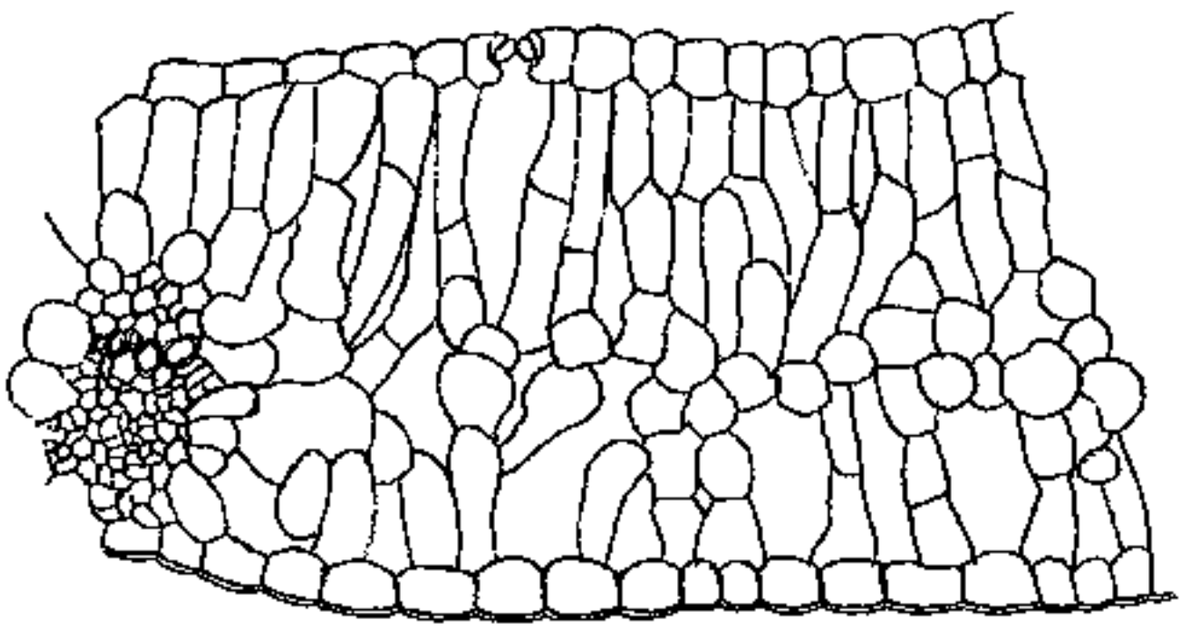


Fig. 15. Potamogeton fluitans. Anatomie der Landform.

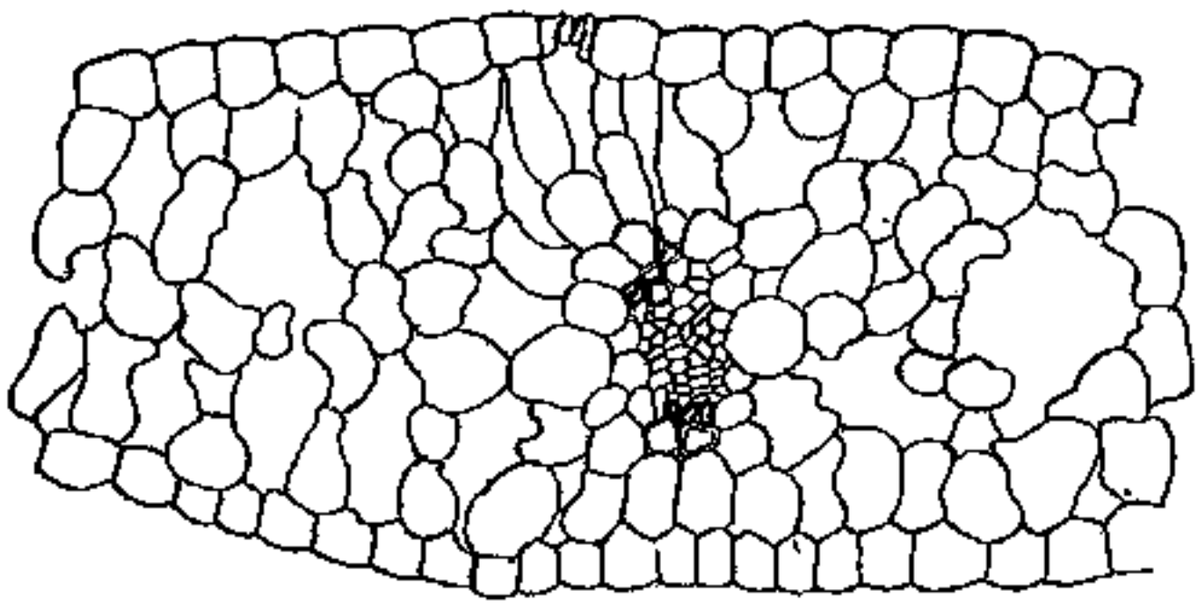


Fig. 16. Potamogeton fluitans. Anatomie eines normalen Schwimmblattes.

Wenn man überhaupt von echten Landformen bei Potamogeton sprechen will, so schien mir dies anfangs am ehesten hier, bei P. fluitans, der Fall zu sein. Das Ergebnis der anatomischen Untersuchung fiel aber auch hier, wie vorher bei P. natans, zuungunsten der Landform aus: Das Querschnittsbild des Landblattes (Fig. 15) und das des normalen Schwimmblattes (Fig. 16) ist im wesentlichen das gleiche [2]). Auch die Verteilung der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite (Fig. 17 u. 18) entspricht

1) Zwei Monate später war die Schwimmblattbildung an der gleichen Stelle so stark, daß vom Wasserspiegel meterweit nichts mehr zu finden war; ja, die Blätter überdeckten und überschoben sich sogar gegenseitig, wie ich es bei keiner anderen Potamogeton-Art mehr gesehen habe.

2) Das in Fig. 15 sichtbare palissadenartige Parenchym der Unterseite ist nicht konstant; es kann bei Wasser- und Landformen vorkommen.

ganz den Verhältnissen bei Schwimmblättern. Die Hoffnung, wenigstens von P. fluitans Landformen dauernd in Kultur halten zu können, hat sich denn auch leider nicht erfüllt; weder unter Glas, noch zwischen Moos[1]) wollte die Pflanze gedeihen. Da ich verhältnismäßig viel Material zur Verfügung hatte, ließ ich im „Sumpf“ des alten botanischen Gartens ein eigenes Beet für diese Landformen einrichten, brachte sie unter Glas und ließ während der Mittagsstunden auch beschatten, — leider vergeblich. Am natürlichen Standort scheinen diese Pflanzen eben doch ziemlich regelmäßig von Wasser bespült zu werden, auch sind sie durch zahlreiche Uferpflanzen hinreichend geschützt, wozu außerdem als wichtiger Faktor die gute Bewurzelung kommen dürfte, die sich auch bei P. natans als sehr wesentlich ergab. Dagegen zeigte

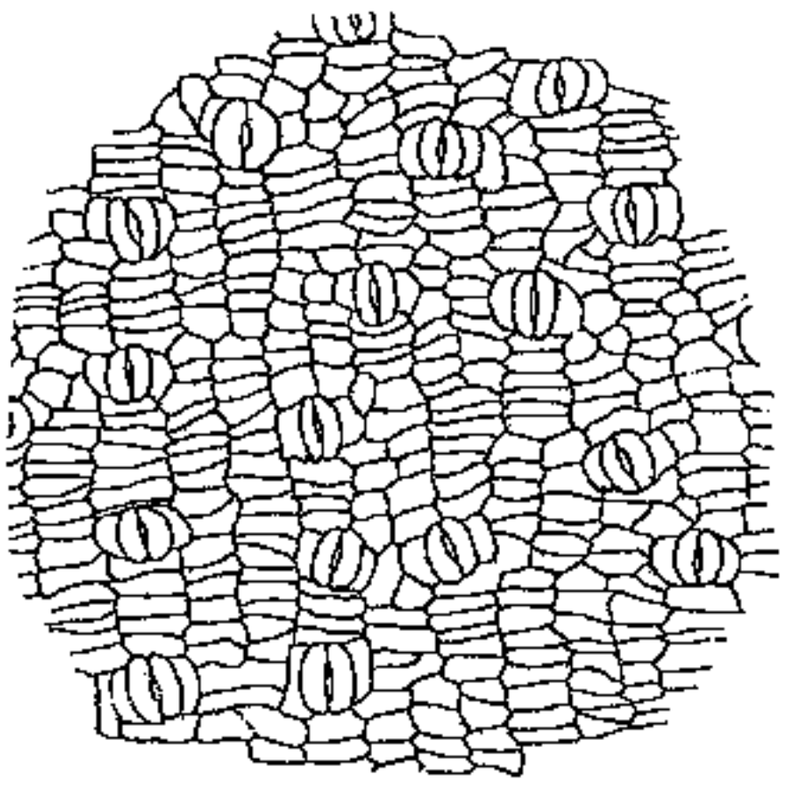


Fig. 17. Potamogeton fluitans. Landform, Blattoberseite.

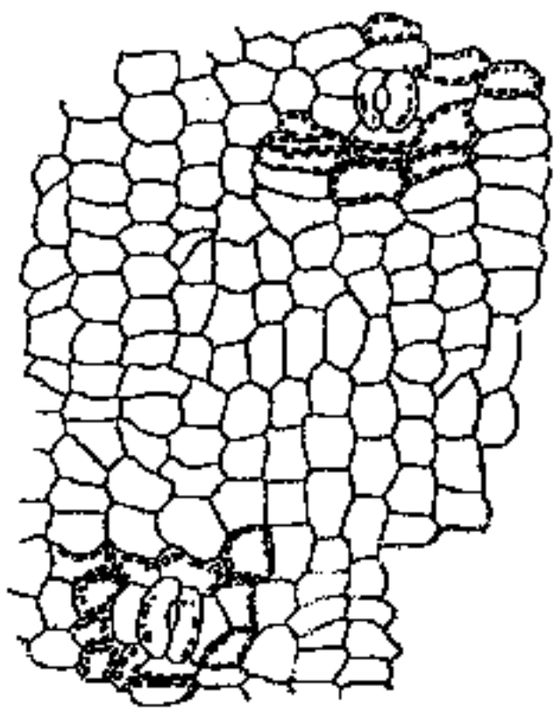


Fig. 18. Potamogeton fluitans. Landform. Blattunterseite.

sich wiederum, — womöglich noch auffälliger als bei P. natans —, als Reaktion auf die ungünstigen äußeren Bedingungen, die Erscheinung der Rückschlagsbildung, derart, daß auf die kurzgestielten Landblätter, oft nur durch ein einziges Übergangsblatt getrennt, durchsichtige, schmale Blätter folgten, die, abgesehen von der geringeren Größe, völlig den submersen gleichkamen.

Auch mit Stecklingskulturen hatte ich nicht den gewünschten Erfolg; dagegen bekam ich auch hier einmal an einer Achselknospe als erstes Blatt ein kleines, ziemlich kurzgestieltes Schwimmblättchen; ein zweites ist aber leider nicht nachgefolgt. Immerhin läßt diese Überspringung der Primärblattform auf eine Förderung der Blütenregion schließen. Es ist dies ein Anzeichen dafür, daß vielleicht die Ausbildung höherer Blattformen eben doch auch mit der für die Blütenbildung notwendigen besseren Stoffzufuhr zusammenhängt, — daß also

1) Eine künstliche Nachbildung der Lebensbedingungen von var. sphagnophila.

eine gewisse Parallelität zwischen blütenbildenden und schwimmblattbildenden Stoffen besteht, wie es ja auch bei den Gegenblättern von Ranunculus aquatilis der Fall zu sein scheint. Ebenso erhielt ich an entblätterten Sproßstücken aus der oberen Stengelregion, nachdem diese Internodien mehrere Wochen hindurch in feuchten Tüchern aufbewahrt worden waren, Achselsprosse, bei denen eine Umkehrung in der Reihenfolge der Blattformen wenigstens angedeutet schien. Jedenfalls standen die zuerst entfalteten Blätter der Form nach den Schwimmblättern noch näher, als die folgenden, auf welche die verschlechterten Lebensbedingungen erst voll und ganz einzuwirken schienen (Fig. 19). Dagegen wollte es nie gelingen, aus Rhizomen, die ich von Anfang an als Landpflanzen behandelte, jemals etwas anderes als Wasserblätter hervorzubringen. Das Aussehen einer solchen scheinbaren Landform mit dicht gedrängten, steil aufgerichteten „Wasser"-blättern mag durch Fig. 20 veranschaulicht werden.

Fig. 19. Potamogeton fluitans. In *feuchter Luft entwickelter* Achselsproß. Das erste Blatt (*I*) ist als Schwimmblatt, die folgenden (*II* u. *III*) sind als schmale Wasserblätter ausgebildet.

Winterknospen hatte ich nur wenige zur Verfügung; soweit sie auf dem Lande keimten, begannen sie mit „Phyllodien", auf die dann kleine Wasserblätter folgten, und bei diesen blieb es. Früchte zur Keimung zu bringen, ist mir bis jetzt überhaupt nicht geglückt.

War schon bei Kultur auf dem Lande eine Rückkehr zur Jugendform sehr leicht zu erreichen, so mußte dies um so mehr bei Verschlechterung der Lebensbedingungen unter Wasser zu erwarten

sein. Tatsächlich eignet sich P. fluitans besonders gut, wenn es sich darum handelt, die vollständige Umkehrung in der Reihenfolge der Blattformen zu demonstrieren. Außer dem Versenken in tieferes Wasser erwies sich wieder als besonders geeignet die Kultur in nährstoffarmem (destilliertem) Wasser, und zwar ohne Substrat, so daß also die Pflanze nur auf die Reservestoffe der Grundachse angewiesen war. Die Reaktion kann beschleunigt werden durch Verdunkelung und Abschneiden der besonders in destilliertem Wasser sehr rasch wachsenden Nebenwurzeln. Wie sich eine ursprüngliche Landform, nachdem sie etwa einen Monat lang die obige Behandlung durchgemacht hat, umgebildet hat, dürfte aus Fig. 21 ohne weiteres ersichtlich sein:

Fig. 20. Potamogeton fluitans. Luftsproß mit Wasserblättern. Internodien und Blattstiele sind kurz, die Spreiten sind steil aufgerichtet.

Die kurzen Internodien, mit entsprechend vielen Blattansätzen versehen, lassen schon erkennen, daß die mit l bezeichnete Region der ursprünglichen Landform angehörte. b_1, b_2 und b_3 sind die letzten Landblätter, doch zeigen die Internodien i_1 und i_2 schon eine deutliche Verlängerung. b_4 und b_5 sind bereits regelrechte Schwimmblätter; mit b_6, b_7 und den folgenden ist bereits das Wasserblattstadium erreicht. Die kurzen Blattstiele zeigen, daß das benützte Gefäß nur eine geringe Tiefe besaß; von einer Wirkung der Versenkung als solcher kann also hier kaum gesprochen werden; b_{10} läßt die beginnende Erschöpfung der Pflanze erkennen.

Was den entgegengesetzten Versuch betrifft, — die Hervorrufung der höheren Blattformen durch bessere Ernährung — so hatte ich hier wenigstens einen kleinen Erfolg zu verzeichnen. Ende Mai 1912 gesammelte Pflanzen, die sich damals noch auf dem Wasserblattstadium befanden, wurden ohne Substrat bei guter Beleuchtung zum Teil in Leitungswasser, zum Teil in 0,2 %iger Nährlösung (nach v. d. Crone) kultiviert. Während die letzteren, nachdem noch einige weitere Wasserblätter sich entfaltet hatten, zur Bildung von Schwimmblättern übergingen, blieben die Pflanzen im Leitungswasser dauernd auf dem Wasserblattstadium. Man kann nun entweder sagen: durch die gute Ernährung wurde die Bildung der Schwimmblätter begünstigt, oder aber auch, — was nach den Erfahrungen an anderen Potamogeton-Arten fast wahrscheinlicher sein dürfte, — die ausnehmend schlechte Ernährung (Fehlen jeg-

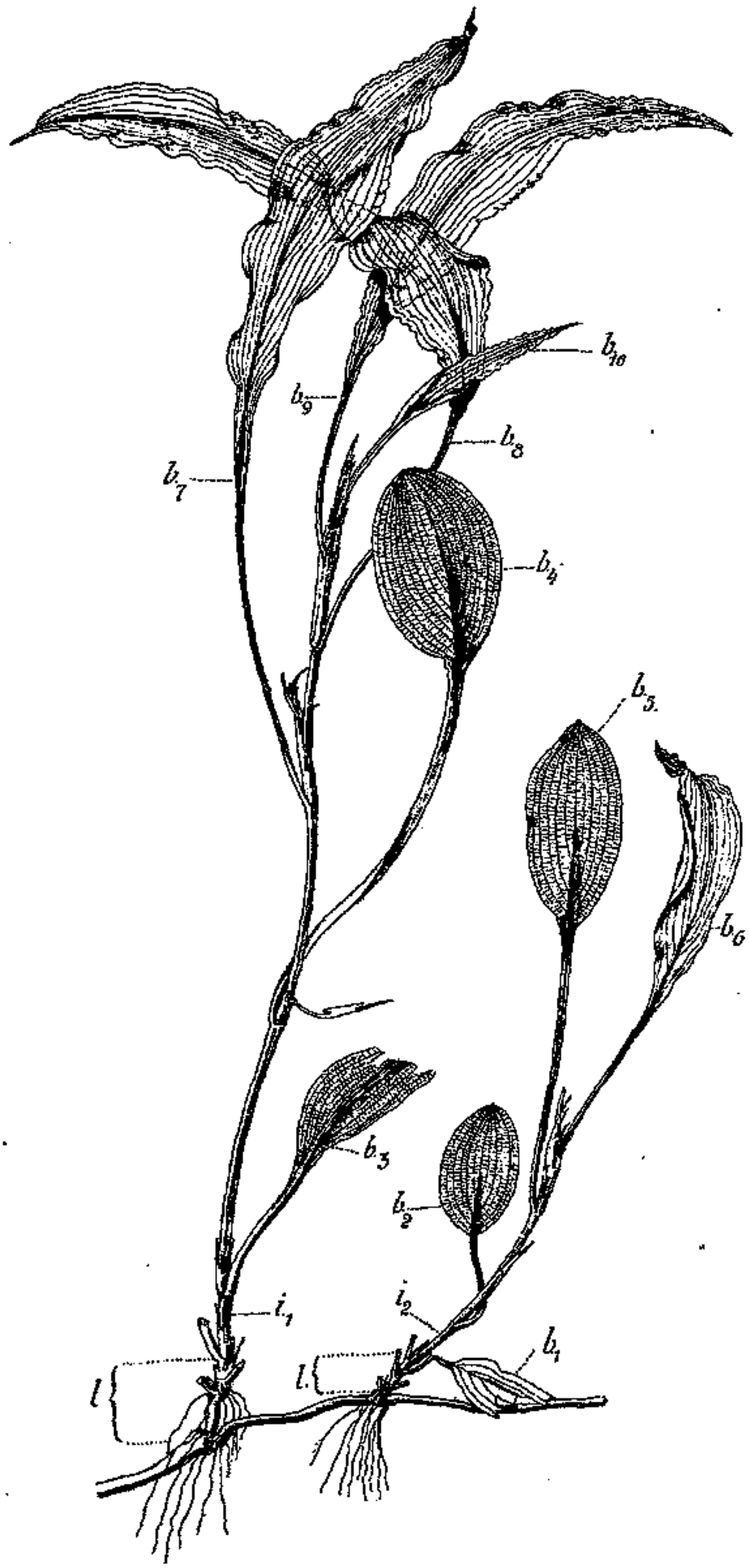


Fig. 21. Potamogeton fluitans. Rückschlag von der Landform zur schwimmenden und untergetauchten Form. Nähere Erklärung im Text.

lichen Substrates) habe die Bildung der Schwimmblätter verhindert. Aber immerhin wurde dieses Minus an Nährstoffen aus dem Boden im anderen Falle durch die künstliche Salzzufuhr ausgeglichen.

Bald zu den gleichblätterigen, bald zu den heterophyllen Arten wird

Potamogeton coloratus Vahl (= P. plantagineus Du Croz)

gerechnet. Sauvageau (1891, pag. 195) macht darauf aufmerksam, daß auch die oberen Blätter die gleiche Struktur zeigten, wie die untergetauchten, Palisadenparenchym fehle vollständig und auch die Oberseite weise nur wenig Spaltöffnungen auf. Fischer spricht zwar von besonderen Schwimmblättern, betont aber dabei, daß sie meist pergamentartig und durchscheinend seien, seltener lederartig; ähnlich äußert sich Fryer. Der Übergang von den unteren lanzettlichen zu den oberen eiförmigen Blättern ist ein ganz unmerklicher. Wenn die als Schwimmblätter ausgebildeten Spreiten sich weniger durchscheinend zeigen, so ist dies mehr auf optische Ursachen zurückzuführen, als auf anatomische Differenzen: bringt man solche Schwimmblätter unter Wasser, so zeigen sie die gleiche durchsichtige Beschaffenheit, wie die dauernd submersen unteren Blätter. Nach den Erfahrungen, die wir bisher sogar mit den „Landformen" typisch heterophyller Arten gemacht haben, muß uns bei P. coloratus eine Anpassungsfähigkeit an das Luftleben wenig wahrscheinlich dünken; dennoch ist hier die Landform sogar ziemlich häufig und wird als var. rotundifolius Mert. et Koch beschrieben. Graebner nennt sie eine Form des flachen, stehenden Wassers, das sich stark erwärmt, was speziell bei dem Münchener Standort gut paßt; wegen

Fig. 22. Potamogeton coloratus. Habitusbild der Landform (nach Herbarmaterial).

der kurzgestielten rundlichen Blättchen ist sie einem Plantago major nicht unähnlich (vgl. Fig. 22). Fryer meint, ungeachtet der zahlreich gebildeten Landformen verlange diese Spezies scheinbar doch eine nasse Atmosphäre, da ihre Zahl in lange aufeinander folgenden Trockenperioden stark dezimiert würde. Baumann (1911) weist auf die Anwesenheit der Spaltöffnungen hin; aber dieses Merkmal ist ein äußerst unsicheres und die Zahlendifferenzen müßten schon beträchtlich sein, wenn man danach Land- und Wasserform unterscheiden wollte. So kann es sehr wohl vorkommen, daß ein Landblatt weniger Stomata aufweist, als ein Schwimmblatt.

Der Münchner Standort für P. coloratus (im sogenannten Schwarzhölzl) ist deshalb besonders instruktiv, weil wir hier sämtliche Formen, die untergetaucht-flutende (nach Fischer v. fluviatilis), die schwimmende (v. vulgaris), die Seichtwasserform (v. helodes Dum.) und endlich die eigentliche Landform (v. rotundifolia M. et K.) in allen Übergängen wenige Schritte nebeneinander vorfinden. So sehen wir in der

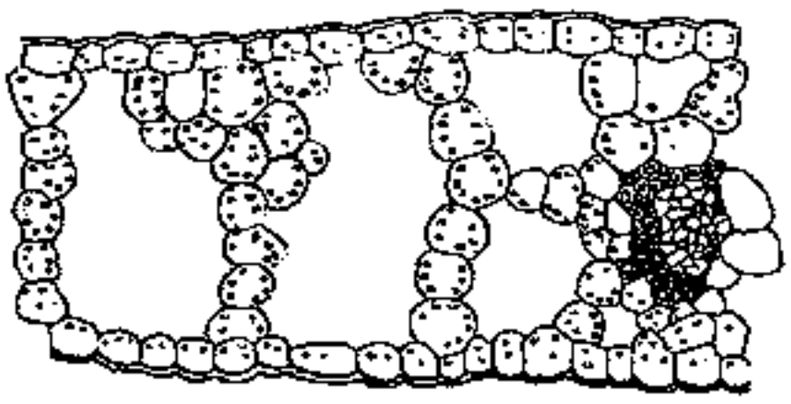


Fig. 23. Potamogeton coloratus. Anatomie eines Luftblattes.

Fig. 24. Potamogeton coloratus. Topfkultur einer scheinbaren Landform. Die über den Rand hinausragenden Blätter sind unter dem Einfluß der Luft geschrumpft.

Mitte des klaren, ziemlich rasch fließenden Baches den Kiesgrund mit den rotbraunen Pflanzen der flutenden Form bedeckt, während an Buchten, oft von überhängendem Rasen und Moos beschattet, die frisch grünen, breiten Schwimmblätter (sofern wir von solchen sprechen wollen) ausgebildet sind. In einer leichten Bodenvertiefung nebenan, die den größten Teil des Jahres mit einer wenige Zentimeter hohen Wasserschicht erfüllt ist, findet sich dann die Schlamm- und Landform, mit Rosetten kleiner, rundlicher, auffällig spröder Blätter, die zwar aus dem Wasser herausragen, aber bei jeder Luftbewegung benetzt werden können; wie sich diese Pflanzen in einem sehr heißen Sommer ver-

halten, war leider im Jahre 1912 nicht festzustellen. Pflanzen von ganz ähnlichem Aussehen enthielt auch das Züricher Herbarmaterial, nach dem auch die Fig. 22 hergestellt wurde; mit den Blütenständen hat es natürlich die gleiche Bewandtnis, wie oben bei P. natans. Besondere anatomische Merkmale waren weder an den von mir gesammelten, noch den getrockneten (Züricher) Landformen zu entdecken, also z. B. von einer Ausbildung von Palisadenzellen ist auch keine Andeutung vorhanden (Fig. 23).

Auch von P. coloratus suchte ich die Landformen in Kultur zu halten und zwar in einer Schale, die etwa zu zwei Drittel mit Erde gefüllt und am Rande mit einem feuchten Moospolster ausgekleidet wurde. In der so entstandenen Vertiefung — gewissermaßen der Bodensenkung — wurden die kleinen Räschen eingepflanzt und mit einer Glasglocke zugedeckt. Die zarte Konsistenz der Blätter und auch alle Angaben über die Lebensfähigkeit solcher Landformen, ließen ein Fortkommen der Kultur sehr fraglich erscheinen, und dennoch schien sich gerade P. coloratus widerstandsfähiger als alle anderen Arten zu erweisen. Eine der im Frühjahr 1912 angesetzten Kulturen hat Sommer und Winter überdauert, die Blätter sind noch jetzt nach mehr als einem Jahr von frisch grüner Farbe und größer als bei der gewöhnlichen Landform; die kurzen Internodien verleihen ihnen das rosettenartige Aussehen. Nachdem sich die Pflanzen von den Folgen des Ortswechsels erholt hatten, brauchten sie nur wenig begossen zu werden. Das Moos und die Glasglocke reichten hin, die Luft genügend feucht zu halten. Zur Blütenbildung war sie allerdings bis jetzt nicht zu bringen, aber das Ganze machte einen üppigen und gesunden Eindruck (Fig. 24). Wie vorsichtig man mit solchen scheinbaren Landformen jedoch sein muß, und wie richtig Fryer in dieser Beziehung über P. coloratus geurteilt hat, zeigte sich, als beim Photographieren die Glasglocke vorübergehend entfernt werden mußte. Die 4 Minuten Belichtungsdauer reichten hin, um die am weitesten herausragenden Blätter zum Schrumpfen zu bringen!

In anderen Fällen zeigten sich denn auch bei der Kultur solcher Landpflanzen wieder ähnliche Erscheinungen, wie vorher bei P. natans und P. fluitans, ein rasches Herabsinken auf ein Schwimm- und Wasserblattstadium, soweit man von einer solchen Unterscheidung Gebrauch machen will (Fig. 25). In einem Falle beobachtete ich auch einmal an einer Achselknospe die umgekehrte Reihenfolge der Blattformen, indem sich als erstes ein rundliches, Luftspreiten ähnliches Blättchen entfaltete, während die folgenden mehr und mehr den submersen Blättern der

var. fluviatilis sich näherten. Anatomische Differenzen lassen sich selbstredend nicht konstatieren, da ja ein prinzipieller Unterschied zwischen Luft-, Schwimm- und Wasserblatt dieser Spezies nicht existiert. Fig. 26 mag den Habitus dieses Pflänzchens darstellen.

In noch einer Beziehung erwies sich P. coloratus als ziemlich brauchbares Versuchsobjekt. Die Früchte sind nämlich verhältnismäßig leicht zur Keimung zu bringen, wenn man sie in fauligem Wasser eine Zeitlang warm stellt. Sofort nach Beginn der Keimung wurden die Pflänzchen getrennt: einige wurden unter Wasser, andere in Luft (natürlich unter Glas) weiterkultiviert. Als Substrat war in beiden Fällen Torferde gewählt worden. In den ersten Tagen ist die Entwicklung annähernd bei beiden gleich, nur daß die Luftblätter von Anfang an etwas gedrungener erscheinen, bald aber werden die Unterschiede deutlicher: Im Wachstum der Landkeimlinge macht sich eine auffällige Verlangsamung und bald völliger Stillstand bemerkbar, ohne daß aber die Pflänzchen zugrunde gegangen wären. Die Wasserkeimlinge

Fig. 25. Potamogeton coloratus. Beginnende Rückschlagserscheinungen bei einer ursprünglichen Landform.

strecken sich zusehends und ihre Blätter gewinnen allmählich das Aussehen der gewöhnlichen, untergetauchten Form (Fig. 27 u. 28). Das Kleinbleiben scheint also auch schon in sehr frühen Stadien eine der

hauptsächlichsten Reaktionen auf die Kultur außerhalb des Wassers zu sein. Von besonderem Interesse war es nun, die anatomischen Verhältnisse zu vergleichen. Wie bei älteren Pflanzen, so zeigten sich auch hier keine prinzipiellen Unterschiede; besonders instruktiv ist auch die Verteilung der Spaltöffnungen: Sowohl Luft- als Wasserkeimpflanze kann sie besitzen und entbehren, ja es schien fast, als ob die durch die Kultur auf dem Lande bedingte Hemmung auch in bezug auf die Stomata sich äußern würde.

Fig. 26. Potamogeton coloratus. Achselsproß, dessen erstes Blatt in der Form einem Schwimm- oder Luftblatt noch gleicht.

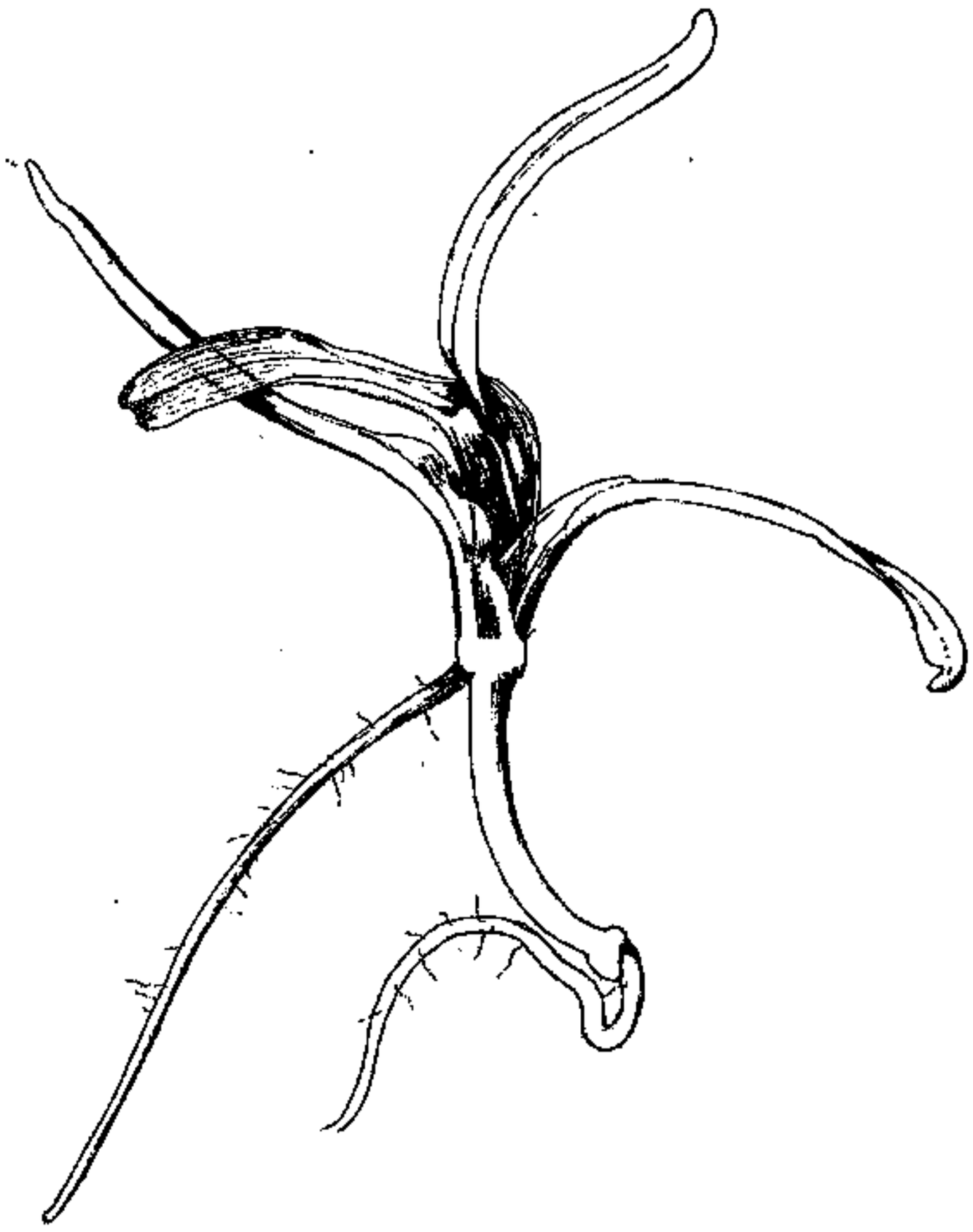


Fig. 27. Potamogeton coloratus. Wasserkeimpflanze.

Was schließlich die Rückschläge auf Jugendformen bei Kultur ohne Substrat in Leitungs- oder destilliertem Wasser anlangt, so reagierten fast sämtliche Versuchsobjekte ungewöhnlich rasch in der bereits bei andern Potamogeton-Arten beschriebenen Weise. Besonders in einem Falle (Fig. 29, 30 u. 31) ging die Reduktion so weit, daß auf die breiteiförmigen Schwimmblätter nicht nur immer schmälere Wasserblätter folgten, sondern daß sogar die sonst nur bei Keimpflanzen zu beobachtende Verschmelzung der Blattspreite mit der Stipel auftritt (vgl. Glück, 1901, pag. 54), also eine vollständige Umkehrung der Blattfolge von dem höchstentwickelten Schwimmblatt bis zu den morphologischen Verhältnissen der Keimpflanze.

Während in Fig. 29 die Übergänge vom Schwimmblatt (*s*) über das schmälere, sonst bei Tiefwasserformen beobachtete Wasserblatt (*w*) zu dem mit der Stipel verwachsenen Blatte (*k*) wiedergegeben ist, sind in Fig. 30 und 31 die beiden obersten Partien vergrößert dargestellt, um den allmählichen Übergang der Stipularbildung zu zeigen.

Fig. 28. Potamogeton coloratus. Landkeimpflanze. Aussehen am 14. Februar (am 14. April hatte sich der Keimling noch nicht weiter entwickelt!)

Anschließend an P. coloratus soll nun der in die gleiche systematische Gruppe[1]) gehörige

Potamogeton alpinus Balbis

behandelt werden.

Anhaltspunkte über das Auftreten von Landformen bei dieser Art konnte ich bis jetzt weder aus der Literatur, noch aus dem mir zur Verfügung stehenden Herbarmaterial gewinnen, doch nach seinem ganzen Bau müßte P. alpinus eigentlich ebenso gut die Fähigkeit besitzen, es auf dem Lande unter günstigen Bedingungen einige Zeit auszuhalten, wie P. coloratus, zumal da ja P. alpinus unter Umständen sogar echte Schwimmblätter bildet.

1) Fischer vereinigt P. coloratus, alpinus und spathulatus zur Gruppe der Chartophylli F.

Wenn diese Spezies hier, in diesem Zusammenhang, besprochen wird, so geschieht dies in erster Linie deshalb, weil sich speziell an

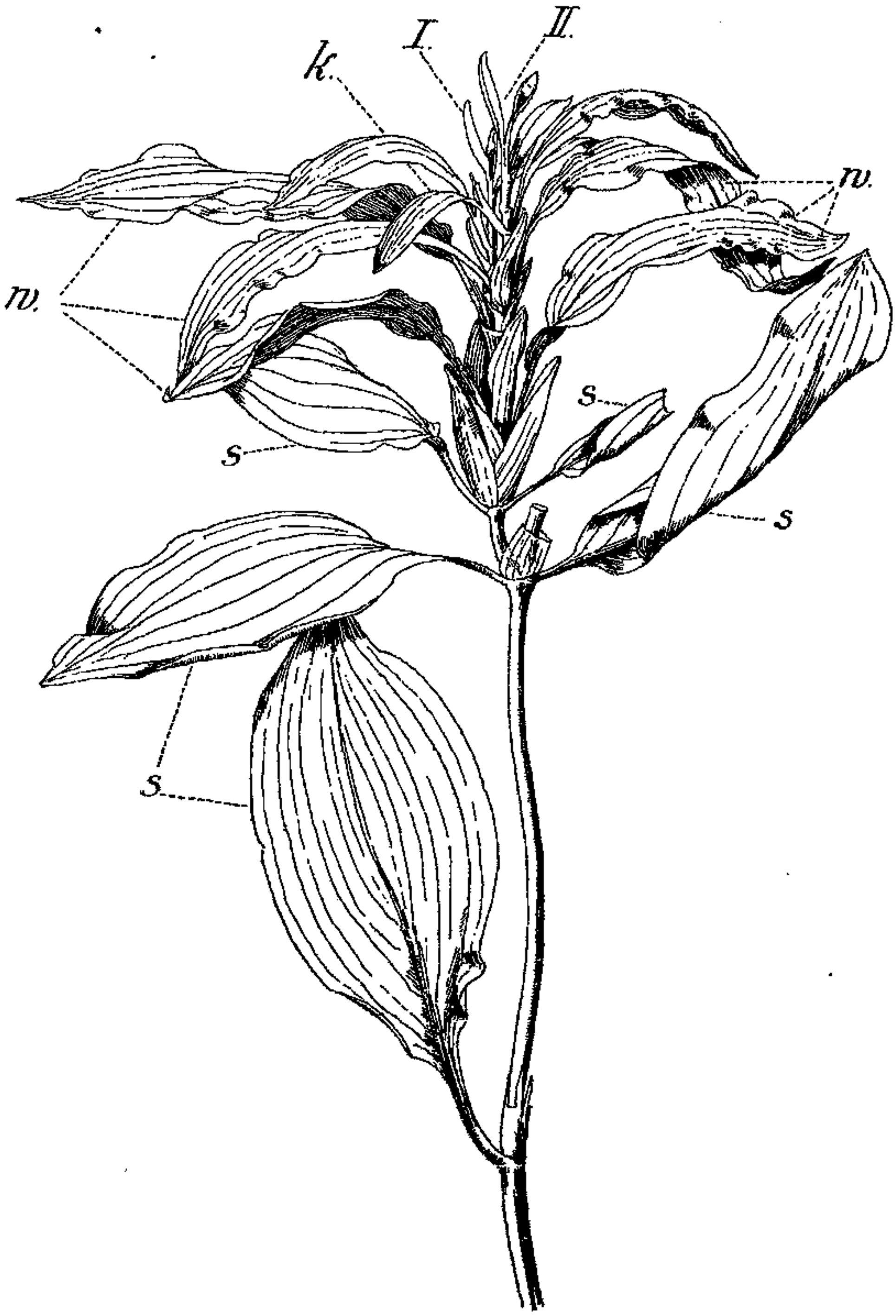


Fig. 29. Potamogeton coloratus. Rückkehr vom Schwimmblattstadium (*s*) zum Keimblattstadium (*k*). Näheres im Text. Details in Fig. 30 und 31.

P. alpinus die Abhängigkeit — oder Unabhängigkeit — der Spaltöffnungsbildung vom umgebenden Medium studieren läßt[1]).

Fig. 30. Potamogeton coloratus. Die in Fig. 29 mit *I* bezeichnete Partie stärker vergrößert.

Goebel (1893, pag. 297) beschreibt u. a. den anatomischen Bau der bei dieser Art nur bisweilen zur Ausbildung gelangenden Schwimmblätter[2]). Da ich im Sommer 1912 kein einziges lebendes Exemplar

1) Vgl. die Notiz bei Neger (Biologie der Pflanzen, Stuttgart 1913), pag. 260.

2) Es heißt dort: „Sie haben auf beiden Flächen Spaltöffnungen; während das Mesophyll der Wasserblätter nur aus einer Zellschicht besteht, ist das der Schwimmblätter viel ausgebildeter und der Blattbau ein deutlich dorsiventraler."

von P. alpinus bekommen konnte, welches Schwimmblätter entwickelt hätte, so war ich auf Herbarmaterial angewiesen. Die kräftigsten dieser Blätter, die ich anatomisch untersuchte, erinnerten schon ziemlich an die Schwimmblätter von P. natans, nur daß die Palisadenzellen keine solche Längenausdehnung erreichen; ihre Ausbildung erinnert vielmehr

Fig. 31. Potamogeton coloratus. Die in Fig. 29 mit *II* bezeichnete Partie stärker vergrößert.

an die, wie man sie bei der oben erwähnten Form von P. natans (f. prolixus) findet, oder etwa an die Schattenblätter der Landpflanzen.

In der von Goebel bei dieser Gelegenheit zitierten Arbeit von Mer wird auf das Vorkommen von Spaltöffnungen unter Wasser hingewiesen. Von dem nämlichen Autor besitzen wir an anderer Stelle

(1882) bemerkenswerte Angaben, welche deutlich erkennen lassen, daß die Bildung von Spaltöffnungen in einem gewissen Entwicklungsstadium auch dann eintritt, wenn die Wasseroberfläche noch nicht erreicht ist. Mer schreibt diese Vergrößerung der Spaltöffnungszahl in einem gewissen Entwicklungsstadium einer in seichtem Wasser oder in Luft eintretenden Verlangsamung des Wachstums zu; die Nährstoffe am Scheitel würden dadurch angehäuft und die Produktion der Spaltöffnungen werde begünstigt, indem an allen Punkten eine Vermehrung der Epidermiszellen eintrete. Weiter heißt es bei Mer: Aus einem ganz analogen Grund trifft man die Spaltöffnungen zweifellos auch an den „feuilles florales".

Tatsache ist, daß dei P. alpinus die den Blüten am nächsten stehenden Blätter Stomata tragen, auch wenn diese Blätter nicht als Schwimmblätter ausgebildet sind, und die Oberfläche des Wasserspiegels nicht erreichten. Die Untersuchung an verschiedenen Pflanzen ergab, daß die Zahl der Spaltöffnungen vom untersten zum obersten Blatte sukzessive zunehme. Besonders auffällig fand ich diese Erscheinung an den hier sich besonders zahlreich entwickelnden Achselsprossen. In der Blütenregion hatten bereits die ersten Blätter dieser büschelig stehenden Sprosse Stomata, sonst entsprachen sie völlig den normalen Wasserblättern.

Wie wenig das Auftreten der Spaltöffnungen vom umgebenden Medium abhängig ist, zeigt auch eine Beobachtuug Sauvageaus (1891, pag. 272): Er hat in einem reißenden Bache Exemplare von P. alpinus gesammelt, welche blühten, ohne jemals Schwimmblätter zu machen; die Internodien waren gestreckt, die Blätter schmal und lang (bis zu 20 cm!). Auf diesen Blättern hat nun Sauvageau immer eine große Anzahl von Spaltöffnungen gefunden, die auf die ganze Oberfläche verteilt waren. Auch einige einschlägige Beobachtungen von Fischer (1907, pag. 45) verdienen Erwähnung: Zur Zeit der Blüte und solange die Früchte noch klein waren, sah er nur wenige Schwimmblätter; 14 Tage später sei alles mit kleinen derben Schwimmblättern überdeckt gewesen. Es ist nicht unmöglich, daß es sich hier gleichfalls um Achselsprosse in der Blütenregion handelt, wo die Stoffe zur Ausbildung von Schwimmblättern vielleicht in höherem Maße zur Verfügung stehen. Die von mir fast regelmäßig beobachteten, Spaltöffnungen tragenden Blättchen der Achselsprosse wären vielleicht der erste Schritt zu solchen Schwimmblättern. Nicht uninteressant ist auch der folgende von Fischer beobachtete Fall, daß nämlich über einer Ähre mit lederigen Stützblättern wieder 1—2 Internodien mit häutigen

Blättern folgten, welche wieder von lederigen abgelöst wurden. Fischer nimmt hier eine allmähliche Erhöhung des Wasserspiegels nach Entwicklung des ersten Ährenstandes an; irgendeine vorübergehende Störung muß wohl hier die Ursache gewesen sein, erstaunlich ist es aber, daß dies Schwimmblattstadium so rasch wieder erreicht wurde. Versuche durch bessere Ernährung das Auftreten von lederigen Blättern in der Kultur zu bewirken, sind weder vor, noch nach der Blütenbildung geglückt. Von den zahlreichen Pflanzen, die ich aus dem Deininger Moor bei München zu diesem Zwecke in den Garten verpflanzen ließ, hat keine einzige auch nur eine Andeutung von Schwimmblättern erkennen lassen, so daß ich fast annehmen möchte, daß es sich hier um eine Rasse handelt, der die Fähigkeit, Schwimmblätter zu bilden, nicht mehr zu entlocken ist. Desgleichen scheiterten auch alle Versuche, die Pflanze auf dem Lande zu kultivieren, gleichviel ob nun von Achselsprossen oder von Winterknospen ausgegangen wurde.

In besonders hohem Maße wird die Fähigkeit, Landformen zu bilden

Potamogeton gramineus

zugeschrieben; nach Graebner soll er selbst auf Wiesen keine Seltenheit sein nnd eine große Widerstandsfähigkeit gegen Trockenheit besitzen; auch der Schilderung Baumann's zufolge kann er das Luftleben monatelang ohne Schädigung ertragen. Nach Fryer sollen diese Landformen es bis zur Anlage von Blütenständen bringen; zur Fruchtreife sind sie jedoch niemals gekommen, in welchem Falle man nach Fryer's Auffassung allein von einer wirklich „amphibischen" Pflanze sprechen dürfe.

Der vergangene Sommer hat Beobachtungen in der freien Natur über diese sonst anscheinend häufigen Landformen leider wiederum unmöglich gemacht, so daß auch hier keine lebenden Landformen zu erhalten waren. Die anatomische Untersuchung von zweifellosen Landformen aus dem Züricher Herbarmaterial ergab denselben Befund wie die vorher beschriebenen Arten: Die Luftspreiten waren von gewöhnlichen Schwimmblättern kaum zu unterscheiden, höchstens die stärkere Cuticula auf der Blattunterseite ließe sich als Abweichung anführen (Fig. 32).

Zum Kultivieren eignet sich diese sonst so plastische Spezies womöglich noch weniger als alle anderen. Es ist nicht einmal gelungen, sie unter normalen Bedingungen auf gutem Substrat in mäßig tiefem Wasser weiterzubringen. Auch Exemplare, die ich mitsamt dem natürlichen Boden in den botanischen Garten setzen ließ, waren nicht am

Leben zu erhalten. Gerade P. gramineus hat sich als ganz außergewöhnlich empfindlich auch gegen Leitungswasser erwiesen. Aber auch die Rückschlagserscheinungen, die sonst so leicht zu erhalten sind, blieben hier aus, ebenso scheinen sich außerhalb des Wassers aus Rhizomknollen keine Pflanzen weiter zu entwickeln; nach Entfaltung von wenigen Wasserblättern, die wie die submersen vereinzelte Spaltöffnungen zeigen, stellen sie das Wachstum ein. Die Rückkehr zur Jugendform, wie sie Goebel (1893, Fig. 89) abgebildet hat, konnte übrigens auch damals nur an axillären Ausläufern beobachtet werden; ein Zurücksinken auf die Wasserblätter am ursprünglichen Hauptsproß scheint hier nicht vorzukommen. An eine Veränderung der Blattformen allein durch Veränderung der Nahrungsbedingungen will insbesondere Baumann (1911) nicht recht glauben; der Schein ist auch allerdings gegen diese sonst so leicht zu bestätigende Annahme. Doch kann man in aufsteigender Reihenfolge sehr schön alle Übergänge von den Wasser- zu den Schwimmblättern beobachten, und man möchte daher doch glauben, daß auch das Umgekehrte möglich sein sollte. Daß es im Experiment bisher noch nicht gelungen ist, mag vielleicht seine Ursache darin haben, daß die Schwimmblätter gegen Versenken unter den Wasserspiegel auffallend empfindlich sind und mitsamt dem ursprünglichen Vegetationspunkt absterben, wodurch die Pflanze dann auf Vermehrung durch Achselsprosse angewiesen ist, die wie gewöhnlich, mit Wasserblättern beginnen; ein solcher Fall ist auch der von Goebel beschriebene. Für die Gestaltungsverhältnisse bei den Landformen ist es nun wichtig, ob aus solchen Achselsprossen nicht unter Umständen sofort breite Schwimmblätter oder wenigstens doch Übergangsblätter entstehen können. Wenn Pflanzen auf dem Wasserblattstadium trocken gelegt werden, so sollen nach Fryer die bereits angelegten Blätter zugrunde gehen und durch kleine Blattrosetten an den Knoten ersetzt werden. Ob diese sofort als Schwimmblätter ausgebildet sind, geht aus der betreffenden Stelle nicht hervor. Nach Graebner würden die untergetauchten Blätter fehlen oder vereinzelt auf der Schlammoberfläche liegen. Auch in dem mir zur Verfügung stehenden Herbarmaterial von Landformen waren meist einzelne Übergangsblätter vorhanden. Die Seichtwasserform (v. stagnalis Fischer), welche leicht in die Landform übergehen kann, zeigt bisweilen Achselsprosse mit nur einem Wasserblatt, auf

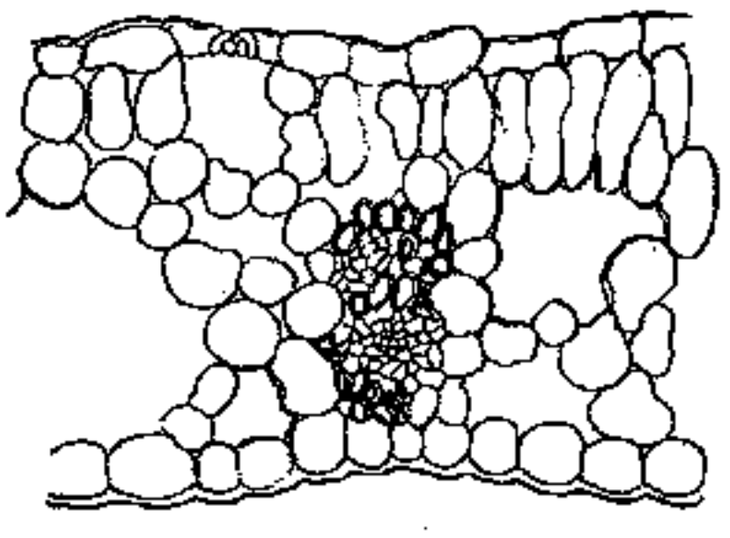


Fig. 32. Potamogeton gramineus (nach Herbarmaterial). Querschnitt dureh ein Blatt der Landform.

welches dann sofort breite, allerdings noch etwas durchscheinende Schwimmblätter folgen. Das erste Blatt zeigt fast keine Spreite und ähnelt sehr den phyllodienartigen Gebilden, die man bei keimenden Rhizomknollen dieser Spezies sehr häufig beobachten kann und die oft auch für P. Zizii und P. lucens beschrieben werden. In Fig. 33 ist eine derartige Seichtwasserform wiedergegeben.

Fig. 33. Potamogeton gramineus (nach Herbarmaterial). Die Achselsprosse beginnen mit breiten, aber noch etwas durchscheinenden Schwimmblättern.

Von dem nahe verwandten

Potamogeton Zizii

sind ebenfalls Landformen bekannt, die im allgemeinen dieselben Verhältnisse wie P. gramineus aufweisen, wie denn überhaupt P. Zizii öfters mit einem P. gramineus in vergrößertem Maßstabe verglichen wird. Nach Fischer bildet die Landform eine auf feuchtem Schlamm liegende Blattrosette; ganz ohne Primärblätter scheinen jedoch die Landformen auch hier nicht zur Ausbildung zu gelangen; wenigstens habe ich an dem Herbarmaterial als Vorläufer der eigentlichen Schwimmblätter immer einige phyllodienartige und häutige Blätter beobachtet. Die Grenzen sind hier allerdings noch schwerer zu ziehen als bei P. gramineus, weil die untergetauchten Blätter von vornherein breiter sind als bei diesem. Nach Baumann sind die Blätter vollständig dem Luftleben „angepaßt“ und besitzen auf beiden Seiten Spaltöffnungen.

Daß die „Anpassung“ nicht sehr weitgehend ist, zeigt wohl der in Fig. 34 gegebene Querschnitt einer solchen Luftspreite. Lebendes Material konnte ich von P. Zizii überhaupt nicht bekommen, so daß eine experimentelle Prüfung einstweilen unterbleiben mußte.

Aus dem gleichen Verwandtschaftskreis wären noch zu erwähnen P. coriaceus Nolte, P. nitens Weber und P. varians Morong, Arten, welche schwer zu bekommen sind, von denen aber ebenfalls Landformen beschrieben werden. Besonders auf die ausführlichen Angaben Fryer's (1887) über die letztgenannte Art soll hier der Vollständigkeit halber verwiesen werden. Fryer nennt diese Spezies die bemerkenswerteste in bezug auf ihre Fähigkeit, einer extremen Trockenheit und Hitze Widerstand zu leisten. Besonders die nun folgenden Angaben erscheinen mehr als zweifelhaft, wenngleich die Beobachtungen dieses Autors sonst den Eindruck größter Sorgfalt und Gewissenhaftigkeit hervorrufen. Die Pflanze soll in einem ausgetrockneten, grasbewachsenen Teich mehrere Wochen ohne Schaden in einer Sonnentemperatur fortgekommen sein, die oft 100° überschritt (hoffentlich „Fahrenheit“)[1]! Aber selbst diese anscheinend sehr widerstandsfähige Form hat zwar geblüht, nie aber fruktifiziert. Dagegen sollen Anzeichen vorhanden sein, daß die Pflanzen, ohne zeitweise wieder untergetaucht zu leben, mehrere Jahre ausdauern. Fryer kannte in einem dieser ausgetrockneten Teiche die Landformen jahrelang, ehe er imstande war, die Wasserform überhaupt einmal anzutreffen. Den Schwimmblättern scheinen nach Fryer auch bei dieser Art häutige und schmälere Blätter vorherzugehen. Es erscheint nicht sehr wahrscheinlich, daß die durchscheinenden, doch jedenfalls ähnlich wie etwa bei P. coloratus gebauten Blätter, wirklich eine solche Zähigkeit besitzen. Die anatomische Untersuchung würde wohl auch keine bedeutenden Unterschiede ergeben.

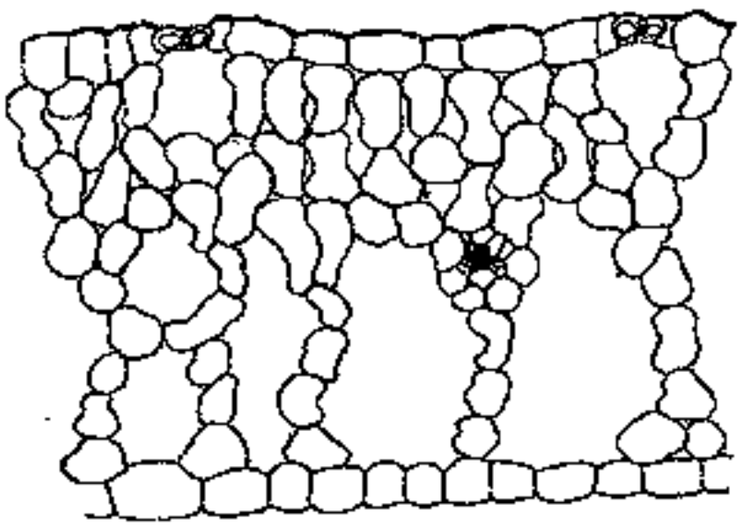


Fig. 34. Potamogeton Zizii (nach Herbarmaterial). Blattquerschnitt der Landform.

Alle bisher besprochenen Arten sind entweder immer, oder doch bisweilen imstande, lederige Schwimmblätter auszubilden[2]) und scheinen daher zur Erzeugung von Landformen immerhin einigermaßen geeignet. Bei dem nun zu besprechenden

---

1) Auch so wären es immerhin ca. 38° C.
2) P. coloratus dürfte an der Grenze stehen.

Potamogeton lucens

kann man von Schwimmblättern wohl kaum mehr reden; Fryer hat sorgfältig nach Schwimmblättern gesucht, aber selbst in ganz seichten und warmen Gewässern niemals auch nur eine Andeutung gefunden. Sobald die Pflanze vollständig an die Luft gesetzt wurde, vertrocknete sie, ebenso wie auch P. praelongus. Tiselius soll eine Landform angeben (nach Ascherson u. Graebner im „Pflanzenreich"). In ganz feuchter Luft ist es mir einmal gelungen, junge Knospen 14 Tage lang am Leben zu erhalten; von einer Fähigkeit, Landformen zu bilden, kann natürlich keine Rede sein. Wenn P. lucens dennoch in diesem Zusammenhange erwähnt wird, so geschieht dies hauptsächlich wegen einer Angabe Sauvageau's (1891, pag. 271) bezüglich der Verteilung der Spaltöffnungen, woraus ersichtlich ist, daß die Ausbildung dieser Organe noch von ganz anderen Faktoren als dem Vorhandensein oder Fehlen des Wassers abhängig ist. Von den völlig submersen Blättern (unter einer mehrere Zentimeter dicken Eisschicht!), welche Sauvageau im November untersuchte, zeigten alle Spaltöffnungen[1]) auf beiden Seiten; im folgenden Juni wurden vom gleichen Standort wieder Pflanzen untersucht: Die Spaltöffnungszahl war eine bedeutend größere, auf einer Fläche von $2^1/_2$ qcm mehr als 300. Es ist hierin vielleicht eine analoge Erscheinung, wie die Herbstrückschläge bei den heterophyllen Arten, zu erblicken. Dagegen war die Zahl verhältnismäßig gering bei Pflanzen, welche Sauvageau absichtlich in einem weniger tiefen Bassin kultivierte. Wahrscheinlich waren hier Störungen, wie sie beim Verpflanzen hervorgerufen werden, von hemmendem Einfluß; auch kam es vor, daß in tiefem Wasser die untersten Blätter mehr Spaltöffnungen besaßen, als die in der Nähe der Oberfläche — lauter Erscheinungen, die wenig für einen direkten Einfluß des Mediums sprechen. Auf analoge Verhältnisse bei Zanichellia soll später noch hingewiesen werden. — Von

Potamogeton perfoliatus

hat zwar Meyer (in Flor. Hann.) eine Landform aufgeführt, die aber jetzt doch allgemein als Schlammform (auch „echte" Landformen sind eigentlich nichts viel anderes!) betrachtet und von Meyer selbst mit seiner var. densifolius als synonym bezeichnet wird[2]). Fischer beschreibt weiterhin noch eine angebliche Landform dieser Spezies, welche am Chiemsee gesammelt wurde und fast ganz undurchsichtige

1) Ob funktionierende, ist nicht angegeben.

2) Die Angaben sind der Arbeit Fischer's entnommen.

Blätter besitzen soll; jedenfalls ist die Zugehörigkeit zu dieser Spezies zweifelhaft [1]).

Diese verschiedenen Angaben haben mich veranlaßt, einmal auch experimentell zu versuchen, ob P. perfoliatus nicht etwa doch in Luft fortzubringen sei: Es gelang, aus Rhizomen Pflänzchen heranzuziehen,

Fig. 35. Potamogeton densus. Ausgangsmaterial vor der Kultur in destilliertem Wasser.

deren Blätter kleiner und rundlicher waren und dichter gedrängt standen, aber keinerlei anatomische Unterschiede aufwiesen. In feuchter Luft konnten einzelne Exemplare etwa 1 Monat lang am Leben erhalten werden, faulten aber schließlich von unten her ab. Spaltöffnungen habe

1) Fischer glaubt nunmehr diese angebliche Landform einem P. gramineus oder vielleicht P. gramineus × perfoliatus zurechnen zu müssen (nach briefl. Mitteilung).

ich selbst bei P. perfoliatus nicht beobachtet, dagegen sollen nach Sauvageau (1891, pag. 272) bisweilen auf der ganzen Oberfläche solche vorkommen (vgl. auch die Arbeit Uspenskij's).

Versuche, durch Einleiten von Kohlensäure, Kultur in Zuckerlösungen und Zusatz von $CuSO_4$ (vgl. Goebel, 1908, pag. 45), die Pflanze zur Bildung von Spaltöffnungen zu veranlassen, mißlangen; nur die von Goebel für Myriophyllum angegebene Anthocyan-Färbung bei Kultur in Zuckerlösung habe ich auch hier erhalten, außerdem in $CuSO_4$ eine Verkleinerung der Blätter und Verkürzung der Internodien; von Spaltöffnungen aber war nichts zu sehen [1]). — Von

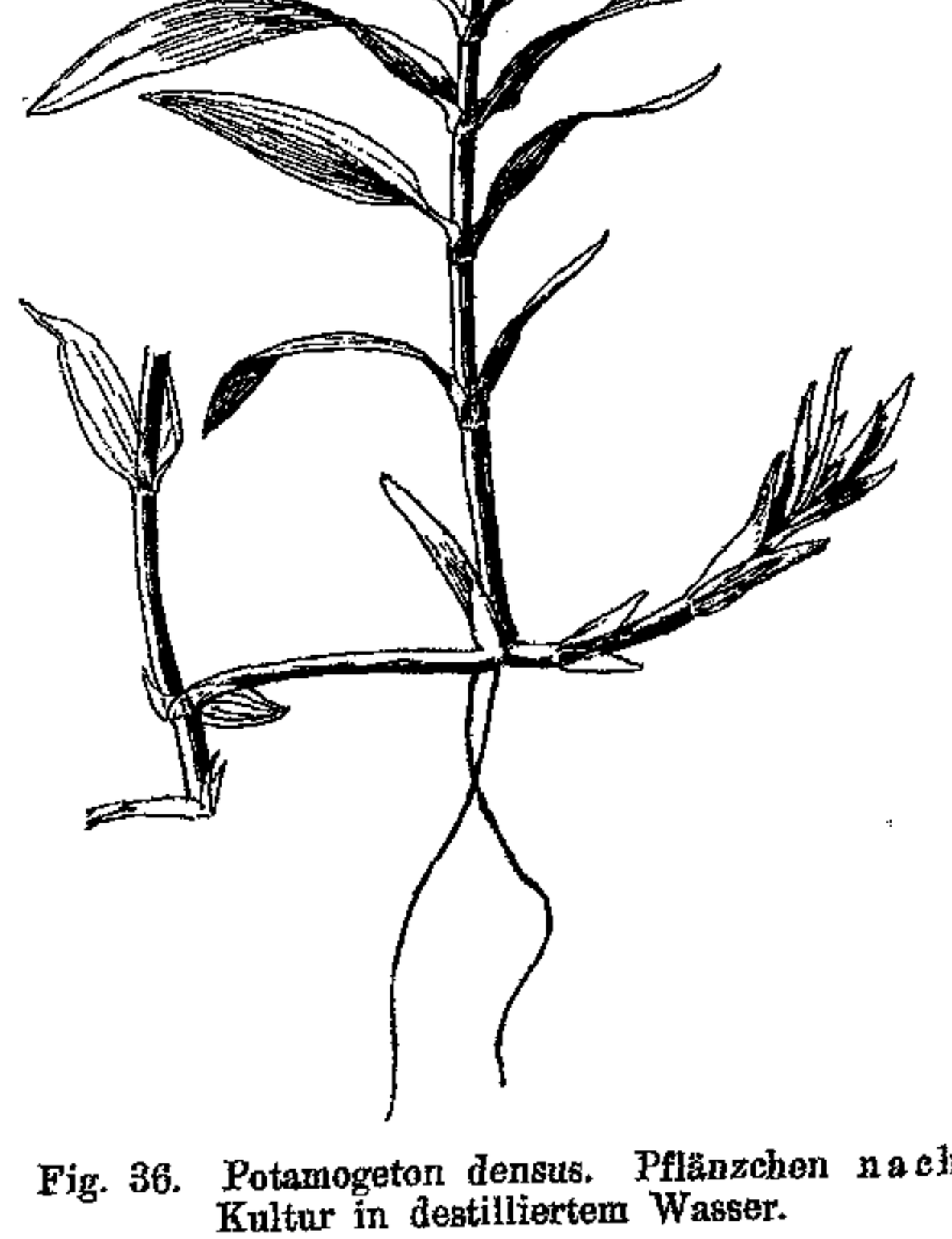


Fig. 36. Potamogeton densus. Pflänzchen nach Kultur in destilliertem Wasser.

Potamogeton densus wird über Landformen nirgends etwas angegeben, doch soll er bisweilen Spaltöffnungen besitzen, aber anscheinend ohne jede Regelmäßigkeit. Sauvageau (1891, pag. 273) fand bald in größerer und geringerer Tiefe gleich viele (20—40 pro Blatt), bald hatten die tiefer untergetauchten Blätter gar keine und die oberen eine größere Anzahl. In feuchter Luft ist P. densus nicht länger als 14 Tage fortzubringen.

Selbst bei Kultur unter anscheinend ganz normalen Verhältnissen, in frischem Leitungswasser, bei guter Beleuchtung und auf gutem Boden,

1) Vgl. Nachtrag auf pag. 212.

zeigt sich P. densus auffallend empfindlich. Durch Kultur in destilliertem Wasser gelang es, eine Form zu erzielen, die z. B. nach Graebner (1908, pag. 498) selten und nur in stark fließendem, klarem Wasser zur Ausbildung gelangt und in der Natur als var. setaceus unterschieden wird. Fig. 35 u. 36 soll einen Vergleich ermöglichen zwischen den Dimensionen der normalen Pflanze und dieser in destilliertem Wasser erhaltenen Form, die übrigens kräftig assimilierte und eine frischgrüne Farbe besaß. Wie in vielen anderen Fällen, so dürften eben auch hier Gestaltungsverhältnisse, die dem fließenden Wasser als solchem zugeschrieben werden, lediglich auf Verschlechterung der Ernährung zurückzuführen sein, ein Punkt, worauf wir später bei Scirpus lacuster noch zurückkommen werden.

Wir sind nun bereits zu der Gruppe von Potamogeton-Arten gelangt, die niemals zweierlei Blattformen, sondern nur submerse Blätter ausbilden und die im allgemeinen (vgl. Goebel, 1893, pag. 243) als spaltöffnungslos betrachtet werden. Wie wir bereits bei den drei letzten Potamogeton-Arten sahen, muß man in bezug auf ein Urteil über Fehlen oder Vorhandensein von Spaltöffnungen sehr vorsichtig sein, und so liegen tatsächlich auch Angaben über Stomata für die Gruppe der „Graminifolii Fries“ vor; auch die Bildungsmöglichkeit von Landformen ist bei manchem Vertreter dieser Gruppe mindestens ebenso gut denkbar als bei P. perfoliatus. So hat Goebel (1908, pag. 52) z. B. von

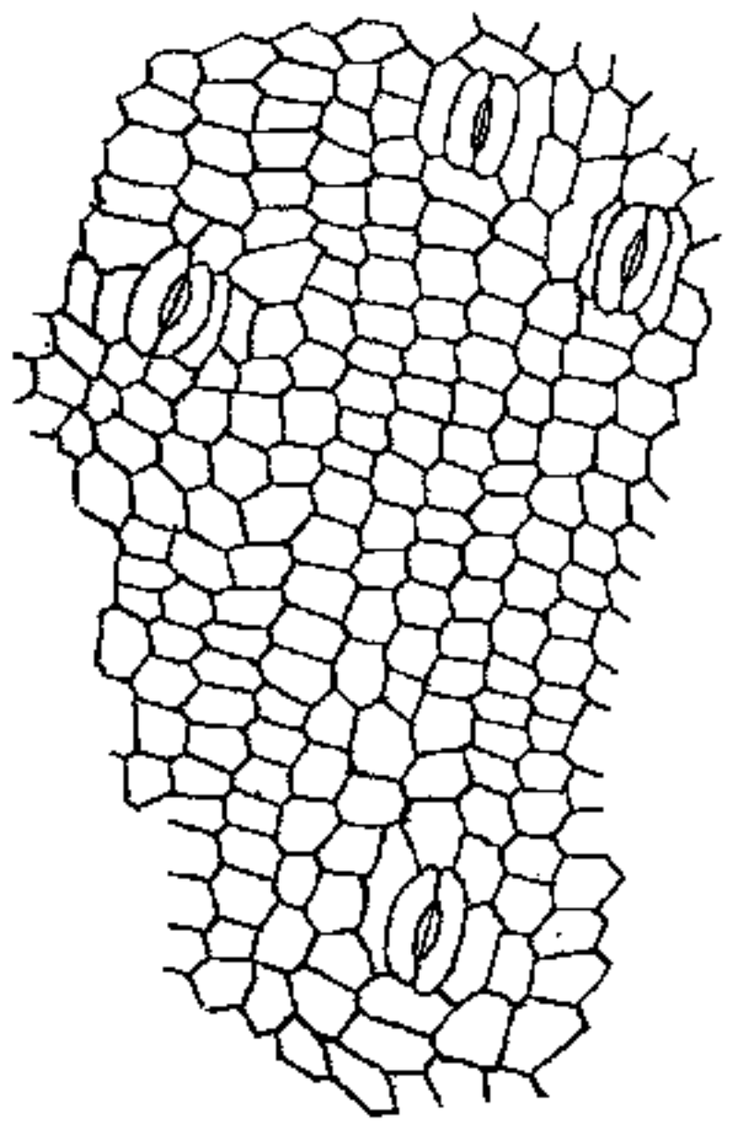


Fig. 37. Potamogeton pectinatus. Blattoberseite einer Landform (nach Herbarmaterial).

Potamogeton pectinatus

Landformen beobachtet, welche blühten und Blätter mit zahlreichen Spaltöffnungen besaßen. Auch Baumann (1911) gibt an, „daß zuweilen angeschwemmte oder aufs Trockene gelangende Pflanzen dieser Art noch einige Zeit außer Wasser zu vegetieren vermögen; ihre reduzierten, dem Luftleben „angepaßten“ Stengel und Blätter besaßen zahlreiche Spaltöffnungen. Sauvageau (1891, pag. 273) hat an P. pectinatus anscheinend nur wenige und an den übrigen Arten dieser Gruppe gar keine Stomata gefunden. Schenck (1886, Cassel) beschreibt zwar eine größere und kleinere Rasse, aber von Spaltöffnungen oder gar

Landformen erwähnt er nichts, wie er überhaupt das Vorkommen von chlorophyllfreier Epidermis und Spaltöffnungen an submersen Pflanzen nur als vereinzelte Ausnahmen betrachtet. Bei der Durchsicht des Münchner Herbarmaterials ist mir besonders eine Pflanze aufgefallen, die jetzt zwar unter P. filiformis liegt, aber vom Sammler als P. pectinatus f. terrester bezeichnet worden war. Mag die Zugehörigkeit zu der einen oder anderen Art auch zweifelhaft sein, so viel steht jedenfalls fest, daß die Blätter zahlreiche Spaltöffnungen besaßen, auf der

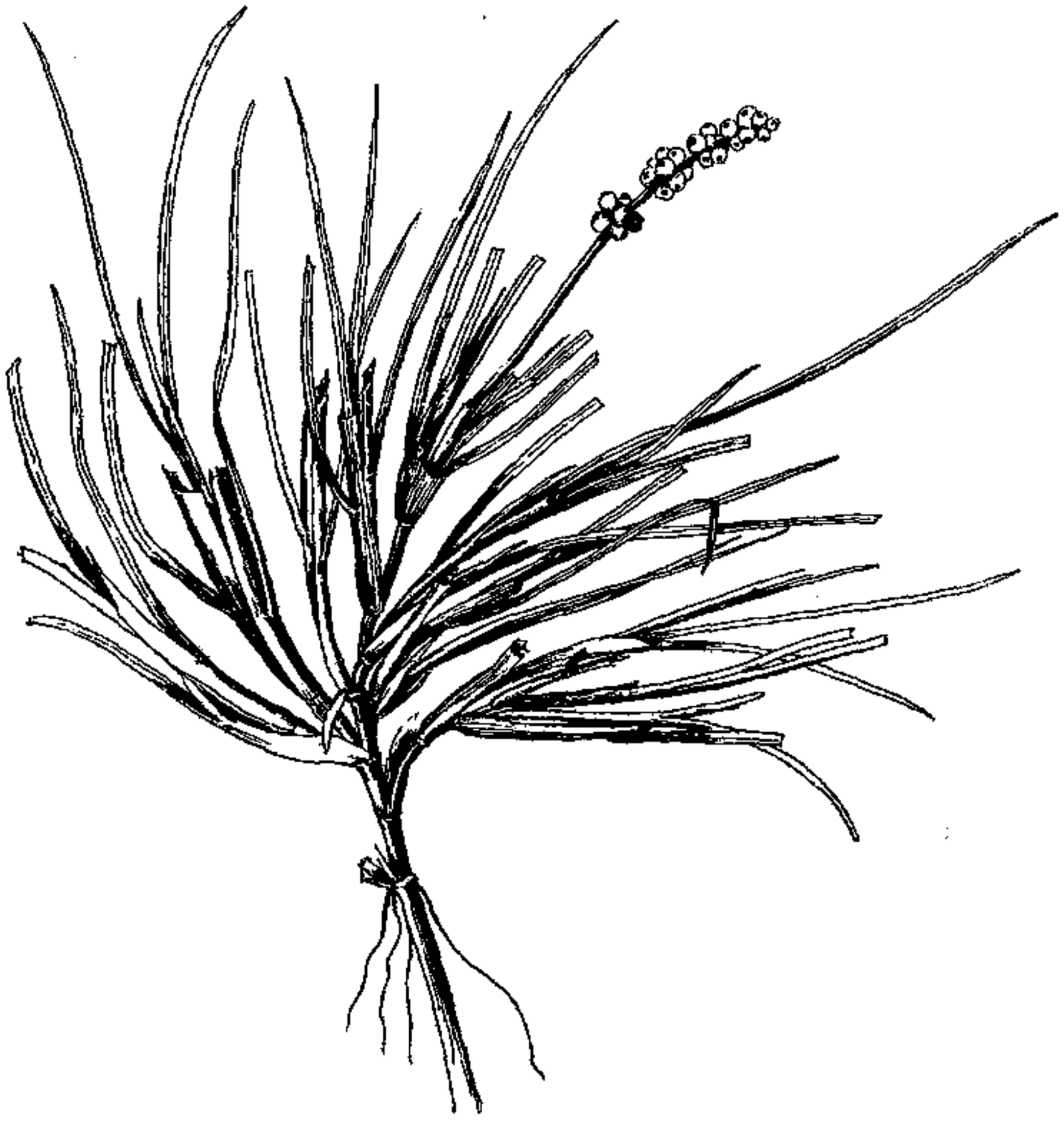


Fig. 38. Potamogeton pectinatus (nach Herbarmaterial). Landform, Habitus.

Ober- und Unterseite über die ganze Fläche verteilt, und zwar nicht rudimentär, sondern zum Teil ganz normal gebaut (Fig. 37); der dichtgedrängte, büschelige Wuchs und die kurzen Internodien lassen es gleichfalls sehr wohl möglich erscheinen, daß eine außerhalb des Wassers wachsende Form vorliegt (Fig. 38). Außerdem kann der Sammler doch nicht ohne weiteres von einer Landform reden, so daß man seiner Angabe über die Standortsverhältnisse auf alle Fälle Glauben schenken muß.

Die Angaben Goebels und Baumanns, sowie dieser Herbarbefund haben mich veranlaßt, P. pectinatus versuchsweise auf dem Lande zu kultivieren. Das Experiment glückte, besonders wenn von Rhizomknollen ausgegangen wurde, über Erwarten gut. Es gelang, einzelne Pflänzchen monatelang am Leben zu erhalten; die Kultur war zwar unter Glas, wurde aber nur spärlich gegossen. Prinzipielle anatomische Unterschiede gegenüber dem Typus zeigten aber diese wie die Herbarpflanzen ebensowenig als alle bisher besprochenen „Landformen".

Jedenfalls ist durch diese Versuche erwiesen, daß auch grasblätterige Potamogeton-Arten außerhalb des Wassers eine Zeitlang zu vegetieren vermögen. P. pectinatus gedeiht zum mindesten auch nicht schlechter als etwa P. natans auf dem Bandblattstadium.

Besonders bemerkenswert ist endlich noch die Beobachtung Goebel's an Exemplaren von P. pusillus (1893, pag. 243 u. 297), welche nicht nur Spaltöffnungen auf beiden Seiten der Blätter trugen, sondern sogar eine Art Stielansatz aufwiesen, also eine gewisse Annäherung an die Ausbildung von Schwimmblättern. Gleichviel, ob hier eine wirkliche Landform vorlag oder ob das Auftreten von Spaltöffnungen mit den blütenbildenden Stoffen in Beziehung zu bringen ist, die Tatsache allein, daß hier Spaltöffnungen vorkommen, ist auffällig, da diese Angabe die einzige in der Literatur ist. Nach langem Suchen ist es mir gelungen, an anscheinend normalen Wasserformen an den obersten Blättern, die unmittelbar den Blüten vorhergehen, gleichfalls Stomata aufzufinden[1]). Die von Goebel beschriebene Annäherung an Schwimmblätter ist außerdem auch deshalb von Interesse, weil es außereuropäische Arten gibt, die, wenn ihnen die Schwimmblätter fehlen, einem P. pusillus zum Verwechseln ähnlich sein sollen. Sauvageau meint damit den P. Vasey Robbins, der nach Graebner (1907, pag. 49/50) überhaupt nur selten Schwimmblätter hervorbringt und nur in seichtem Wasser[2]). Diese Ähnlichkeit soll durchaus nicht nur eine äußerliche sein, sondern nach Sauvageau auch in der Zahl der Blattnerven, der Parenchymausbildung usw. begründet sein. Bei den übrigen Potamogeton-Arten aus dem Verwandtschaftskreis von P. pusillus konnte ich an Stichproben aus Herbarmaterial zwar bis jetzt keine Spaltöffnungen beobachten, doch dürfte ihr Vorkommen wohl bei allen Potamogeton-Arten möglich sein.

In diesem Zusammenhang soll schließlich auch

---

1) Versuche über das Wachstum von P. pusillus auf dem Lande werden im Laufe des Sommers noch nachgeholt.

2) Diese Schwimmblätter sind nur 8—10 mm lang und 4—6 mm breit.

Zanichellia

nicht unerwähnt bleiben. Hier ist es wieder Sauvageau, dem wir Angaben über Spaltöffnungen verdanken. Bei Z. repens hat er stets auf der Ober- und Unterseite Stomata vorgefunden, und zwar von Blättern, die immer untergetaucht waren. Die Zahl soll in der Nähe der Oberfläche gestiegen sein. Z. pedicellata besaß bald gar keine, bald wieder bis zu 20 pro Blatt.

Ich habe lebendes Material von Zanichellia gleichfalls auf Spaltöffnungen hin untersucht und dabei gefunden, daß sie, wenn sie überhaupt auftreten, nur an den obersten Blättern zu finden sind, die aber oft noch weit von der Wasseroberfläche entfernt sind; ihr Vorkommen ist also von anderen Faktoren, als dem Medium, abhängig. Ein Versuch, Zanichellia am Lande zu kultivieren, mißlang; dagegen konnte ich Keimpflanzen einige Wochen am Leben erhalten. Spaltöffnungen traten hier aber niemals auf!

Bei Versuchen, ob etwa durch bessere Ernährung (in Zuckerlösung) die Zahl der Stomata zu erhöhen sei, erhielt ich zwar in verschiedenen Fällen auf den obersten Blättern Stomata; da diese aber, wie gesagt, auch sonst vorkommen, darf auf diese Erscheinung wohl kaum Wert gelegt werden.

Nach allem, was aus der früheren Literatur[1]) zu entnehmen und aus dem spärlichen Material an getrockneten und lebenden Pflanzen sowie aus den wenigen positiven Versuchsergebnissen zu ersehen war, möchte ich die Frage nach der Anpassungsfähigkeit der Gattung Potamogeton an das Landleben etwa folgendermaßen beantworten:

Wenn wir bei der ursprünglichen Fassung des Begriffes „Landform“ bleiben, so können wir selbst den mit lederigen Schwimmblättern versehenen Potamogeton-Arten dieses Prädikat nur in beschränktem Maße zuerkennen und müssen in diesem Punkte Fryer (1887) beipflichten, der, obgleich ihm äußerst widerstandsfähige Arten bekannt waren, doch die der Luft ausgesetzten Individuen als „stunted growths“ bezeichnete.

Neuerdings hat wohl am treffendsten Raunkiaer (1895/99, pag. 32) diese Landformen charakterisiert; seine Anschauung hierüber hat sich im großen und ganzen durch die vorliegenden Untersuchungen nur bestätigt. So heißt es am Schluß des betreffenden Absatzes: „Wahrscheinlich können alle mit Schwimmblättern ausgestatteten Pota-

1) Die Literaturangaben, besonders aus systematischen Werken, machen natürlich in keiner Weise Anspruch auf Vollständigkeit.

mogeton-Arten unter günstigen Verhältnissen Landformen bilden, und vermutlich kann man auch die Arten, welche ausschließlich submerse Blätter haben, zum Wachsen außerhalb des Wassers bringen, wenn man die Luft hinlänglich feucht hält, so daß eine zu starke Verdunstung verhindert wird."

Diese „günstigen Verhältnisse" sind in der Natur eben dann gegeben, wenn die Pflanzen gegen eine allzu starke Transpiration geschützt sind, sei es, daß sie in einem Sphagnum-Polster, sei es in einem feuchten, schattigen Graben oder auf Schlammgrund wachsen. Überall, wo diese Bedingungen erfüllt sind, werden sich solche scheinbare Landformen bilden können und auch geraume Zeit ausdauern, vorausgesetzt, daß die Bewurzelung eine kräftige ist und die Pflanze vor sonstigen schädlichen Einflüssen geschützt bleibt. Gerade das letztere aber ist es, was sich bei der Laboratoriums- und Gewächshauskultur nur schwer verwirklichen läßt. Gelingt es, alle Schädigungen, welche der Transport und das Verpflanzen mit sich bringt, möglichst auszuschalten, dann werden wohl so ziemlich alle Potamogeton-Arten außerhalb des Wassers, aber in wasserdampfgesättigter Atmosphäre zu kultivieren sein; nur darf man sich dabei nicht der Illusion hingeben, wirkliche Landpflanzen erhalten zu haben! Sie besitzen kein anatomisches Merkmal, das sie nicht auch unter normalen Bedingungen aufweisen können. Wesentlich für alle Landformen ist der sehr gedrungene Wuchs, der sich besonders in der Verkürzung der Internodien ausspricht, außerdem die Verkleinerung der Blätter und Interzellularräume. Palisadenparenchym kommt nur bei solchen Formen zur Ausbildung, wo es auch an normalen Schwimmblättern auftritt; ebenso besitzt die Blattunterseite, wie die aller echten Schwimmblätter, ein lakunöses Parenchym; echtes Schwammparenchym, eines der besten Kennzeichen echter Luftblätter fehlt diesen Landformen ebenso wie den Wasserformen. Auf Zahl und Auftreten von Spaltöffnungen endlich darf kein allzugroßes Gewicht gelegt werden. Bei den gleichblätterigen Arten können die untergetauchten Blätter ebenso wie die Luftblätter Stomata besitzen, — bei den heterophyllen kann die Unterseite der Schwimmblätter ebenso mit Spaltöffnungen ausgestattet sein, wie die der eigentlichen Luftblätter; von einer Umkehrung des Verhältnisses — daß die Unterseite mehr Stomata besitzt als die Oberseite — kann vollends keine Rede sein. Volkens (1884, pag. 12) gibt allerdings unter amphibischen Pflanzen, bei welchen diese Umkehrung eintritt, nicht nur Marsilia (für die es tatsächlich nachgewiesen ist) u. a. an, sondern auch Potamogeton. Welche Spezies damit gemeint ist, konnte ich nicht ermitteln.

Die wenigen Unterschiede, die zwischen Land- und Wasserformen zu ermitteln waren, sind also im Grunde nur gradueller Natur; von einer Anpassung kann man jedenfalls hier noch weniger als bei anderen Wasserpflanzen sprechen. Die Rückschlagserscheinungen bei den heterophyllen Formen zeigen außerdem deutlich, daß wir es bei den Wasserblättern mit einem Beharren bzw. Zurücksinken auf die Jugendform zu tun haben, was ganz unabhängig vom jeweiligen Medium durch die verschiedenartigsten Schädigungen erzielt werden kann.

II. Über das Auftreten von Laubblättern bei Scirpus lacuster und einigen anderen „blattlosen" Cyperaceen.

Wenn wir die wichtigsten Vertreter der formenreichen Familie der Cyperaceen auf die Ausbildung ihrer Vegetationsorgane hin uns ansehen, so können wir feststellen, daß bei vielen Laubblätter in großer Anzahl zur Entwicklung gelangen, — daß bei anderen deren Zahl nur eine verhältnismäßig geringe ist, während schließlich auch solche vorhanden sind, wo die Bildung von echten Blattspreiten ganz — oder nahezu ganz — unterdrückt wird[1]). Eine solche absteigende Reihe von reich beblätterten bis zu blattlosen Formen läßt sich nun nicht nur in der ganzen Familie, sondern auch innerhalb einzelner Untergruppen und selbst einzelner Gattungen konstatieren. Ein besonders günstiges Beispiel bietet uns die Gruppe der Scirpeen. Die einen, etwa Formen wie Scirpus silvaticus, gehen erst nach Ausbildung einer Anzahl von Laubblättern zur Bildung der Blütenstandsachsen über, während bei anderen, z. B. Scirpus lacuster, die Spreitenblätter nur bisweilen auftreten oder nur als Rudimente sich finden. Wieder andere gelten endlich im allgemeinen für vollständig blattlos, so z. B. Vertreter der Gattung Heleocharis, Scirpus polifer, Isolepis gracilis u. a. m.

Wie in der Einleitung erwähnt wurde, soll ausgegangen werden von

Scirpus lacuster,

der als Typus für die bei den Cyperaceen weit verbreitete Erscheinung gelten mag, daß die Assimilationsarbeit den Blütenstandsachsen übertragen wird, während die Blätter selbst nur als Scheidenblätter ausgebildet sind. Schon das Vorkommen rudimentärer Spreiten an den obersten dieser Niederblätter läßt vermuten, daß die Fähigkeit, echte

---

1) So zeigen z. B. infolge dieses Fehlens der Spreiten zwei sonst systematisch weit entfernte Pflanzen eine große habituelle Ähnlichkeit: Lepironia mucronata und Scirpus lacuster.

Laubblätter zu bilden, latent vorhanden sein dürfte und unter Umständen wieder hervorgerufen werden könnte.

Der erste, welcher das Vorkommen von grasähnlichen Blättern in tiefem oder strömendem Wasser erwähnt hat, dürfte wohl Scheuchzer gewesen sein (vgl. Goebel, 1893, pag. 285). Meist aber wurden diese Blätter entweder ganz übersehen [1]) oder doch mißdeutet, so von Tournefort, der sie für eine Alge hielt, während sie andere mit Vallisneria [2]) verwechselten. Von älteren Arbeiten, die sich mit diesen Blättern beschäftigen, sei auf die von Desmoulins (1849) und Durieu (1857, pag. 150) hingewiesen; daß man, selbst als die Herkunft dieser eigenartigen, flutenden Spreiten richtig gedeutet war, immer noch etwas ganz abnormes darin erblickte, beweist die Aufnahme dieser Wasserform in die Teratologie von Penzig (1890).

Der erste, der in die biologische Bedeutung dieser Blätter Klarheit brachte und auch ihre Anatomie beschrieb, ist auch hier wiederum Goebel (1893, pag. 285/86) gewesen. Alle späteren Arbeiten, von Schröter (1902, pag. 26/30), Glück (1911, pag. 229 ff.), Raunkiaer (1895, pag. 493), Magnin (1904, pag. 22) und Baumann (1911, pag. 238 ff.) haben die Befunde Goebels im wesentlichen nur bestätigt und erweitert; Baumann z. B. ist es gelungen, die Vermutung Goebels, daß die Keimpflanzen von Scirpus lacuster mit grasähnlichen Blättern beginnen, zu bestätigen; Raunkiaer hat besonders die anatomischen Verhältnisse eingehend behandelt und unterscheidet dorsiventrale Luft- und isolaterale Wasserblätter. Wenn trotz dieser zahlreichen Arbeiten an dieser Stelle nochmals auf die submerse Form von Sc. lacuster zurückgegriffen wird, so geschieht es, um auf experimentell-morphologischem Wege die Bedingungen des Auftretens der Wasserblätter einigermaßen klar zu stellen [3]). Im allgemeinen nimmt man an, daß die Wasserblätter in strömendem oder tiefem [4]) Wasser auftreten; da es aber nach allem, was man bisher über die Natur heteroblastischer Formen bei Wasserpflanzen beobachtet hat, wohl kaum das Medium als solches sein dürfte, welches die Ausbildung dieser Blätter bedingt,

1) Auch in neuester Zeit hat z. B. Porsch (1903) zwar die Halme, nicht aber die submersen Blätter beschrieben, obwohl Goebel (1893, pag. 285) auch auf die reduzierten Spaltöffnungen hinweist.

2) Die Unterschiede werden bei Schröter (1902, pag. 28) angegeben.

3) Vgl. Schröter, 1902, pag. 26: „Neben den Halmen treten unter noch nicht genügend aufgeklärten Bedingungen auch submerse Blätter als Assimilationsorgane auf.

4) Schröter glaubt, daß das letztere bei Sc. lacuster nicht der Fall sei. Vollmann (1914) bezeichnet diese Form des tiefen Wassers als „f. radiatus“.

und da vielmehr auch hier ein Zurückhalten oder eine Rückkehr auf eine tiefere, ursprüngliche Entwicklungsstufe vorliegt, so muß es möglich sein, diese Blattformen experimentell hervorzurufen. Nach Goebel werden sie um so eher auftreten, je weniger die Pflanze imstande ist, die zur Bildung der Halme notwendigen Stoffe hervorzubringen, wie dies eben z. B. in tiefem oder strömendem Wasser der Fall ist. Eine andere Schwächung dieser Art hat gleichfalls Goebel beobachtet: Die grasähnlichen Blätter treten nämlich auch dann auf, wenn die Halme regelmäßig entfernt werden, wodurch die Seitentriebe gleichfalls auf einer niedrigeren Stufe der Organbildung zurückgehalten werden. (Handelt es sich in diesen Fällen um eine Rückkehr zum Jugendstadium, so können wir bei den Keimpflanzen ein Zurückhalten erblicken.) Daß weder die Tiefe noch die Strömung derartige Rückschläge allein hervorrufen, läßt sich durch einen einfachen Versuch zeigen: Legt man kleine Rhizomstücke mit Knospen (von einer normalen Pflanze) in eine flache Schale, die nur wenige Zentimeter hoch mit destilliertem Wasser gefüllt zu sein braucht, so entfalten sich eben dieselben Wasserblätter, wie in einem tiefen Bassin oder einem fließenden Gewässer (vgl. Fig. 39). Allerdings blieben die Pflanzen völlig untergetaucht. Es fragt sich nun, ob es nicht gelingt auch unter Ausschaltung des Wassers solche Blätter zu erzielen.

Fig. 39. Scirpus lacuster. Wasserblätter, die sich an Rhizomstücken in einer Schale mit destilliertem Wasser gebildet haben. Nur für die photographische Aufnahme in einen tieferen Behälter gebracht.

Wie wir sahen, kann die Bildung von Blättern auch unter Wasser beschleunigt werden, durch Abschneiden der bereits vorhandenen Halme; es wurde nun versucht, ob dieser Eingriff auf dem Lande die gleiche Wirkung ausübt. Es gelang tatsächlich durch wiederholtes Entfernen der Halme schließlich an den jungen Knospen das Auftreten der Blütenstandsachsen zu verzögern, derart, daß auf die gewöhnlichen Niederblätter zunächst zwei bis sechs Laubblätter folgten, bis endlich ein abgeflachter, mit verkümmertem Blütenstand versehener Halm das Wachstum abschloß. Die so erhaltenen Pflanzen decken sich mit den in der Natur ziemlich häufigen beblätterten Landformen, die Baumann (1911), Raunkiaer (1895) und Glück (1911) eingehend beschrieben haben.

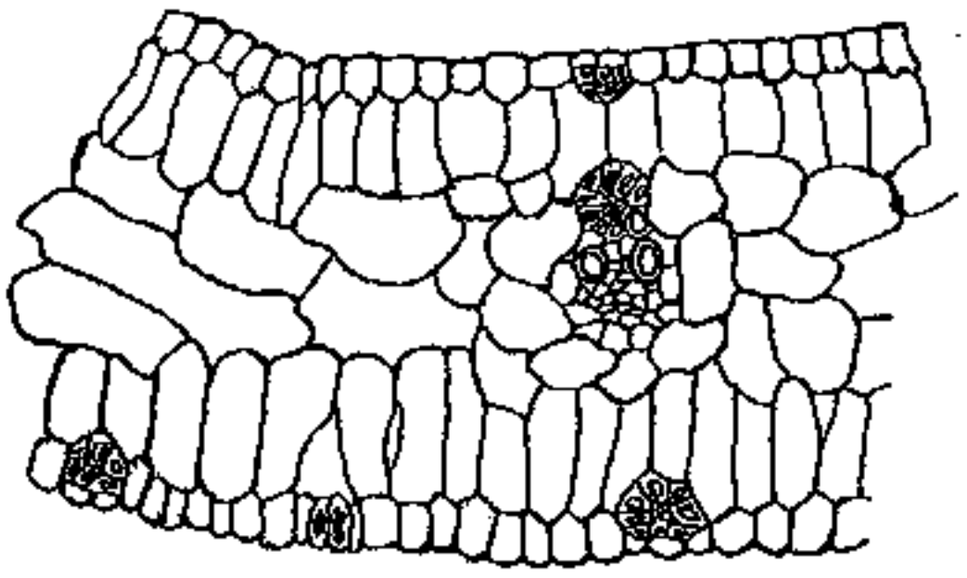


Fig. 40. Scirpus lacuster. Querschnitt durch das oberste Viertel einer Luftspreite. Palisadenparenchym auf beiden Seiten.

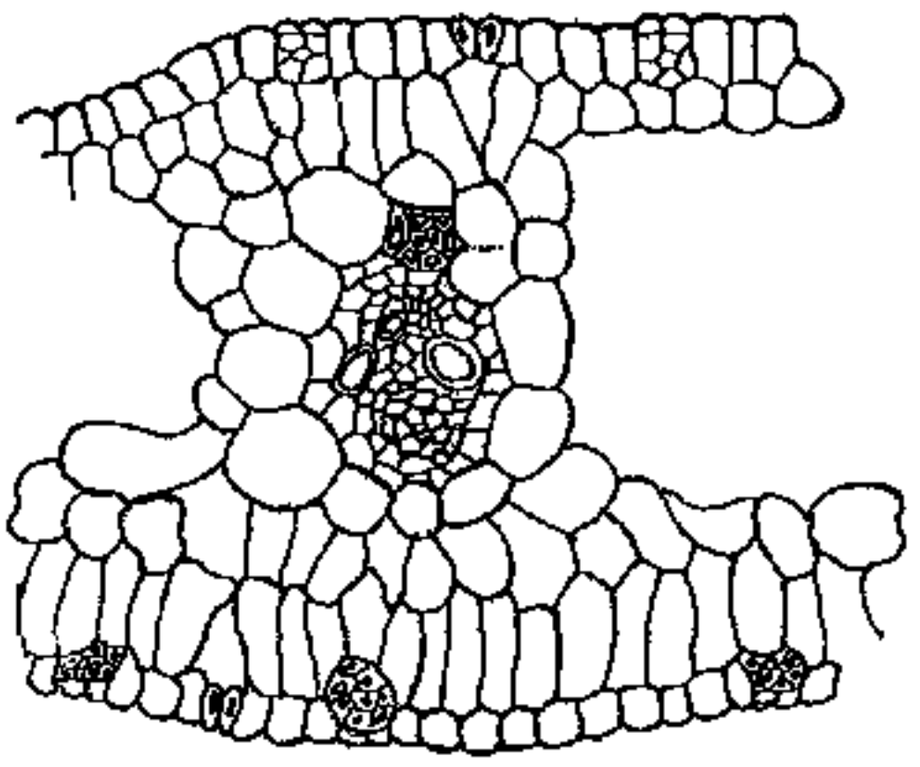


Fig. 41. Scirpus lacuster. Querschnitt durch das zweite Viertel einer Luftspreite. Das Palisadenparenchym auf der Oberseite verschwindet allmählich.

Als Ergänzung zur anatomischen Beschreibung dieser Luftspreiten wäre vielleicht nachzutragen, daß die den Halmen vorausgehenden Blätter in ihrem oberen Drittel isolateralen Bau zeigten, indem das zweireihige Palisadenparenchym sich von der Unterseite auch über die gesamte Oberseite fortsetzte unter gleichzeitigem Schwund der großen Interzellularräume. Gegen die Mitte zu glich der Bau ganz dem, wie er allgemein für diese Blätter angegeben wird, um sich gegen die Basis dem Bau eines submersen Blattes zu nähern, eine Erscheinung, die mit dem Blattwachstum zusammenhängen mag. Wir hätten also hier zugleich einen Hinweis darauf, daß das Wasserblatt auf diesem auch bei Luftspreiten auftretenden Stadium dauernd verharrt. In Fig. 40—43 sind Schnitte durch verschiedene Regionen eines solchen Blattes wiedergegeben.

Ähnliche Pflanzen, wie durch Abschneiden der Halme, wurden auch aus kleinen Rhizomstücken bei schlechter Beleuchtung erhalten.

Diese Pflanzen dürften also ungefähr dem entsprechen, was Glück als „Schattenform“ in der Natur beobachtet hat, die aber wohl unmerklich in die normale, gut beleuchtete Landform übergehen. Auch bei den letzteren sollen die Blütenstände noch ziemlich dürftig sein und Laubblätter sollen gleichfalls vorkommen. Glück spricht hier allerdings von Spreitenrudimenten, die aber nach seinen Angaben doch bis 33 cm Länge erreichen können. (Baumann nennt die gleichen Gebilde bei 29 cm schon Laubblätter und ich möchte doch auch vorziehen, hier von regelrechten Laubblättern zu sprechen.) Die nämlichen Resultate

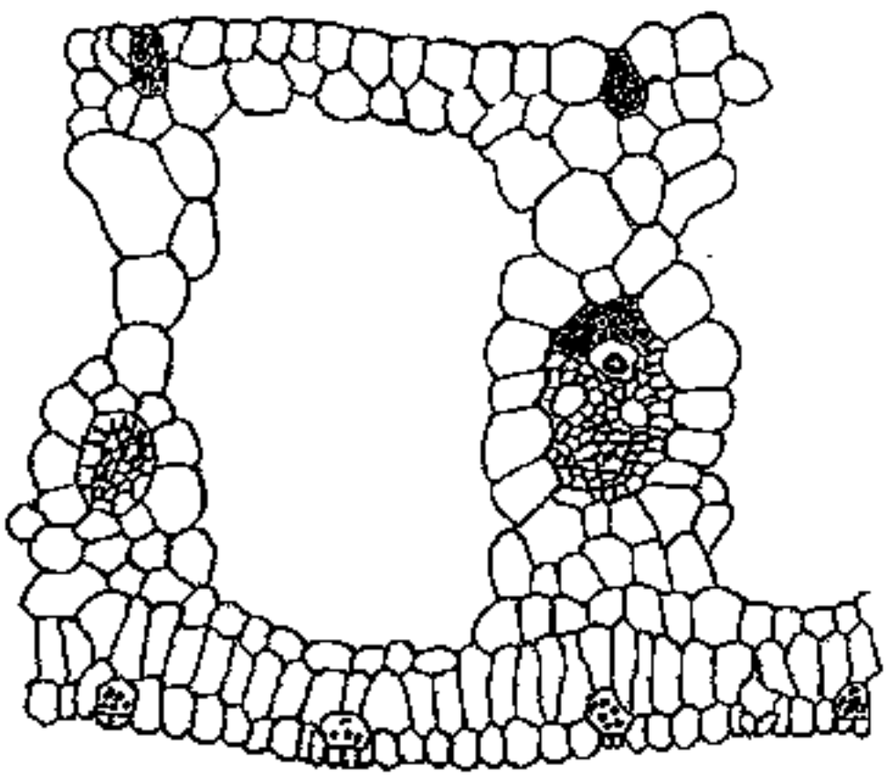


Fig. 42. Scirpus lacuster. Querschnitt durch die mittlere Partie einer Luftspreite. Oberseite ohne jedes Palisadenparenchym. Typische Ausbildung des Luftblattes!

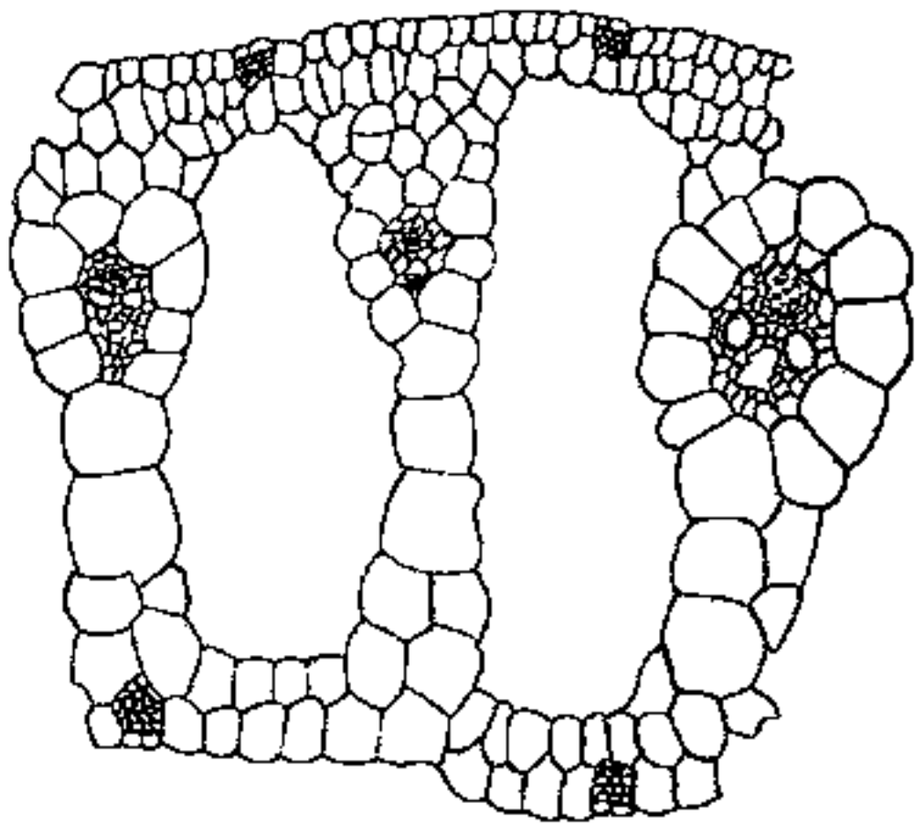


Fig. 43. Scirpus lacuster. Querschnitt durch die unterste Partie einer Luftspreite. Auch auf der Unterseite fast gar kein Palisadenparenchym! Annäherung an den Bau der Wasserblätter.

wie vorher durch Abschneiden und Verdunkeln bekam ich durch Kultur auf Sand *in feuchter Atmosphäre. Die Halmbildung war wieder zu*gunsten der Blattbildung unterdrückt, aber stets hatten die Blätter, wenigstens im ausgewachsenen Zustande, den Charakter von Luftspreiten. Auf diesem Wege, allein durch Verschlechterung der Ernährung, schien also eine weitere Reduktion der Blätter bis zur Stufe der Wasserblätter nicht *erreichbar*; *denn wenn man mit der* Verschlechterung der Lebensbedingungen zu weit ging, etwa durch andauernde Verdunklung oder allzu häufiges Beschneiden, gingen die Pflanzen eben ein, ehe ein Ausschlag zu verzeichnen war.

Bisher war nun immer von normalen, halmbildenden Pflanzen ausgegangen worden. Wir wollen nun einmal den umgekehrten Weg einschlagen und versuchen, wie man, von der submersen Form ausgehend, durch Verbesserung der Kulturbedingungen in der Richtung der blattlosen normalen Ausbildung gelangen kann, außerdem soll dabei

versucht werden, ob vielleicht durch ungünstige Bedingungen, selbst außerhalb des Wassers, ein Beharren auf der Wasserblattform möglich ist: Gleichgroße Rhizomstücke mit je einem Büschel Wasserblätter, die aber bis auf ca. 10 cm herab zugeschnitten wurden, kultuvierte ich unter verschiedenen Bedingungen.

1. Im ersten Falle wurde gute Gartenerde als Substrat gewählt, die Kultur stand an einem Südfenster, also in guter Beleuchtung. Mit Rücksicht auf die dünnen Wasserblätter wurde diese, wie die zwei folgenden Kulturen unter eine Glasglocke gestellt.

2. Beim zweiten Versuch wurde das nämliche Substrat gewählt, die Kultur wurde aber fast vollständig verdunkelt.

3. Beim dritten Versuch wurde schließlich zwar die Beleuchtungsintensität wie beim ersten gewählt, als Substrat wurde hingegen steriler Sand genommen.

Die unter Wasser angelegten Blattbüschel gingen in allen drei Fällen nach wenigen Tagen zugrunde, an ihrer Basis entwickelte sich in jeder Kultur je ein junger Sproß: Im ersten Falle (auf Erde, bei guter Beleuchtung) folgten auf die Niederblätter nur wenige — fünf bis sechs — Laubblätter und auf diese eine Blütenstandsachse, aller-

Fig. 44. Scirpus lacuster. Dunkelkultur; die Laubblätter (l_1—l_3) besitzen die anatomischen Merkmale der untergetauchten Blätter (vgl. Fig. 45).

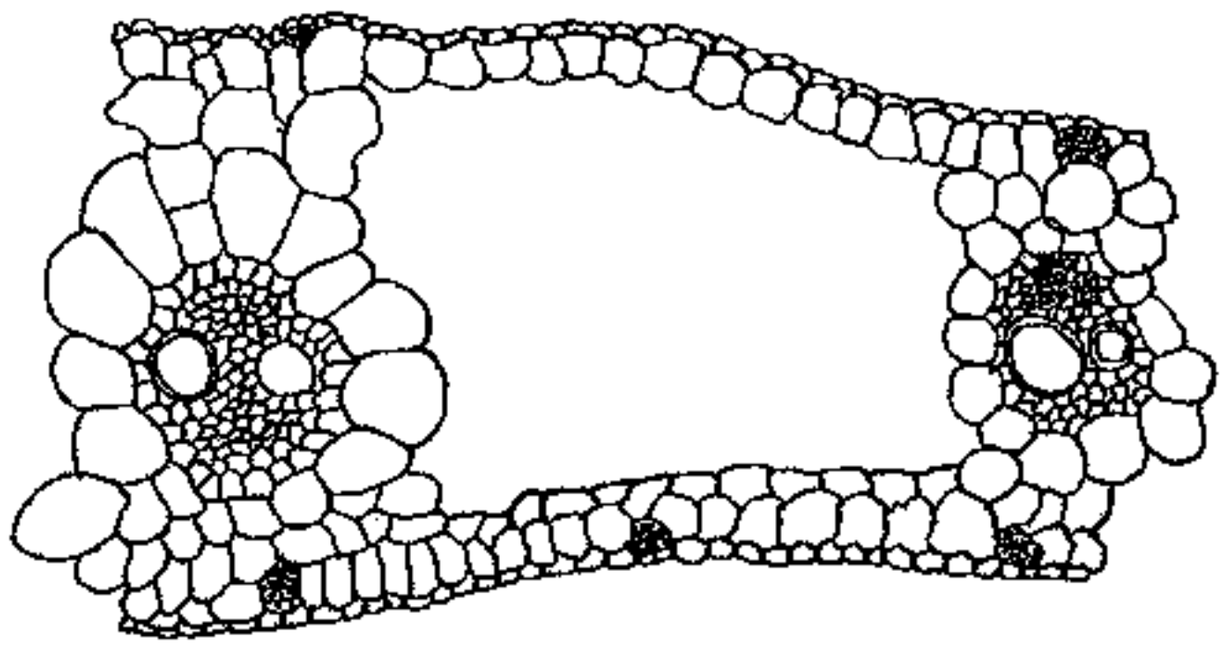


Fig. 45. Scirpus lacuster. Querschnitt durch ein Blatt der in Fig. 44 dargestellten Dunkelkultur.

dings noch ziemlich dürftig. Die Pflanze entsprach in ihrer Ausbildung den oben beschriebenen, etwas reduzierten Land-Schattenformen; die Blätter hatten völlig den Bau der gewöhnlichen Luftblätter. Die Dunkelkultur

ist über das Blattstadium überhaupt nicht hinausgekommen, und zwar zeigten die Blätter sämtliche Merkmale der submersen Form, von welcher ausgegangen worden war (Fig. 44). Die zuletzt gebildeten Blätter (zur Zeit der Herstellung der Fig. 44 noch nicht sichtbar) zeigten allerdings schwache Ansätze zu dorsiventraler Ausbildung, indem die Unterseite zwei Reihen chlorophyllführender Zellen aufweist, die wohl den sonst hier vorhandenen Palisadenzellen entsprechen, aber ganz isodiametrischen Bau zeigen (Fig. 45).

Fig. 46. Scirpus lacuster. Kultur auf sterilem Sand. Halmbildung wie bei Fig. 44 unterblieben, Blätter dorsiventral gebaut, rinnig (vgl. z. B. das mit *r* bezeichnete Blatt!).

Durch Herabminderung der Lichtintensität kann also, wenigstens eine Zeitlang auch außerhalb des Wassers ein Verharren auf dem Wasserblattstadium erzielt werden. Die auf Sand kultivierten Pflanzen stehen etwa in der Mitte zwischen den beiden anderen, indem einerseits die Zahl der Blattspreiten eine viel höhere und die Halmbildung bis jetzt

ganz unterdrückt ist[1]), andererseits ihre Anatomie den Luftblättern näher steht. Äußerlich gleichen sie diesen durch ihr rinniges Aussehen sogar vollständig, doch ist das Palisadengewebe noch etwas schwach ausgebildet (Fig. 46). Die Versuche lassen erkennen, daß das Licht, also die Assimilation, die Bildung höher entwickelter Blattformen im allgemeinen begünstigt; bei den submersen Formen dürfte es zum mindesten eine wichtige Rolle spielen und jedenfalls das Auftreten der Wasserblätter mehr beeinflussen, als der mechanische Zug, welchem von verschiedenen Autoren immer noch die langgestreckte Blattform vieler submerser Gewächse zugeschrieben wird. Auch Glück hat übrigens Dunkelkulturen gemacht und dabei Pflanzen erhalten, welche eine gewisse Ähnlichkeit mit den unter Wasser gewachsenen Pflanzen aufwiesen; doch schreibt er über das Resultat dieser Versuche, wie folgt: „Die Ursache der Reduktion ist hier natürlich eine ganz andere: Der vollständige Lichtmangel bildet hier die Reduktion, während zuvor das die Pflanze umgebende Wasser, sowie hauptsächlich Mangel an Luft usw. die Ursache der Reduktion bildete. Wir sehen also, daß zwei recht verschiedenartige Faktoren einen ähnlichen Hemmungsprozeß auf ein und dieselbe Pflanze ausüben können." Ob die Ursachen der Reduktion wirklich so verschiedene in beiden Fällen sind, ist eben die Frage. — Die Versuche endlich, auch unter Wasser durch Nährsalz- oder Zuckerzusatz eine Annäherung der normalen submersen Form an die Luftblattform, — oder etwa eine Beschleunigung der Halmbildung zu erzielen, fielen ebenso, wie in den analogen Fällen bei Potamogeton, völlig negativ aus.

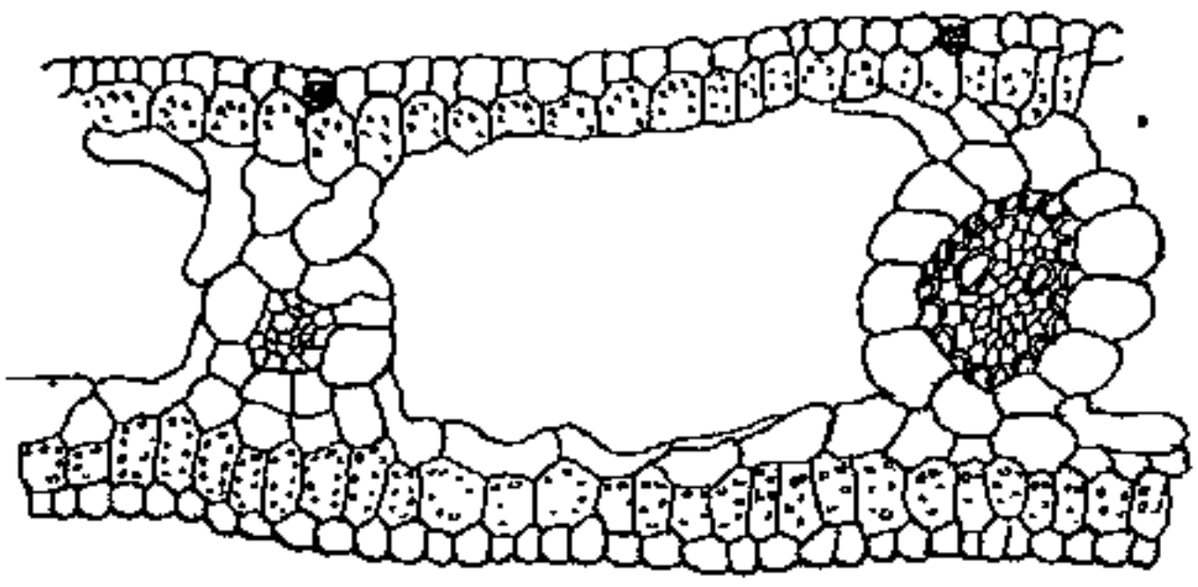


Fig. 47. Scirpus lacuster. Querschnitt durch das zweite Blatt einer Keimpflanze.

Daß man es bei der Bildung der Wasserblätter mit einem Beharren auf der Jugendform zu tun hat, läßt sich sehr schön auch aus der Anatomie der Keimpflanzen ersehen, die bei Baumann nur kurz erwähnt werden (vgl. hierzu Fig. 47).

Auch Glück nennt unter den Formen, wo die Wasserblätter einem stark vergrößerten Primärblatt entsprechen, gerade den Scirpus lacuster

1) Glück sagt von seinen Schattenformen ausdrücklich, daß diese bisweilen gar keine Blütenhalme mehr erzeugten, sondern nur Laubblätter trügen, wie submerse Pflanzen.

nicht. Die feinen Borsten am Blattrand, welche Schröter (1902, pag. 27) als charakteristisch für die Wasserblätter erwähnt, treffen wir bei den Keimpflanzen wieder an.

Beim Ausgehen von Keimlingen kann man endlich ein Verharren auf der Primärblattform sehr leicht erzielen; es sind dies dann solche Formen, deren Zurückbleiben Glück zu geringer Wasserzufuhr zuschreibt. Ein solches Hungerpflänzchen auf Sand, das seit einem Jahr sich fast nicht verändert hat, ist in Fig. 48 wiedergegeben. Der anatomische Bau (kurzes Palisadenparenchym!) deckt sich mit dem einer ausgewachsenen Schattenpflanze, wie ja überhaupt Schatten- und Jugendformen sich vielfach sehr ähnlich sehen oder überhaupt als gleichwertig gelten können (Fig. 49).

Von Goebel und Glück werden schließlich auch noch solche Formen erwähnt, welche, der Richtung des Wasserstromes folgend, bisweilen Halme tragen, die sich aber über die Oberfläche nicht zu erheben vermögen. Auch Schröter fand im Rheindelta Halme ohne Blätter. Da ich bis jetzt zufällig keine derartigen Pflanzen in Untersuchung nehmen konnte,

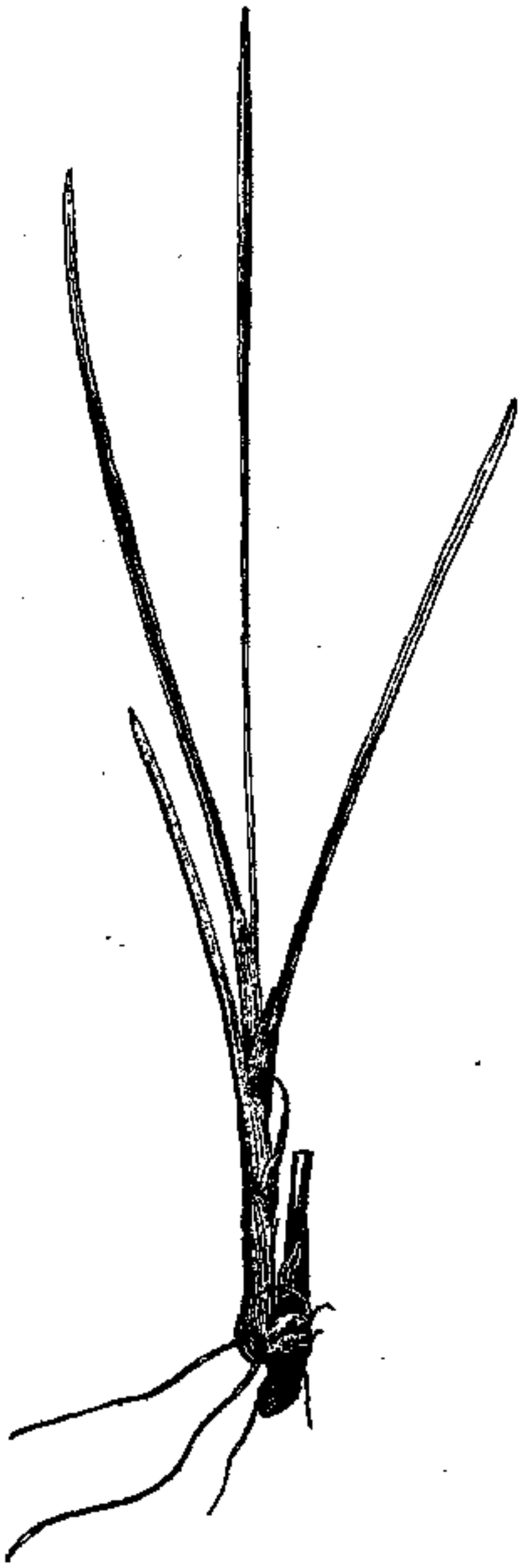


Fig. 48. Scirpus lacuster. Aus dem Samen gezogene, ca. 1jährige, auf Sand kultivierte Pflanze. Verharren auf der Jugendform!

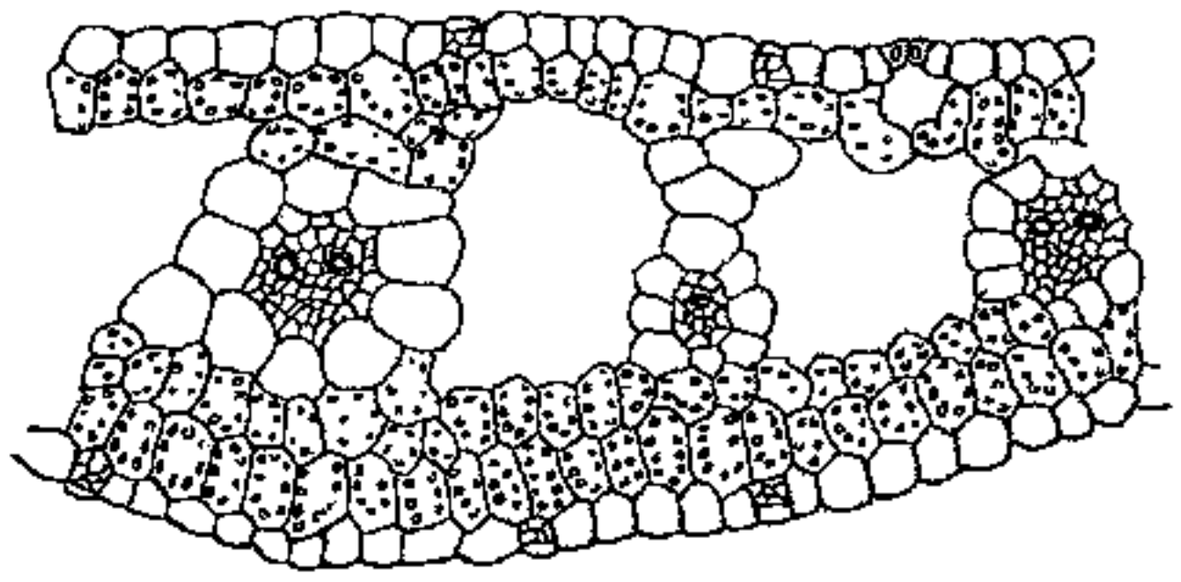


Fig. 49. Scirpus lacuster. Querschnitt durch ein Blatt des in Fig. 48 wiedergegebenen Pflänzchens.

mußten genauere Angaben hierüber vorläufig unterbleiben; sie werden gelegentlich nachgeholt werden. Vermutlich dürfte die Anatomie dieser Halme sich mit den reduzierten Sproßachsen der Schattenformen vergleichen lassen.

Von den zahlreichen Arten der Gattungen Scirpus, Heleocharis, Isolepis usw., die im allgemeinen der Blätter entbehren, sollen zunächst zwei in Betracht gezogen werden, die gerade reichlich zur Verfügung standen, Isolepis gracilis und Scirpus prolifer. Untersuchungen über Heleocharis palustris, acicularis, sowie über Scirpus parvulus und multicaulis sind zurzeit noch im Gang; sie werden an anderer Stelle, gemeinsam mit der Bearbeitung einiger exotischer Cyperaceen, speziell des von Goebel im Tapacooma-See (Brit. Guyana) gesammelten Scirpus submersus, demnächst veröffentlicht werden. Desgleichen soll bei dieser Gelegenheit auf die bei Cyperaceen weitverbreitete Erscheinung der Prolifikation näher eingegangen werden.

Was zunächst die bekannte Zimmerpflanze

Isolepis gracilis[1])

betrifft, so wird hier im allgemeinen die gesamte Assimilationsarbeit von den Blütenstandsachsen übernommen. Zunächst wurde versucht, die Pflanze durch völlig submerses Wachstum zur Bildung von Blättern zu veranlassen: In Nährlösung, Leitungs- und destilliertem Wasser, mit und ohne Substrat, in kaltem Wasser und im Warmhausbassin, überall ging die Pflanze bei dieser Behandlung in kürzester Zeit zugrunde; obwohl gegen trockene Luft sehr empfindlich, scheint Isolepis gracilis zu submersem Wachstum nicht imstande zu sein.

In einer zweiten Versuchsserie wurde nun die Pflanze unter gleichen Bedingungen kultiviert, jedoch so, daß die Halme über den Wasserspiegel emporragten. Diesmal wuchsen sämtliche Pflanzen äußerst üppig, was sich auch durch eine ganz außergewöhnlich kräftige Wurzelbildung äußerte. Blätter traten aber immer noch keine auf, bloß zeigten sich die Blütenstände bei den Kulturen in destilliertem Wasser teilweise verkümmert; auch fortwährendes Abschneiden der rasch nachwachsenden Wurzeln hatte nicht den gewünschten Erfolg. (Der Versuch dauerte vom 22. April bis 6. August 1912!) Eine weitere Verschlechterung der äußeren Bedingungen wurde nun dadurch erzielt, daß die jeweils neu auftretenden assimilierenden Halme fast alle entfernt wurden; und nun gelang es — aber nur in einem Versuch, zu dem außerdem destilliertes Wasser ohne jegliches Substrat verwendet worden war — echte Laubblätter zu erhalten, und zwar zeigte sich das erste Laubblatt bereits am 13. August. Da es fraglich schien, ob wirklich das Abschneiden der Halme oder nicht etwa doch das nährstoff-

1) Nach Schumann (1892, pag. 214) zu Scirpus setaceus gehörig.

freie Wasser im Verein mit der vorausgegangenen Behandlung diese Hemmungsbildung gezeitigt hatte, wurde dasselbe Experiment — mit Ausschaltung des Wassers — an normalen Topfpflanzen vorgenommen: Ein großes Isolepis-Polster wurde sozusagen abgemäht und außerdem noch auf sterilen Quarzsand verbracht; die Kulturbedingungen waren im übrigen normal. Schon so traten, auch bei reichlicher Wurzelbildung, an einzelnen jungen Sprossen echte Laubblätter auf; allgemein wurde diese Umwandlung, als die Kulturen zeitweise dunkel gestellt wurden. Durch Herabsetzung der Assimilation in Verbindung mit sonstiger Schwächung läßt sich also auch hier ein Rückschlag auf die blätterbesitzende Jugendform erzielen; eine solche liegt hier zweifellos vor, denn die Keimpflanzen sind mit ebensolchen Blattspreiten versehen. In Fig. 50 ist ein Stück des auf Sand gezogenen Polsters mit einem blattlosen und einem blattragenden Zweig dargestellt; Fig. 51 zeigt das Querschnittsbild einer solchen Blattspreite. Bei der Durchmusterung einiger Stöcke aus dem botanischen Garten gelang es mir schließlich, auch vereinzelte Sprosse mit Laubblättern aufzufinden; wodurch sie hier hervorgerufen worden waren, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. Die betreffenden Sprosse befanden sich meist am Rande des Topfes; vielleicht mag Knickung und Trennung von dem übrigen Sproßverband mit teilweisem Lichtabschluß zusammen gewirkt haben.

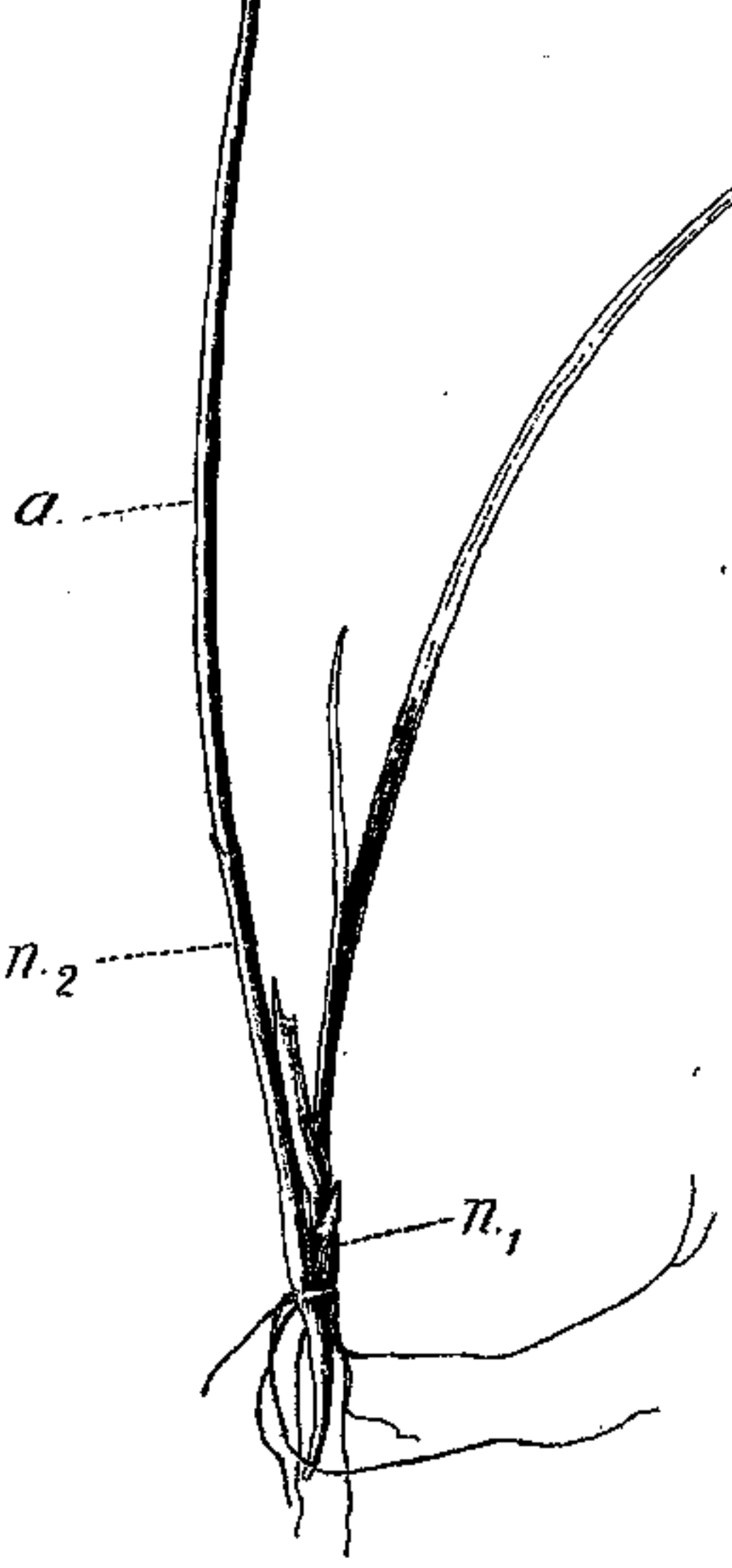


Fig. 50. Isolepis gracilis. Links normale Achse (a) mit 2 Niederblättern (n_1 und n_2); in der Achsel von n_2 ist ein Sproß mit echten Laubblättern aufgetreten.

Nicht uninteressant ist schließlich die Wahrnehmung, daß Isolepis-Pflanzen, welche einmal auf das Blätterstadium gesunken sind, anscheinend lange brauchen, bis sie wieder zur normalen Wuchsform übergehen. Der oben teilweise abgebildete Stock, den ich seit Januar in Kultur hatte, befand sich im Mai immer noch auf dem blattbildenden Stadium, obwohl er längst wieder normal beleuchtet war und auch nicht mehr zugeschnitten wurden. Versuche nunmehr, nachdem Blätter vorhanden sind, die Pflanze unter Wasser zu kultivieren, sind zurzeit noch im Gange; bis jetzt sind die Pflanzen noch am Leben, scheinen sich aber nicht recht behaglich zu fühlen.

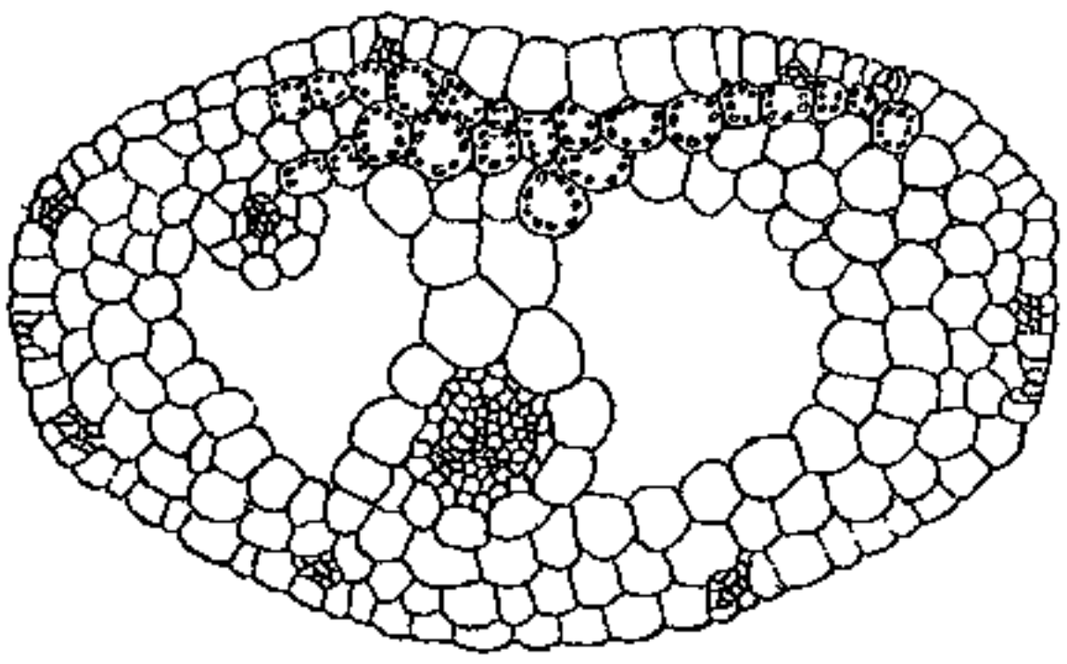


Fig. 51. Isolepis gracilis. Querschnitt durch ein Laubblatt.

Sehr geeignet für Versuche erwies sich

Scirpus prolifer Rottb.,

da er durch die in den Blütenährchen auftretenden Tochtersprosse sich sehr leicht vermehren läßt. Ihr Wachstumsoptimum besitzt die Pflanze offenbar in seichtem Wasser oder auf überschwemmtem Boden, wenigstens gelangen dabei die vegatativen Teile zu üppiger Entfaltung; Blüten habe ich bei dieser Seichtwasserform nie gesehen, um so zahlreicher treten dafür die Prolifikationen auf. Normalerweise folgen auf die scheidigen Niederblätter sofort die Halme, ähnlich wie bei Scirpus lacuster und vielen anderen Cyperaceen; die gleiche Ausbildung zeigen auch die vegetativen Tochtersprosse, die sich allmählich herabneigen und im schlammigen Grund Wurzel fassen, oder, wenn das Wasser etwas höher steigt, auf der Oberfläche schwimmen. Durch Abtrennung solcher Tochtersprosse verschiedenen Alters hat man es jederzeit in der Hand, sich mehr oder minder kräftige neue Sproßgenerationen zu verschaffen. In Fig. 52 ist ein normaler Halm mit Prolifikation dargestellt, Fig. 53 zeigt die Spitze eines solchen Halmes stärker vergrößert.

Daß Scirpus prolifer tatsächlich nicht immer „blattlos“ ist, wie er in den Diagnosen [1]) gewöhnlich gekennzeichnet wird, läßt sich durch Kultur unter ungünstigen äußeren Bedingungen auf verschiedenen Wegen zeigen.

---

1) Z. B. Bentham-Mueller, Fl. austr., Vol. VII, pag. 330.

1. Durch wiederholtes Abschneiden der neugebildeten Tochtersprosse.
2. Durch Kultur auf sterilem Boden.
3. Durch Ausgehen von der Keimpflanze.

Dagegen waren die Versuche, durch submerse Kultur allein die Reduktion zu erreichen, fast immer vergeblich. Alle drei Methoden

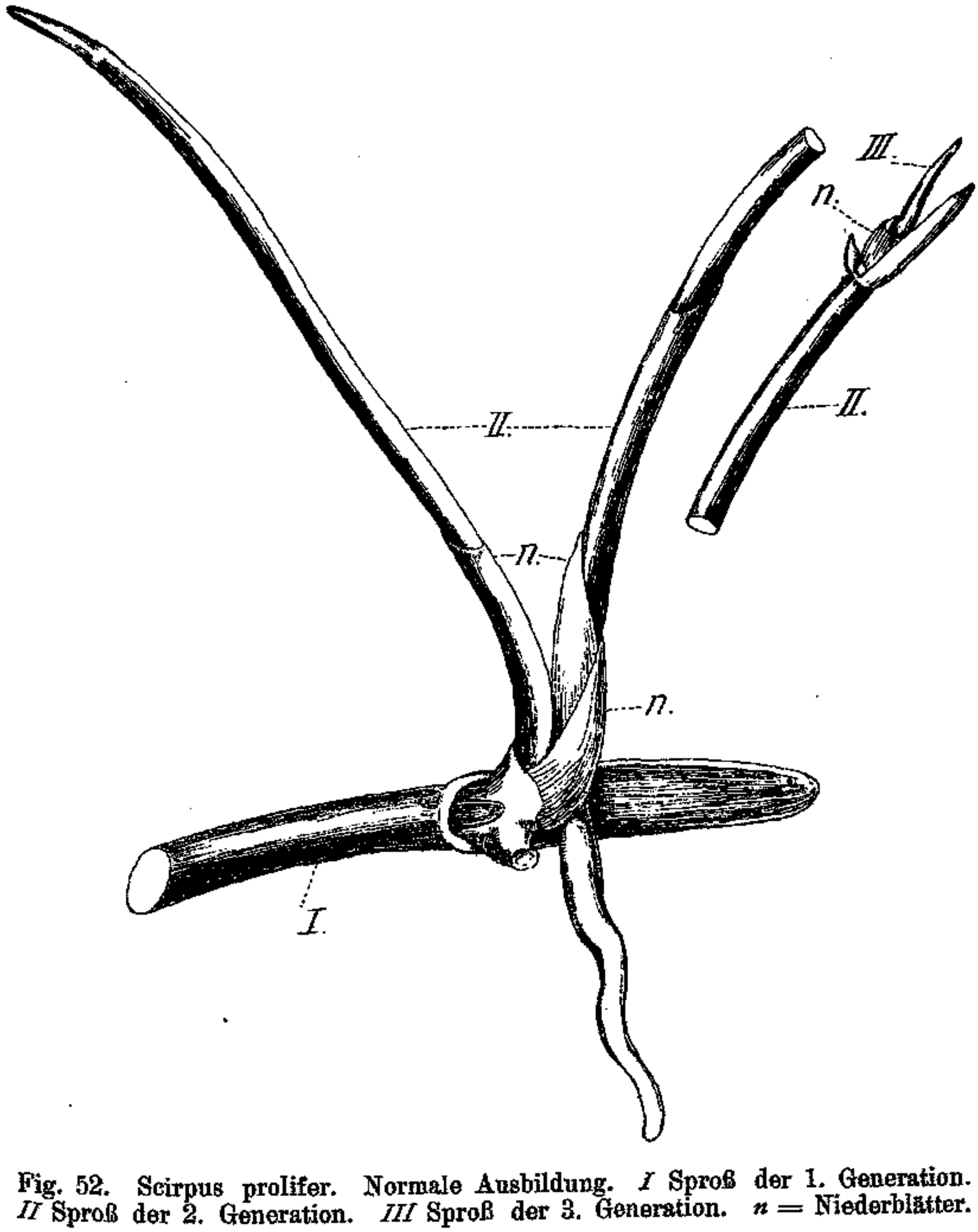


Fig. 52. Scirpus prolifer. Normale Ausbildung. *I* Sproß der 1. Generation. *II* Sproß der 2. Generation. *III* Sproß der 3. Generation. *n* = Niederblätter.

führen schließlich zum Ziel; nur dauert es bei kräftigen Pflanzen länger als bei solchen, die ohnehin schon ziemlich geschwächt sind. Nachstehend sollen einige der Versuche geschildert werden.

Eine Sproßgeneration war während des ganzen Sommers 1911 von Goebel in einem Glaszylinder zwischen Moos aufbewahrt worden: Die Halme hatten sich stark gestreckt und sahen etwas etioliert aus, wenigstens konnten die Sprosse nicht aufrecht gehalten werden, als ich sie am 20. Oktober 1911 in Sand einpflanzte. Als sie gut Wurzel gefaßt hatten, wurden sie am 26. Oktober unter destilliertes Wasser gesetzt. Solange die ganze Pflanze submers wuchs, unterblieb die Prolifikation; erst als die Oberfläche erreicht war, bildeten sich dünne Tochtersprosse, die aber noch keinerlei Veränderung erkennen ließen.

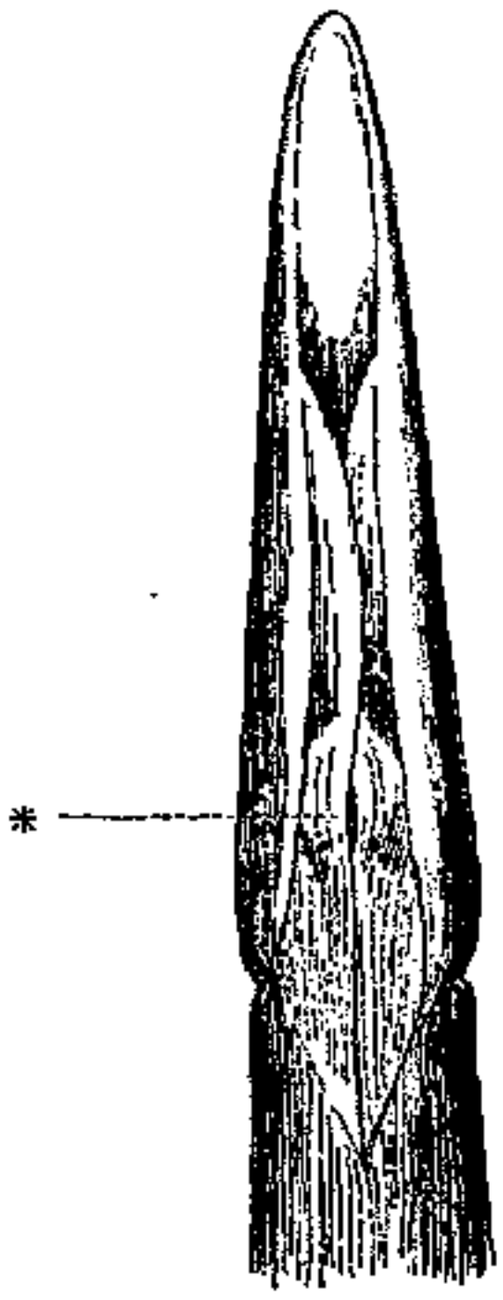


Fig. 53. Scirpus prolifer. Spitze einer Sproßachse; bei * schimmert die Tochtergeneration durch.

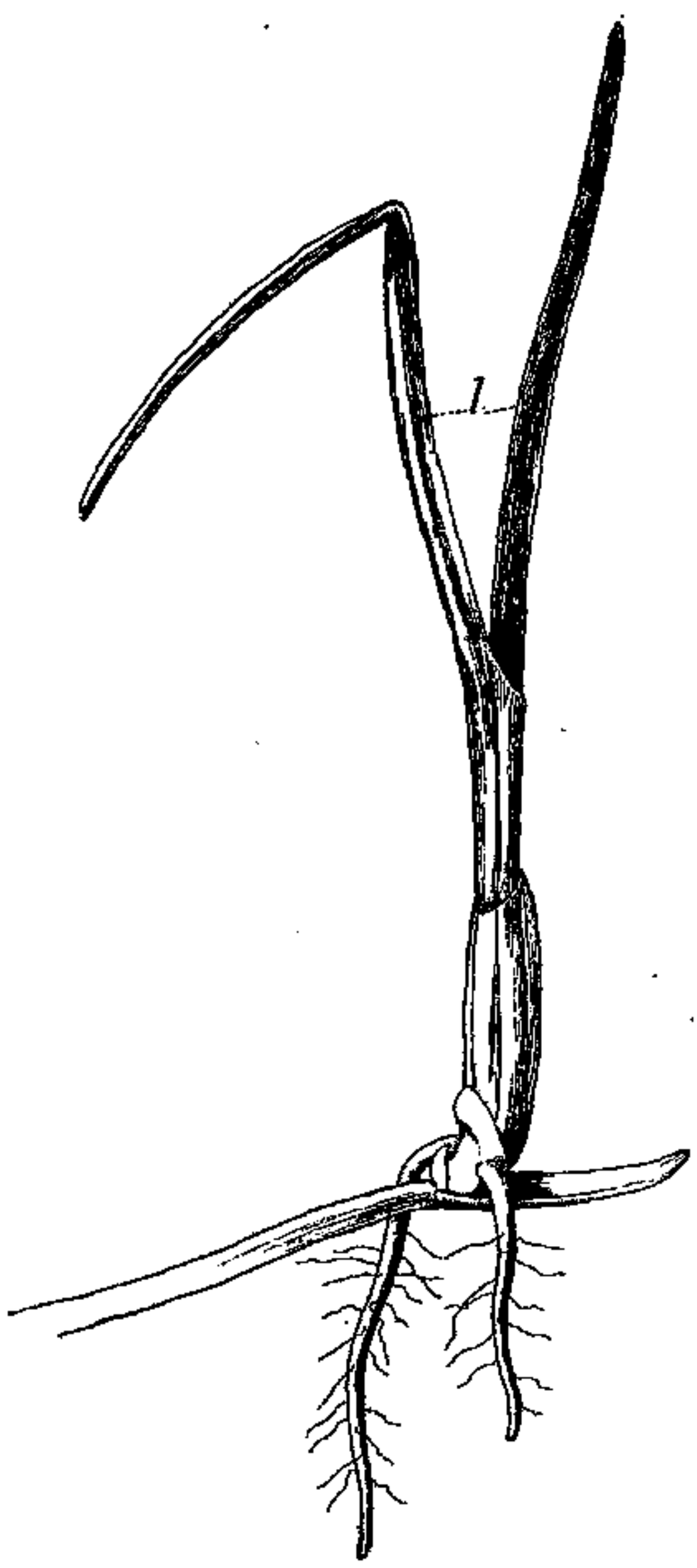


Fig. 54. Scirpus prolifer. Reduzierte Sproßgeneration mit echten Laubblättern (*l*).

Die Spitzen dieser Halme wurden nun von der Mutterpflanze getrennt und in Brunnenwasser geworfen, es traten neuerdings Prolifikationen auf, und diese Prozedur wurde solange wiederholt, bis schließlich Tochtersprosse zum Vorschein kamen, die durch eine seitliche Einrollung schon eine Veränderung vermuten ließen. Die Untersuchung

(am 15. April 1912!) ergab, daß die Pflanzen wirklich zur Bildung von Laubblättern übergegangen waren. Trotz der gewiß schlechten Behandlung war doch immerhin fast ein halbes Jahr nötig gewesen, um einen Rückschlag auf die Blätter bildende Form zu erzielen. Fig. 54 zeigt eine derartige Pflanze, während in Fig. 55 ein echtes Laubblatt im Querschnitt dargestellt ist. Aus einer anderen Serie von Kulturen, wobei von Anfang an die neugebildeten Tochtersprosse abgeschnitten wurden und abwechselnd eine Woche in destilliertem und dann wieder in Leitungswasser schwammen, erhielt ich Laubblätter etwas früher (Ende März). Ausdrücklich muß hervorgehoben werden, daß bei allen diesen Versuchen die Pflänzchen nicht untergetaucht waren, sondern stets auf der Flüssigkeitsoberfläche schwammen. Erst in letzter Zeit (Ende April 1913) habe ich an einer submersen Kultur zum erstenmal eine der — unter Wasser ohnedies selteneren — Prolifikationen beobachtet, die echte Laubblätter aufwies. Im allgemeinen verträgt Sc. prolifer die Kultur unter Wasser ziemlich schlecht. Die Halme schießen stark in die Höhe, zeigen ein helleres Grün und größere Interzellularräume, sterben aber sehr bald von unten her ab; ihr Verhalten entspricht ungefähr dem von Heleocharis palustris, wie es Glück (1911, pag. 558) angibt.

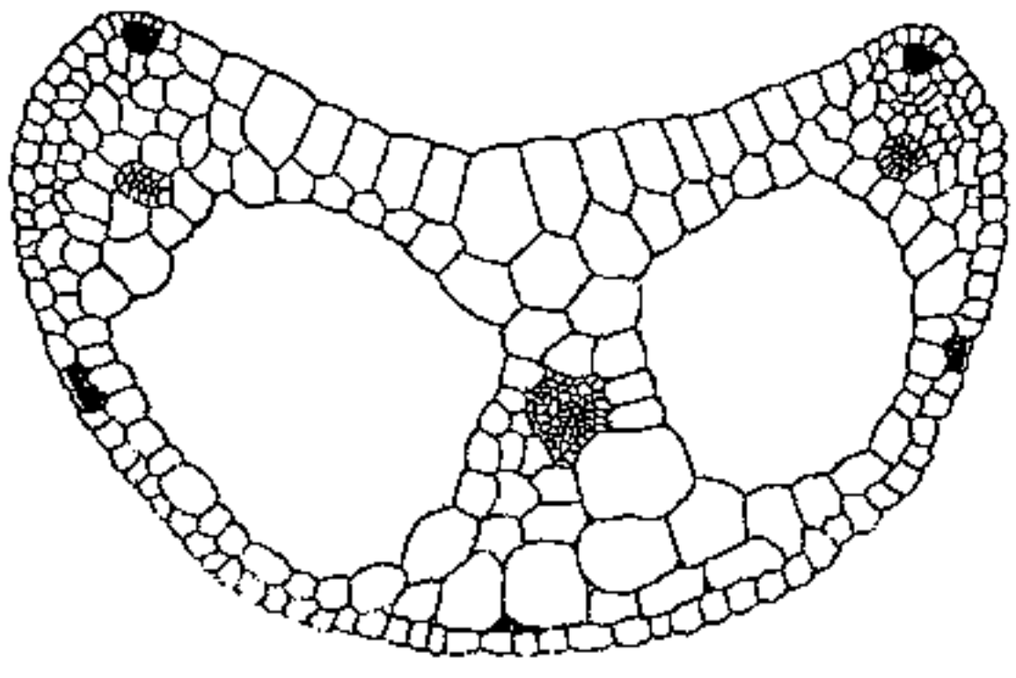


Fig. 55. Scirpus prolifer. Querschnitt durch ein Laubblatt.

Fig. 56. Scirpus prolifer. Bildung von Laubblättern bei Kultur auf Sand.

Verhältnismäßig rasch reagiert Scirpus prolifer bei Kultur auf Sand unter gleichzeitiger Abschwächung des Lichtes: Junge Sproßspitzen einer vernachlässigten und daher dürftigen Kultur wurden am 8. August 1912 auf feuchten Quarzsand gesetzt und das Licht wurde mit schwarzem Papier abgeblendet. Nachdem neugebildete Tochtersprosse wiederholt abgeschnitten und als Stecklinge eingesetzt worden waren, traten am 1. Oktober 1912, also nach kaum zwei Monaten, bereits Laubblätter auf; sie waren größer als bei den oben beschriebenen Pflanzen, und auch ohne mikroskopische Untersuchung sofort als solche zu erkennen. Eine der Pflanzen ist in Fig. 56 dargestellt.

Wie nicht anders zu erwarten, stimmen endlich auch die Blätter der Keimpflanzen mit den hier experimentell hervorgerufenen Laubblättern vollständig überein; Keimpflanzen dauernd auf dem Blattstadium zu erhalten, ist bis jetzt nicht gelungen. Bei einigermaßen guter Ernährung — auch unter Wasser — geht die Pflanze zur Sproßbildung über. Etwas, was dem untergetauchten Scirpus lacuster analog wäre, scheint also hier nicht vorzukommen. Bei sehr schlechter Behandlung gingen die Keimpflanzen natürlich überhaupt ein.

Ähnlich, wie vorher bei Isolepis gracilis fand ich nun auch hier, nachdem ich fast $1^1/_2$ Jahre hindurch eine Reihe von Versuchen angestellt hatte, das Experiment in eleganter Weise von der Natur, d. h. im tropischen Sumpf unserer neuen Gewächshäuser, selbst ausgeführt. Bisweilen kommt es vor, daß einer der Halme bereits ehe sich die Tochtergeneration zur Bewurzelung herabsenkt, geknickt, oder von Wassertieren angefressen wird oder teilweise abfault, was besonders in dem warmen Gewächshausbassin leicht eintritt, oder daß sonst durch irgendwelche äußere Einflüsse die Stoffleitung durch die Sproßachse gestört wird. In solchen Fällen kann man dann oft beobachten, daß die Tochtergeneration nicht mehr, wie normal, Niederblätter und Halme produziert, sondern zur Bildung echter Laubblätter schreitet.

Neben Scirpus lacuster wird von Glück der in Westeuropa verbreitete

Scirpus fluitans

zu den heteroblastischen Arten gestellt. Er bildet zwar auch Wasser- und Landformen, die durch Übergänge miteinander verbunden sind; während aber bei Scirpus lacuster Laubblätter nur ausnahmsweise, durch besondere äußere Bedingungen hervorgerufen, zur Ausbildung gelangen, ist bei Scirpus fluitans die Blattbildung das normale. Formen, bei denen die Assimilationsarbeit den Blütenstandsachsen allein zufällt, sind meines Wissens nicht bekannt. Scirpus fluitans gehört daher, streng ge-

nommen, nicht zu der hier zu behandelnden Gruppe. Da mir aber gutes Material [1]) gerade zur Verfügung stand, sollen hier kurz einige Beobachtungen erwähnt werden.

Wie auch Glück hervorhebt, vollziehen sich die Übergänge von der Land- zur Wasserform rasch und leicht, ebenso gelingt es bei einiger Sorgfalt, aus der Wasserform die Landform zu erhalten, oder, vielleicht richtiger, das, was Glück als terrestre Schattenform bezeichnet. Von Interesse für die Frage der Abhängigkeit der anatomischen Struktur vom Medium mag folgende Wahrnehmung sein, die mit den Erfahrungen bei Scirpus lacuster und Potamogeton übereinstimmt. Durch Kultur auf sterilem Sand und in abgeschwächtem Licht gelang es, die submerse Form auch außerhalb des Wassers geraume Zeit auf dem Wasserblattstadium zu erhalten, und ebenso ließen sich aus der Landform unter ähnlichen Kulturbedingungen Pflanzen ziehen, die sich, abgesehen von den kürzeren Internodien, nur wenig von der Wasserform unterschieden. In Fig. 57—59 sind zum Vergleich die normale Wasserform, die reduzierte und die normale Landform dargestellt.

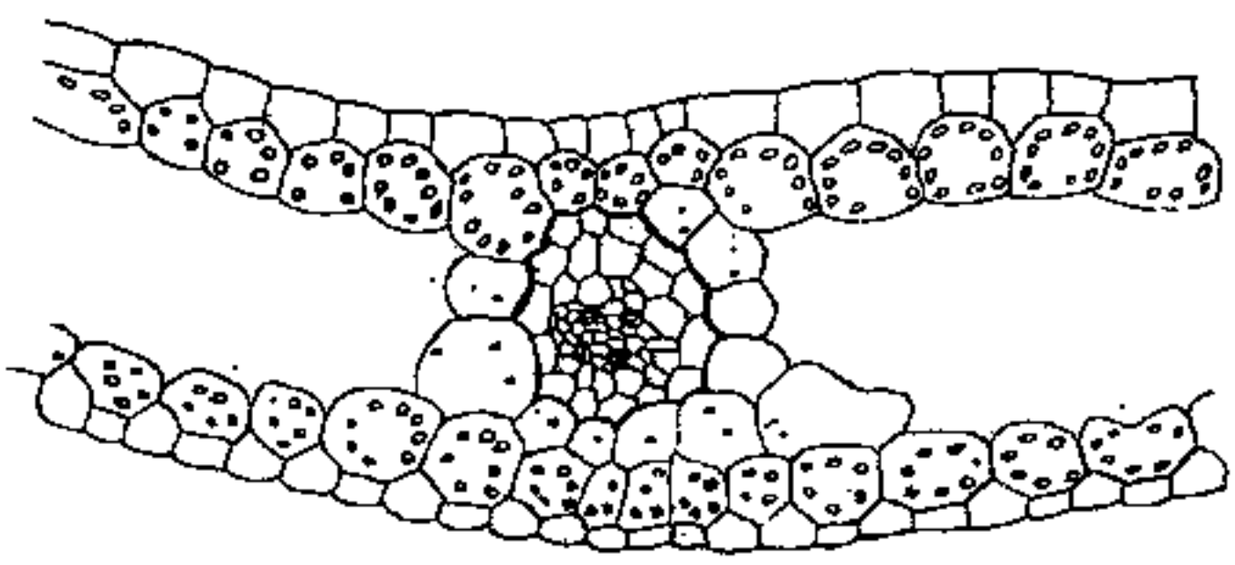


Fig. 57. Scirpus fluitans. Querschnittsbild einer echten Wasserform (nach Alkoholmaterial von Prof. Glück).

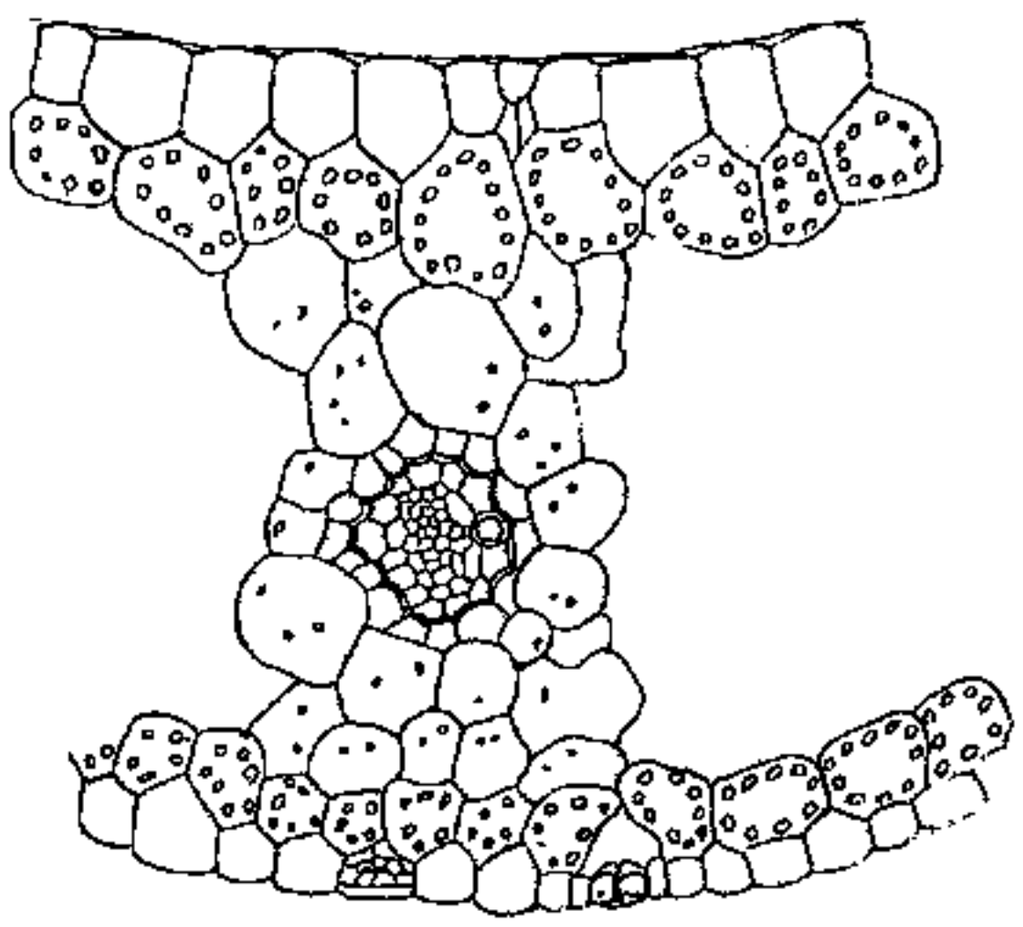


Fig. 58. Scirpus fluitans. Querschnittsbild einer unter ungünstigen Bedingungen kultivierten, ursprünglichen Landform. Große Annäherung an die submerse Form!

Die Ergebnisse der vorstehenden Untersuchungen über die Biologie einiger Cyperaceen — die, wie oben erwähnt, noch fortgesetzt werden sollen — möchte ich folgendermaßen zusammenfassen.

Auch die im allgemeinen blattlosen Arten: Scirpus lacuster, Isolepis gracilis und Scirpus prolifer können

---

1) Ich verdanke es dem großen Entgegenkommen von Herrn Professor Glück.

unter Umständen noch Laubblätter hervorbringen; deren Auftreten ist als eine Folge von ungünstigen Bedingungen jedweder Natur zu betrachten und stellt einen Rückschlag auf die Jugendform dar; für Scirpus lacuster und prolifer liegen auch entsprechende Keimpflanzen vor.

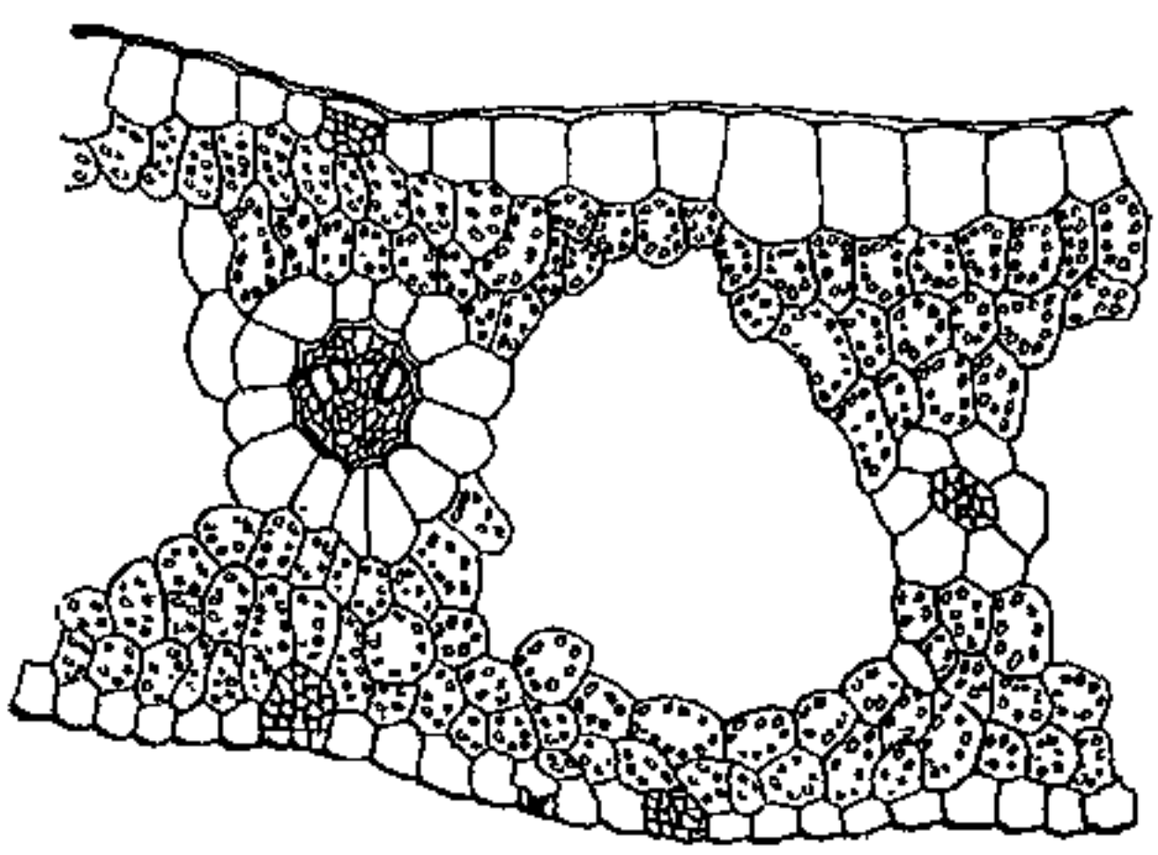


Fig. 59. Scirpus fluitans. Querschnittsbild einer echten Landform (nach Alkoholmaterial von Prof. Glück).

Die bei Scirpus lacuster in der Natur nur gelegentlich, bei Isolepis und Sc. prolifer für gewöhnlich überhaupt nicht auftretenden Blattorgane, können experimentell durch Kultur in abgeschwächtem Licht, durch Entzug der Reservestoffe oder sonstige schlechte Ernährung hervorgerufen werden.

Da die Spreitenbildung bei Scirpus lacuster auch außerhalb des Wassers auftreten kann, so dürfte in ihr keine Anpassung an das Medium zu erblicken sein.

Auch bei Scirpus fluitans kann in analoger Weise die Wasserform auf dem Lande erhalten werden.

Die vorliegende Arbeit, die ich hiermit beschließen möchte, wurde in der Zeit vom Spätherbst 1911 bis zum Frühjahr 1913 im Kgl. pflanzenphysiologischen Institut München auf Veranlassung und unter Leitung von Herrn Geh. Rat. v. Goebel ausgeführt. Besonders bei Bearbeitung der Gattung Potamogeton war bei der ungünstigen Witterung des Vorjahres oft mit erheblichen technischen Schwierigkeiten zu kämpfen, so daß von ca. 650 Kulturen kaum 50 zu einigermaßen brauchbaren Ergebnissen führten. Auch aus dem ersten Teil der Arbeit wurde daher eine Reihe von Versuchen vorerst nicht veröffentlicht, da diese nochmals in größerem Maßstabe in Freilandkulturen wiederholt werden müssen. Erheblich erleichtert hingegen wurde mir die Arbeit durch die hilfreiche Unterstützung, die mir von den verschiedensten Seiten zuteil ward. In erster Linie sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Chef, Herrn Geh.-Rat v. Goebel, für das andauernde Interesse den schuldigen Dank zu

entrichten, sowie für die stete Aufmunterung, mit der er mir über die häufigen Mißerfolge bei Kulturversuchen hinweghalf; zu großem Danke bin ich ferner Herrn Prof. Schröter verpflichtet, der es allein gewagt hat, mir kostbares Herbarmaterial anzuvertrauen, sowie Herrn Prof. Glück, der mir in liebenswürdigster Weise frische und konservierte Pflanzen verschaffte.

Schließlich ist es mir eine angenehme Pflicht, für die künstlerische Ausführung der Habitusbilder meiner Cousine, Frl. Sophie Esenbeck, den wohlverdienten Dank auszusprechen.

München, den 15. Mai 1913.

Kgl. Pflanzenphysiologisches Institut.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1) Agelstein, Udo, Über die Kohlensäurereassimilation submerser Pflanzen in Bikarbonatlösungen. Cohn's Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, Bd. X, Heft 1. Breslau 1910.
2) Aschersou u. Gräbner, P., Bearbeitung der Potamogetonaceae in: Engler, Das Pflanzenreich. Leipzig 1907.
3) Baumann, Eugen, Die Flora des Untersees. Stuttgart 1911.
4) Desmoulins, Charles, Note sur les feuilles du Scirpus lacuster. Bordeaux 1849.
5) Detto, Die Theorie der direkten Anpassung. Jena 1904.
6) Durieu de Maisonneuve, in: Bull. soc. Bot. Fr. 1857, Tome IV.
7) Fischer, G., Die bayerischen Potamogetonen und Zannichellien. Ber. d. Bayr. botan. Ges., Bd. XI. München 1907.
8) Fryer, Alfred, On Landforms of Potamogeton. The Journ. of Bot. 1887, Vol. XXV.
9) Ders., The Potamogetons of the British Islands. London 1898—1900, Lovell Reeve & Co.
10) Glück, H., Die Stipulargebilde der Monokotyledonen. Heidelberg 1901.
11) Ders., Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. III. Teil: Uferflora. Jena 1911.
12) Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. II. Teil, 2. Lieferung. Marburg 1893.
13) Ders., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908.
14) Gräbner, P. u. Flahault, M., Bearbeitung der Potamogetonaceae in: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. I, Abt. 1. Stuttgart 1908.
15) Irmisch, Th., Über einige Arten aus der natürlichen Pflanzenfamilie der Potameen. Verhandl. d. naturwiss. Vereins f. d. Prov. Sachsen u. Thüringen in Halle. Berlin 1858.

16) Magnin, La végétation des lacs de Jura. Ann. soc. bot. de Lyon 1904, Tome XXIX.
17) Mer, E., De la végétation à l'air des plantes aquatiques. Compt. rend. hebd. des séances de l'académie des sciences, Tome XCIV. Paris 1882.
18) Penzig, O., Pflanzenteratologie. Genua 1890.
19) Porsch, O., Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates submerser Pflanzenteile. Wien 1903.
20) Raunkiaer, C., De Danske Blomsterplanters Naturhistorie I. Kopenhagen 1895—1899.
21) Sauvageau, C., Sur les feuilles de quelques monocotylédones aquatiques. Ann. d. sc. nat., 7. série, Tome XIII. Paris 1891.
22) Schenck, H., Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.
23) Ders., Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibliotheca Botanica, Heft 1. Kassel 1886.
24) Schröter, C. u. Kirchner, O., Die Vegetation des Bodensees. II. Teil. Lindau 1902.
25) Volkens, G., Zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau. Jahrb. d. Kgl. botan. Gartens Berlin 1884, Bd. III.
26) Wächter, W., Beiträge zur Kenntnis einiger Wasserpflanzen. Flora, Bd. LXXXIII. Marburg 1897.
27) Waldvogel, T., Der Lützelsee und das Lauterried. Arb. a. d. botan. Inst. des eidgen. Polytechnikums Zürich II. Zürich 1900—1901.
28) Schumann, K., Morphologische Studien. IV. Sproßaufbau und Blütenentwicklung von Scirpus setaceus L. Leipzig 1892.
29) Uspenskij, E. E., Zur Phylogenie und Ökologie der Gattung Potamogeton. I. Luft-, Schwimm- und Wasserblätter von P. perfoliatus L. Moscou 1913. (Separatabdruck aus Bull. des Natur. de Moscou 1913.)
30) Vollmann, Fr., Flora von Bayern. Stuttgart 1914.

Nachtrag zu pag. 187, Fußnote 1.

Zu einem wesentlich anderen Ergebnis in bezug auf P. perfoliatus kam Uspenskij (1913), der im Sseliger-See eine anscheinend unzweifelhafte Landform dieser Art gefunden hat. Während die Blätter einer gewöhnlichen Wasserform in der Regel nur 3 Schichten aufweisen, wurden sie bei der von Uspenskij beschriebenen Form 5—7schichtig; es trat eine Art von Palisaden- und Schwammgewebe auf, die Epidermis führte allerdings noch Chlorophyll, auch die Spaltöffnungen sind nur zum Teil gebaut, aber auf beiden Seiten vorhanden. Wenn es sich wirklich um einen echten P. perfoliatus handelt (was aus der Abbildung nicht deutlich ersichtlich ist), so wäre dies um so interessanter, als P. perfoliatus gerade zu den Formen gehört, die man als die am weitesten reduzierten betrachtet.

Botanischer Garten in Nongko Djadjar bei Lawang (Ost-Java).

Von **M. Buysman.**

Obwohl das Wetter in den letzten Tagen sehr unbeständig und das Barometer niedrig stand (augenblicklich, 2. Februar, steht dasselbe sogar sehr niedrig) nnd hin und wieder mal einige Windstöße auftreten, kann man doch nicht von dem reden, was man in Europa „schlechtes Wetter" nennt; die Sonne hat man tagtäglich mindestens 3—4 Stunden und bei dem sehr hohen Stande (am 20. d. M. steht sie fast im Zenith!) ist die Wärme, bei direkter Besonnung, sehr hoch. Das elende, neblige, melancholische Wetter der Herbst- und Wintermonate von Europa kennt man hier nicht, weil die in Europa unzertrennliche Kälte fehlt; jeder Tag im Jahre ist ein Sommertag; die Bezeichnung „ewiger Sommer" ist sehr richtig. Im allgemeinen gibt es hier nur zwei meteorologische Faktoren: Sonne und Regen. Alle andere Erscheinungen treten nur vereinzelt oder gar nicht auf. Nebel kommt selten vor und dauert längstens 2—3 Stunden; Hagel habe ich in 6 Jahren nur zweimal beobachtet in sehr kleinen, winzigen Körnern. Schnee, Frost und Reif ist vollständig unbekannt. Gewitter treten nur in der Regenzeit auf und sind nur selten heftig.

Daß bei der Gleichmäßigkeit des Klimas die Anregung für Pflanzen aus den kalten Regionen nicht so stark sein kann wie solche im Frühling des Nordens der Fall ist, läßt sich leicht verstehen, daß aber, wie es sich schon bei einigen europäischen Fruchtbäumen herausgestellt hat, die Pflanzeu sich, nicht gleich, aber nach und nach an die neuen klimatologischen Verhältnisse gewöhnen, ist eine merkwürdige Erscheinung, welche man hier bei aus Samen erzielten Exemplaren von Amygdalus Persica und Prunus domestica beobachten kann. Ich glaube, daß hier nur die Zeitdauer und weiter nichts in Frage kommt; Pflanzen, welche im Anfang sich hartnäckig weigerten zu gedeihen, habe ich bereits durch verschiedene Manipulationen, speziell das sofortige Abschneiden sämtlicher Wurzelausläufer und solcher

am unteren Ende des Stammes oder der Stengel, zum Blühen gebracht; dies deutet schon darauf hin, daß von einer Unmöglichkeit des Blühens und Gedeihens nicht die Rede sein kann. Das Akklimatisieren einer Pflanze aus den kalten Gegenden kann aber nicht im Handumdrehen geschehen; Zeit und nochmals Zeit kann hier das anscheinend Unmögliche doch möglich machen. Das allergeringste Wachstum zeigten bis jetzt die Pinus-Arten des Nordens; Pinus silvestris war nach 1 Jahr 4 cm hoch! Wie zu erwarten war, ist die Blattentwicklung bei allen Pflanzen der gemäßigten Zone, welche hier nicht blühen wollen, meistens eine sehr starke.

Daß die Gattungen Galanthus, Crocus, Tulipa und Hyacinthus nur Blätter hervorbringen, ist sehr natürlich, daß aber Leucojum aestivum hier blüht und Viola odorata, eine reine Frühlingspflanze, nicht allein hier, sondern sogar noch besser in Soerabaya, mit einem Jahresmittel von ca. 27—28° C, ausgezeichnet blüht und gedeiht, ist meines Erachtens fast unerklärlich; ich würde es nicht glauben, wenn ich die Blüten dieser Pflanzen, welche man von dort mitgebracht, nicht gesehen hätte. Wenn man dies nicht als unerklärlich betrachten sollte, weil die Pflanze auch in Nordafrika (aber mit relativ sehr kaltem Winter!) heimisch ist, wie ist dann aber die Tatsache, daß Myosotis palustris — eine ausschließlich nordische Pflanze! — in einer Meereshöhe von 200 m hier im Lande blüht?

Es ist hier wirklich ein ausgezeichnetes Fleckchen Erde zum Experimentieren; schade, daß sich niemand für die Sache interessiert, sonst würden auch im Tieflande Versuche vorgenommen werden können.

Interessant ist es hin und wieder Notizen zu sammeln von Leuten, welche unten im Tieflande (Soerabaja usw.) wohnen, mit Bezug auf exotische Pflanzen; ich hörte soeben, daß die gewöhnliche Viola odorata, das allbekannte Veilchen, unten weit größere Blumen und weniger Blätter treibt als hier am Platze; diese Pflanze wird doch niemand zu den sub-tropischen, und noch viel weniger zu den tropischen Gewächsen rechnen! Wie kommt es nun, daß dieselbe im heißen Soerabaya, einem der wärmsten Orte Indiens, so gut gedeiht? Die Pflanze blüht immerwährend, während sie in Europa nur im Frühling ihre Blüten zeitigt, also eine reine Frühlingsspezies! Um so mehr würde man das Gedeihen am Äquator zu den Unmöglichkeiten rechnen! Dabei gedeihen sehr viele sub-tropische Gewächse in Soerabaya überhaupt nicht, weil die Temperatur nur selten unter 24° C fällt, und am Tage immer 32—36° beträgt.

Nr. 61. **Salvia coccinea** Juss. ex Murr. in Comm. Götting. I (1778), 86, tab. 1.

Regel, Gartenflora VII, tab. 232. Belgique Horticole 9, tab. 5.

Labiatae.

Stengel ca. 1 m hoch, feinfilzig; Blätter gestielt, herzförmig, spitz, runzelig, unten feinfilzig, stumpf gesägt; Blumen scharlach, in 6 blumigen Quirlen; Brakteen eirund, geschmälert, abfallend; Kelch 3zähnig.

Diese aus Tropisch- und Nordamerika (Florida, aber dort nur aus Gärten verwildert) stammende Salbei-Art wächst hier sehr gut, fruktifiziert aber nur wenig. Im allgemeinen scheinen die Salvia-Spezies hier zu gedeihen, aber es gibt deren so viele hundert Arten, daß man noch nichts bestimmtes darüber sagen kann, wenn noch nicht ein paar hundert Arten versucht sind. Die Blätter an obiger Art haben einen ganz eigentümlichen Geruch, wodurch die Pflanze, auch ohne Blüten, sofort zu erkennen ist; diesen Geruch habe ich noch bei keiner anderen Art bemerkt; übrigens blüht die S. coccinea hier das ganze Jahr hindurch; ich habe sie noch nie ohne Blüten gesehen.

Die S. officinalis habe ich jetzt als Kronenbäumchen gezogen, weil sie noch nie geblüht hat; ich habe schon öfters bemerkt, daß man in dieser Weise fast jede Pflanze, welche nicht blühen will, dazu zwingen kann; sobald irgend ein Exemplar eine Unmenge Ausläufer produziert, kann man fast mit Sicherheit sagen, daß die Pflanze nicht blühen wird. Dies ist um so mehr der Fall bei Passiflora caerulea und Mentha piperita; dagegen macht Mentha arvensis ebenfalls Ausläufer, aber zu gleicher Zeit auch blühende Stengel, ebenso Teucrium orientale; daraus geht hervor, daß es auch hier wieder Ausnahmen gibt und wohl in keiner Hinsicht ein allgemein gültiges Gesetz in der Pflanzenwelt zu bestehen scheint, abgesehen von Zuständen, wobei das Leben der Pflanze absolut unmöglich wird. Man müßte eigentlich eine riesige Einrichtung haben, worin mit jeder bestehenden Pflanzenart experimentiert werden könnte.

Nr. 62. **Acacia arabica** W., Sp. Pl. IV, 1085 (A. Nebneb Adans, Hist. Ac. Roy. d. Sc., 1773—1774).

Hayne, Arzneigew. X, tab. 32. Roxb., Coromandel II, tab. 149. D. C., Prodr. II, 461. Oliver, Fl. Trop. Afr. II, 350.

Mimoseae.

Baum bis 12 m Höhe, mit zahlreichen abwechselnden Zweigen, feinfilzig; Holz rotbraun, hart, Rinde bräunlich, Blätter abwechselnd,

doppelt gefiedert, mit 2 Brakteen, welche als horizontal abstehende Dornen am Fuße der Blattstiele und Blütenstiele stehen; Fiedern 3—10paarig; Blättchen 15—20paarig, länglich, gerade, an der Spitze abgerundet, mit stumpfer Basis, schwach behaart, fiedernervig, dachziegelig übereinanderliegend; allgemeiner Blattstiel oben mit einer Drüse; Blütenköpfchen 2—6 in den Blattachseln, mit ungefähr halbwegs gegliederten Stielen; die Gliederung trägt 4—5 Brakteen; Blumen gelb, in einer Höhlung des Blütenbodens eingesenkt, sitzend mit einer Braktee versehen, welche messerförmig, zugespitzt und an den Seiten behaart ist; Kelch 4—5zähnig, Zähne ungleich; Blumenkrone fast zweimal so groß wie der Kelch, mit länglichen Zähnen, welche an den Rändern ebenfalls behaart sind; Staubgefäße zahlreich, dreimal länger als die Corolla; Schote länglich mit wellenförmigem Rande, weißfilzig, dickhäutig; Samen eirund, zusammengedrückt, braun.

Diese afrikanische Pflanze wächst hier gut (in 4 Jahren bis 4 m), blüht aber nie; die Blütenköpfchen bleiben klein und öffnen sich nie; dieselbe Erscheinung habe ich auch bei A. horrida und A. Giraffae gemacht; andere afrikanische Arten habe ich noch nicht versucht; es wäre gewiß interessant, zu wissen, ob dieses Phänomen sich bei allen Arten aus dem schwarzen Weltteil wiederholt. Bei A. Melanoxylon aus Australien habe ich dasselbe beobachtet, sonst aber noch bei keiner anderen australischen Art. Im Kalthause blüht die A. arabica sehr willig, wie ich aus Erfahrung weiß; dies macht die Sache noch unerklärlicher.

Nr. 63. **Solanum fastigiatum** W., Enum. Hort. Berol., 235.

Dunal, Solanum, tab. 16. Jacq., Eclogae Plant, tab. 6.

Solaneae.

Ein bis 4 m hoher Strauch (hier am Platze), fast wehrlos; Blätter eirund-lanzettförmig oder eirund-länglich, ganzrandig, ausgeschweift oder buchtig ausgeschweift, weichhaarig oder glattlich. Blumen in seitlichen und endständigen langgestielten Doldentrauben, hellblau mit gelbem Sternchen in der Mitte, halb 4—6spaltig, die Einschnitte eirund, dreieckig, stumpflich, etwas wellenförmig, Beeren orangefarbig.

Diese mexikanische Pflanze wächst hier sehr gut, fruktifiziert aber nur wenig; als Kronenbäumchen ist die Spezies sehr zierlich. Die Samen erhielt ich aus Brasilien; es scheint die Pflanze auch dort heimisch zu sein.

Bis jetzt habe ich schon diverse Arten der Gattung Solanum versucht, aber noch keine einzige Spezies[1]), welche nicht gedeihen wollte, sogar Arten aus Abyssinien fruktifizierten sehr gut; einzelne Spezies tragen aber keine Früchte.

Andere Solaneae-Gattungen scheinen aber nicht so bequem zu sein, denn die Gattung Lycium (Arten der Mittelmeerregion) hat hier noch keine Blüten gezeitigt; ebenso scheint die Physalis Franchetianum hier absolut nicht gedeihen zu wollen, während P. Alkekengi vollständig reife Früchte trägt. Solandra grandiflora aus Jamaica ist nach einem halben Jahre 10 cm hoch. Sie hat einen sehr dicken Stamm, verweigert aber eine Kletterpflanze zu werden. Was kann davon die Ursache sein?! Andere Pflanzen aus Jamaica gedeihen sehr gut. Vielleicht gibt es bei allen Pflanzen, welche nicht gedeihen wollen, ein und dieselbe Ursache, aber welche?

Nr. 64. **Sisyrinchium chilense** Hook., Bot. Mag., 2786.

Mart, Flora Bras. III, I, 535 (S. Lechleri). Linnaea XXXIX (1857—1858), 63 (S. uniflorum).

Irideae.

Stengel ca. 20 cm hoch; Blätter schwertförmig, Stengel zweischneidig, geflügelt, ästig; Blumen blaß-purpurrot; Petalen eingedrückt, stachelspitzig; Kapsel birnförmig, stachelspitzig.

Diese tropisch-amerikanische Pflanze blüht hier das ganze Jahr hindurch, und zeitigt vollständig reife Früchte.

Von Iris-Arten gedeiht die I. germanica hier nicht, denn sie blüht nie; dies wäre ja, weil es eine mitteleuropäische Pflanze ist, an und für sich nichts besonderes; daß aber die I. florentina, eine rein südeuropäische Art, hier ebenfalls nie zur Blüte kommt, ist nicht so leicht erklärlich, speziell auch, weil andere südeuropäische Arten hier manchmal 5—6mal im Jahre blühen. Daß die Blütenstengel kaum 30 cm hoch werden statt beinahe 2 m, wie ich in Middelburg einen Stengel von I. pallida gemessen habe, ist auf das wiederholte Blühen zurückzuführen. Außerdem blühten die beiden Arten I. pallida und I. florentina im trockenen Monat April. Eine andere Art (I. attica = I. pumila) bleibt sehr niedrig und blüht ebenfalls noch nicht;

---

1) Mit Ausnahme der S. Dulcamara, welche hier nicht gedeihen will; ich werde aber mit dieser Pflanze weiter experimentieren und die Ausläufer bei Erscheinen sofort abschneiden.

I. sibirica hat hier dagegen zweimal geblüht; I. Pseud. Acorus bekommt einen sehr starken Wurzelstock, blüht aber auch nicht.

Nr. 65. **Marsypianthes hyptoides** Mart. ex Benth., Lab. Gen. et Sp. 64.

Hook., Icones, Plant V, tab. 457. Endl., Flora Bras. XXII, tab. 16.

Labiatae.

Stengel kriechend, verzweigt, behaart oder glatt; Blätter etwas gestielt, eirund oder lanzettförmig gesägt oder gezahnt, am Fuße geschmälert, keilförmig oder abgerundet; Blütenköpfchen dicht 6—30blumig, fast sitzend, Blumen blau oder blaßpurpur; Kelchzähne lanzettförmig; Narben platt; Achenia der inneren Blüten kahnförmig, des Randes häutig, nach innen gebogen.

Obwohl die von mir bis jetzt versuchten brasilianischen Pflanzen im allgemeinen sehr gut gedeihen, scheint es doch Ausnahmen zu geben, wie ich schon bei Passiflora caerulea bemerkt habe. Es würde interessant sein, eine große Anzahl brasilianische Pflanzenarten zu kultivieren, um zu bestimmen, welche anderen Spezies hier am Platze nicht gedeihen. Die obige Labiate wächst hier fast wie Unkraut und bekommt in einem Jahre eine Ausdehnung von diversen Quadratmetern; jedes Stengelglied schlägt Wurzel und vermehrt sich die Pflanze außerdem noch durch Samenausfall; sogar im Topfe blüht und fruktifiziert sie sehr gut.

Nr. 66. **Hibiscus syriacus** L., Sp. Pl. 695.

Bot. Mag. III, tab. 83. Rbch., Fl. Germ. V, tab. 181. Cavan, Dissert., tab. 69.

Malvaceae.

Ein hier bis 3 m hoher Strauch mit aschgrauer Rinde; Blätter keilförmig eirund, 3lappig, gesägt, glatt, abfallend; Blumen rosé, rot oder weiß; Blumenstiele kaum länger als die Blattstiele; Hülle 6—7blättrig.

Diese, nach dem Index Kewensis, in den wärmeren Teilen der Erde heimische Pflanze gedeiht hier zwar, aber nicht so gut wie die H. Rosa sinensis; obwohl beide Arten nie fruktifizieren, so blüht die Rosa sinensis doch weit reicher, wenigstens ist dies der Fall mit den Exemplaren in meinem Garten; es würde interessant sein, zu erfahren, wie die Syriacus sich an anderen Orten des Landes beträgt; ich habe die Pflanze aber sonst noch nirgends beobachtet. Überall sieht man die Rosa sinensis, aber sonst keine andere Art. Nun

gibt es aber hier nur Gärtchen der Eingeborenen und keine der Europäer; überhaupt kultiviert der Europäer hier zu seinem Vergnügen sehr wenig, weil die Leute ja als Beamte (und fast die ganze Bevölkerung besteht aus Beamten und sonstigen Untergebenen, nur haben sie bedeutend höhere Gehälter als in Europa!), öfter umziehen müssen und nie einen festen Wohnsitz haben. Rentiers gibt es sehr wenige, und wer Rentier wird, geht meistens sofort nach Holland, mit seinem eiskalten Klima, zurück! Dies geschieht aber nicht so sehr aus Patriotismus, als um dort den großen Herrn spielen zu können.

Wenn die H. syriacus wirklich in Syrien heimisch sein soll (Boissier, Flora orient., I, 839, gibt an, daß sie in Armenien und am Kaspischen Meere vorkommt), so ist es eigentlich noch ein Wunder, daß sie hier im feuchten Klima überhaupt noch gedeiht. Andere Sträucher aus dieser Gegend gedeihen überhaupt nicht oder nur kümmerlich.

Nr. 67. **Vinca rosea** L., Syst., ed. X, 144.

D. C., Prodr, VIII, 382. Bot. Mag. VII, tab. 248.

Apocyneae.

Stengel bis 1 Meter hoch (hier am Platze), rund, aufrecht, ästig, glatt; Blätter opposit, kurzgestielt, oval-länglich. ganzrandig, stumpflich, oben glänzend dunkelgrün, mit weißlicher Mittelrippe, unten blaß, Blumen rosenrot, am Schlunde dunkelrot; Kelch 5spaltig, die Einschnitte gerade, spitz; Corolla präsentiertellerförmig, die Röhre länger als der Kelch, mit 5spaltiger Mündung, der Rand flach ausgebreitet, mit 5 an der Spitze schief abgestutzten Einschnitten. Narben doppelt, die untere schild-, die obere kopfförmig; 2 Drüsen unten am Fruchtknoten, 2 gerade, aufrechte, stilrunde, schmale, der Länge nach aufspringende Balgkapseln; Samen länglich, nackt.

Die Pflanze wird tropischer Kosmopolit genannt, ist aber hier im Archipel heimisch, obwohl ich sie noch nie wild gefunden habe; sie blühte das ganze Jahr hindurch, ist mir aber augenblicklich im Garten ausgegangen, sie ist auch heimisch in Cochinchina und wird dort als bitteres, adstringierendes und diaphoretisches Heilmittel verwendet. Sie ist auch in der Flora Brasiliensis abgebildet; ob sie aber im afrikanischen Kontinent heimisch ist?

Sehr interessant würde es sein, auch die Europäische V. minor und V. major zu versuchen; leider haben die Samen dieser beiden Arten niemals gekeimt; ich halte mich für etwaige Pflanzen bei den Lesern der Flora bestens empfohlen.

Daß es in Europa, wenn auch nur zwei, Vertreter der rein tropischen Familie der Apocyneae gibt, ist an und für sich schon sehr merkwürdig, denn die Nerium Oleander ist zweifelsohne in grauer Vorzeit aus Westasien nach Südeuropa übergebracht, denn sie kommt ja soweit östlich bis Kurdistan vor.

Nr. 68. **Cestrum strigillatum** R. u. P.

Fl. Per. II, 29, tab. 156.

Strauch, hier am Platze bis 4 m hoch; Blätter herzförmig spitz; Blüten zu zweien, traubig, eine kürzer gestielt als die andere; Blätter unterseits kurzhaarig; Blumen grünlich; Beere eirund, kugelig schwarz; Kelch 5spaltig, Corolla röhrig-trichterförmig, 5spaltig; Staubgefäße unten an der Kronröhre herablaufend, eingeschlossen; Beere vom Kelche umgeben, 2- oder 1fächerig, wenigsamig.

Diese Peruanische Pflanze gedeiht hier wie in ihrem Vaterlande. Es werden hier diverse Arten Cestrum als „Syringen“ (Nägelchen) kultiviert, weil die echte Syringa vulgaris hier absolut nicht gedeiht oder wenigstens so langsum wächst, daß es vielleicht ein halbes Menschenalter dauern würde, um die Pflanze baumartig zu sehen.

Die Samen obiger Spezies erhielt ich aus Brasilien, es scheint die Pflanze dort heimisch zu sein; überhaupt erhalte ich oft Samen aus anderen Gegenden als aus ihrem Vaterland, und zwar als wildwachsend. Weil aber jede Pflanze, welche zwischen dem Wendekreise gedeiht, bald dort „wild“ wächst, so ist die Angabe, daß eine Spezies irgendwo heimisch ist, nur mit Vorsicht anzunehmen. Die Kälte im Norden stellt eine scharfe Grenze für alles was nicht im kalten Klima heimisch ist, hier gibt es aber keine Grenze, welche vom Klima herrührt. Was hier gedeiht, gedeiht meistens üppig und das ganze Jahr hindurch, wie denn auch obiger Strauch fortwährend blüht fruktifiziert. Gern würde ich auch andere Arten dieser Gattung versuchen und halte mich für Samen bei den Lesern der „Flora“ bestens empfohlen.

Nr. 69. **Phytolacca dioica** L., Sp. Pl., ed II, 632.

L'her., Stirp., tab. 70. D. C., Prodr. XIII, II. 31. Salisb., Prodr. 345.

Phytolaccaceae.

Stamm 10 m hoch; Blätter eirund, langgestielt, ähnlich solche der Populus nigra, glatt, zugespitzt; Fruchtähre viel länger als die Blätter; Blüten kurzgestielt, zweihäusig; Kelch 5teilig, Corolla fehlt; Frucht beerenartig, saftig, 10fächerig, 10samig.

Der Stamm dieses südamerikanischen Baumes hat hier in 4 Jahren eine Höhe von ca. 10 m und ein Diameter von 40 cm erreicht. Blumen habe ich aber noch nie gesehen. Weshalb die Pflanze hier nicht blüht, während sie an der Riviera fruktifiziert? Sie soll dort —5—6° C aushalten und die Dürre ausgezeichnet widerstehen, weshalb sie viel kultiviert wird; die Blätter fallen dort im Herbst ab; hier am Platze bleibt sie das ganze Jahr beblättert. Ich möchte die Pflanze nochmals von Samen kultivieren und versuchen, sie niedrig zu halten; die Samen, wovon ich das jetzige Exemplar bekam, erhielt ich aus Brasilien.

Phytolacea decandra fruktifiziert hier sehr gut; ich verstehe also nicht, weshalb die obige Art nicht blühen will, die decandra fängt sogar an sich zu verbreiten. Ich habe die dioica hier noch nirgends gesehen, sie scheint noch nie eingeführt zu sein; als Schattenpflanze ist sie aber nicht so sehr zu empfehlen, weil das Laub nicht dicht genug ist und auch die Krone nicht breit genug. Der Stamm ist relativ viel zu dick im Vergleich zu der Höhe des Baumes, derselbe ist aber hohl und ist die Pflanze somit eine baumartige Staude; die Früchte sollen ähnlich wie solche der Ph. decandra zu verwenden sein.

Nr. 71. **Caesalpinia Sappan** L., Sp. Pl., 381.

Roxburg, Plants oft he Coast of Corom, tab. 16. Rheede, Hort. Malab. VI, tab. 2. D. C., Prodr. II, 481—86.

Leguminosae.

Ein hier am Platze bis 7 m hohes Bäumchen, das sich auch, wie ich schon bemerkt habe, am Spalier heranziehen läßt; Blätter doppelt gefiedert, 10—12jochig; Blättchen 10—12jochig, ungleichseitig, schief oval-länglich, an der Spitze ausgerandet; Blattstiele und Ästchen umbuscht; Äste mit gedrängt stehenden Stacheln; Blumen gelb, mit glattem Kelch und längs Staubfäden in Endrispen; Kelch 5spaltig, ungleich; 5 Petalen, ungleich, genagelt, das oberste kürzer; Staubfäden am Grunde zottig; Hülse zusammengedrückt, braun, glatt, umgekehrt eirund, schief abgestutzt, zugespitzt; Samen 3—4.

Das „rote Sappanholz“ wächst im Tieflande des Archipels und auch in Britisch-Indien wild; hier erreichte die Pflanze in 3 Jahren von Samen die oben angegebene Höhe. Wie oben gesagt, läßt sich diese Spezies ebenso wie die hier wildwachsende C. sepiaria am Spalier heranziehen, man kann durch Einstutzen der langen Zweige

mehr Blüten bekommen; die Pflanze kann somit als Wandbedeckung benutzt werden, was ich bis jetzt noch in keinem Handbuche der Blumengärtnerei erwähnt gefunden habe. Zweifelsohne gibt es noch viele andere Caesalpinia-Arten und auch andere Arten, welche als Spalierpflanzen verwendet werden können. Ich habe außerdem bemerkt, daß alles, was man gegen eine Wand kultiviert, weit besser blüht und fruktifiziert, als wenn man Stammpflanzen heranzieht. Vielleicht läßt sich dies dadurch erklären, daß die Spalierexemplare stets Schutz gegen Regen und Wind haben, denn von einer höheren Temperatur, wenigstens wenn die Wand nicht der Sonne exponiert ist, kann hier keine Rede sein. Das obenerwähnte dürfte für Warmhausbesitzer von Interesse sein.

Leider gibt es hier keine einzige heimische Pflanze, welche in Mitteleuropa im Freien aushält; für Südeuropa aber würde hier noch manches Verwendbare vorkommen, was bisher noch niemals in Kultur war.

Nr. 72. **Ipomaea megapotamica** Choisy in D. C., Prodr. IX, 375.

Knolle länglich zugespitzt, bis 1 m lang und 10 cm im Durchschnitt, unteres Stengelende enorm verdickt, bis 8 cm in Diameter; Stengel bis 20 m lang (hier am Platze), gestreift, eckig, weiß behaart; Blätter eirund-herzförmig, stumpf, unterseits weiß behaart, langgestielt, Blütenstiele länger als die Blätter, oben dichotomisch verzweigt; Kelchblätter eirund zugespitzt, mit breiter Basis, auswendig fein behaart; Krone groß, rosé, nach unten bauchig erweitert, auswendig behaart; Frucht mir unbekannt.

Ein südamerikanisches Schlinggewächs, welches sehr gut gedeiht, aber nicht fruktifiziert; dieses Phänomen habe ich auch bei verschiedenen anderen Kletterpflanzen beobachtet; was kann davon die Ursache sein? Dasselbe findet man bei Schubertia und Solanum Wendlandii. Es ist eine eigentümliche Erscheinung, weil sie nur bei einzelnen Arten vorkommt.

Obige Spezies scheint so ziemlich in ganz Südamerika heimisch zu sein; ich finde sie als in Brasilien und bei Montevideo gesammelt erwähnt, während ich die Samen aus Paraguay erhielt; die Knolle hat den enormen Umfang in 3 Jahren erreicht. Eigentümlich ist die sehr dicke Stengelbasis, die aussieht wie ein abgehauenes Bäumchen und ca. 12 cm hoch ist.

Es scheint, daß die Pflanze ziemlich selten ist; aus 20 botanischen Gärten erhielt ich Samen unter diesem Namen; sämtlich entpuppten sie sich als solche des bekannten Unkrautes I. purpurea! Weshalb denn

eine Unmenge Namen in der Samenliste aufführen, wenn nur Unkräuter vorhanden sind! Die Samen aus 40 botanischen Gärten habe ich genau nachgesehen und ausgesät; eine genaue Statistik gab als Resultat, daß nicht weniger als 80 % falsch benannt waren!! Das ist aber denn doch etwas stark! Kein Wunder, daß der Herr Direktor des botanischen Gartens in Kopenhagen die Sache in seiner Samenliste erwähnt und ziemlich scharf kritisiert! Es scheint mir eine heillose Verwirrung zu sein; fehlt da jede Kontrolle beim Einpacken der Samen oder sind fast sämtliche Pflanzen in den Gärten falsch benannt? Was ich von verschiedenen Seiten gehört habe, läßt eher auf das letztere schließen.

Nr. 73. **Stauntonia hexaphylla** Dcne. in Ann. Sc. Nat., Sér. II, XII (1839), 105; et in Arch. Mus. Par. I (1839), 192, tab. 11, Fig. C.

Siebold, Fl. jap., tab. 76.

Berberideae.

Stengel hier am Platz bis 15 m lang; Blätter 5—7teilig, eirund, glatt; Blumen 1häusig; Kelch 6teilig, Lappen fleischig; keine Blumenkrone, Staubgefäße 6 an der Basis röhrig verwachsen; Griffel kurz, Narbe kopf-schildförmig. Früchte eirund, dunkelrot, Samen schwarz; Fruchtfleisch weiß, sehr süß.

Diese Kletterpflanze wächst und blüht hier sehr gut, *fruktifiziert* aber nicht, weil ich nur ein weibliches Exemplar habe, d. h. absolut keine männlichen Blumen produziert werden; die Pflanze soll 1häusig sein, ist das etwa kein Irrtum? Ich werde versuchen, noch ein zweites Exemplar zu bekommen.

Früher wurden die Früchte dieser Berberideae als Leckerbissen dem Kaiser von Japan offeriert; sie waren zu dieser Zeit eine Seltenheit und sehr gesucht, weil Zucker noch unbekannt war.

Wiederum eine japanische Pflanze, welche hier gedeiht; warum gedeiht diese Spezies und die Camellia absolut nicht?

Außer der Camellia will auch die Cinnamomum camphora hier am Platze nicht gedeihen; von beiden Arten kann man sagen, daß sie sehr viel kultiviert werden; es sind also keine „wilden“ Pflanzen; die Cinnamomum ist nach 3 Jahren kaum 40 cm hoch! Ich habe sie noch dazu als junge Pflanze erhalten, und zwar in zwei Exemplaren.

Von Achillea Millefolium habe ich zwei Pflanzen; das eine Exemplar hat bis jetzt noch immer nicht geblüht, während das andere schon 45 cm Höhe erreicht hat und sehr willig blüht; würde es da

schon Differenzen im Gedeihen der einzelnen Exemplare geben?! Da wäre ja das Feld zum Experimentieren im vollsten Sinne des Wortes unermeßlich!

Nr. 74. **Festuca montana** Bb., Fl. Taur. Cauc. III, 75.

Schlechtendal, Flora v. Deutschl., tab. 740. Host. Gram. II, 56, tab. 78.

Gramineae.

Halm hier bis 2 m hoch; Blätter sehr breit, lanzettlich-lineal, oberseits bläulichgrün, rückseits grasgrün, am Rande rauh; Blatthäutchen länglich, sehr stumpf; Rispe sehr groß und ästig, am Ende überhängend. In feuchten Gebirgswaldungen von Österreich, Mähren und Böhmen.

Diese Pflanze gedeiht hier außerordentlich gut und fruktifiziert fast das ganze Jahr; manche andere europäische Gräser gedeihen gar nicht oder blühen nicht, so z. B. Festuca ovina. Nach 3 Jahren ist die Pflanze 20 cm hoch! Dieser schroffe Gegensatz ist etwas unerklärliches. Ich finde dies nicht allein bei europäischen, sondern sogar bei afrikanischen Gräsern; je länger ich mich mit dem Experimentieren beschäftige, je mehr stellt es sich klar und deutlich heraus, daß das Nichtgedeihen mancher Pflanzen mit der Temperatur nichts zu tun hat und daß ganz andere, bis jetzt völlig unbekannte Ursachen dieses Phänomen hervorrufen, sonst wäre es ja unmöglich, daß zwei Spezies aus derselben Gegend sich so entgegengesetzt benehmen. Ein gutes europäisches Futtergras ist hier in Indien sehr erwünscht; so habe ich denn auch schon Samen dieser Spezies nach Buitenzorg geschickt; überhaupt könnte hier am Platze viel mehr gezogen werden; auch europäische Sachen könnten hier in Masse kultiviert und zum allgemeinen Nutzen verwendet werden; Weizen, Hafer, Gerste und Roggen gedeihen, wie mir aus Versuchen bewiesen wurde, ganz vorzüglich; der Weizen wird auf Portugiesisch Timor denn auch schon im großen von den Eingeborenen (statt Mais) kultiviert und Brot in jedem Hause gebacken; warum wird dies nicht hier in dem Holländischen Archipel versucht?!

Nr. 75. **Hakea gibbosa** Cav. in Anal. Hist. I (1799), 214.

Cavan, Icones, tab. 534.

Proteaceae.

Ein bis 3 m hoher Strauch; Blätter fadenförmig, am Grunde unten sehr undeutlich gefurcht, gleich den Ästen etwas weichhaarig; Ästchen

und Blumenstielchen rauhhaarig; Perigon glattlich, weiß, wohlriechend; Kapsel höckerig, innen grubig und wollig, 1fächerig, mit 2 an der Spitze geflügelten Samen.

Diese australische Proteaceae wächst hier, wie alle bis jetzt von mir versuchten Pflanzen aus Neu Holland, sehr gut; die eigentümliche Form der Blüten machen die Familie zu einer interessanten. Die Früchte dieser Spezies sehen aus wie ein gichtig angeschwollenes Fingerglied. Die früher in den Warmhäusern stark vertretene Familie ist jetzt fast daraus verschwunden, gerade wie es mit der früher in hunderten von Arten kultivierten Gattung Pelargonium der Fall war. Nur einzelne Botanische Gärten besitzen kleine Kollektionen, aber die im Anfang des vorigen Jahrhunderts in Massen kultivierten Spezies dieser ebenfalls sehr interessanten Geraniaceae sind wieder verloren gegangen; eigentlich wird fast nur ausschließlich die P. zonale mit ihren zahllosen Varietäten kultiviert; wenn man diese Spezies hier im Freien hat, so müssen die Pflanzen fortwährend sehr aufmerksam behandelt und die Seitentriebe sofort entfernt werden, sonst bekommt man keinen nach oben aufstrebenden Stamm; dies dürfte auf den sehr ergiebigen Regenfall zurückzuführen sein; es ist auch der Fall mit P. capitatum und P. tomentosum; die Zweige werden vom Regen zu Boden geschlagen und wurzeln dann bald in die feuchte Erde. Man bekommt also eine kriechende statt eine aufstrebende Pflanze. Der Hauptstengel muß sofort angebunden und die Nebenzweige entfernt werden; in dieser Weise bekommt man schließlich ein Kronenbäumchen. In Kalifornien soll die P. zonale Baumstärke erreichen; die kleinen Spezies hält man am Besten unter Obdach, wo sie sehr gut gedeihen; im Freien werden sie vom Regen bald vernichtet; die Proteaceae mit ihren harten Blättern kann man dagegen ruhig im Freien einpflanzen, weil der Regen ihnen keinen Schaden tut.

Nr. 76. **Eriodendrom anfractuosum** D. C., Prodr. I, 479.

Bot. Mag., 61, tab. 3360. Wight, Icones Pl. Ind. Or. II, tab. 400. Rheede, Hort. Malab. III, tab. 49—51.

Malvaceae.

Baum; hier am Platze nach 4 Jahren bereits 6 m hoch, obwohl eine Pflanze des Tieflandes; Zweige horizontal ausgebreitet in Kränzen um den Stamm; letzterer dornig bewehrt; Blätter handförmig; Blättchen 5—8, unterseits bläulich-grün; Blüten weiß in achselständige Bündel auf knolligen Auswüchsen an den Enden der Zweige, vor oder

zugleich mit den jungen Blättern erscheinend, Kelch glockenförmig mit 5 stumpfen Zähnen, bleibend; Blumenblätter 2—3 mal so lang wie der Kelch; Staubgefäße 5, an der Basis röhrig verwachsen; Kapsel 7—12 cm lang, langsam sich öffnend, 5 fächerig; Fächer mit langer, weißer Wolle bekleidet; Samen glatt mit einzelnen Flockchen seidenartiger Wolle bedeckt.

Wie oben gesagt scheint diese rein tropische Pflanze hier sehr gut zu gedeihen, obwohl man von vornherein annehmen sollte, daß die Temperatur hier am Platze nicht ausreichen würde. Dieselbe Beobachtung habe ich hier schon mit vielen anderen reine Tropenspezies gemacht. Eine Mitteltemperatur von 19° scheint also für diese Spezies zu genügen.

Ich bin davon überzeugt, daß eine Menge Tropenpflanzen hier gedeihen können, neben reinen mitteleuropäischen Arten; man könnte, wie bereits im Anfang dieser Notizen bemerkt, einen sehr großen Teil der Flora Universalis hier zusammenbringen, was im Norden ohne enormen Kostenaufwand unmöglich ist. Daß reine Tropenpflanzen und reine mitteleuropäische Pflanzenarten nebeneinander wachsen und gedeihen, würde man früher wohl für unmöglich gehalten haben.

Der Nutzen des Samens des obigen Baumes ist ja allgemein bekannt.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. SIEBENTER BAND

(DER GANZEN REIHE 107. BAND)

DRITTES HEFT

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 4 TAFELN UND 56 ABBILDUNGEN IM TEXT

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1914

ERSCHIENEN AM 16. DEZEMBER 1914

Organographie der Pflanzen

insbesondere der

Archegoniaten und Samenpflanzen.

Von

Dr. K. Goebel,

Professor an der Universität München.

Erster Teil: Allgemeine Organographie.

Zweite, umgearbeitete Auflage.

Mit 459 Abbildungen im Text. 1913. (X, 513 S. gr. 8°).

Preis: 16 Mark, geb. 17 Mark.

Aus dem Vorwort zur zweiten Auflage. Die „allgemeine Organographie" hat in der 2. Auflage erhebliche Änderungen erfahren in der Bearbeitung und Anordnung des Stoffes. Die früher darin enthaltene Darstellung der Schwendenerschen mechanischen Blattstellungslehre schien nicht mehr erforderlich. Bezüglich der Regenerationsprobleme, der Vererbung von Mißbildungen, der Gallenbildung konnte auf andere zusammenfassende Darstellungen hingewiesen werden. Dagegen wurden außer einer Einleitung Abschnitte über die Beziehungen zwischen Gestalt und Funktion, Verzweigung, Blattanordnung, sexuellen Dimorphismus, Generationswechsel u. a. hinzugefügt, was auch die Ausführung zahlreicher neuer Abbildungen bedingte. Auch ist ferner ein Register beigegeben worden.

Fernerstehende könnten glauben, daß die Abwendung von den Problemen der Organographie, welche in der heutigen Botanik hervortritt, bedingt sei dadurch, daß diese Probleme gelöst seien. Nichts wäre irriger. Man hat die alten Arbeitsfelder verlassen, nicht weil sie erschöpft waren, sondern weil neue einen rascheren und reicheren Ertrag zu versprechen schienen. Vielfach wohl auch deshalb, weil das „Problem der Mannigfaltigkeit" gerade auf dem Gebiete der Morphologie uns besonders beängstigend entgegentritt. Aber es erhebt sich — ganz zu schweigen von der Systematik — dem Experimentalphysiologen ebenso gegenüber wie dem Morphologen, und schleicht sich nicht weniger auch in die Präparatenmappe der Cytologen und Anatomen ein. Es ist also aufs Innigste verbunden mit allen Lebenserscheinungen. Und es ist schön, daß dem so ist! K. Goebel.

Früher erschien:

Zweiter Teil: Spezielle Organographie.

1. Heft: **Bryophyten.** Mit 128 Abbildungen im Text. 1898. Preis: 3 Mark 80 Pf.
2. Heft: **Pteridophyten und Samenpflanzen.** Mit 280 Abbildungen im Text. 1900/1901. Preis: 12 Mark.

Preis des vollständigen Werkes broech.: 31 Mark 80 Pf.

Organographie der Pflanzen

insbesondere der

Archegoniaten und Samenpflanzen.

Von

Dr. K. Goebel,

Professor an der Universität München.

Erster Teil: Allgemeine Organographie.

Zweite, umgearbeitete Auflage.

Mit 459 Abbildungen im Text. 1913. (X, 513 S. gr. 8°).

Preis: 16 Mark, geb. 17 Mark.

Aus dem Vorwort zur zweiten Auflage. Die „allgemeine Organographie" hat in der 2. Auflage erhebliche Änderungen erfahren in der Bearbeitung und Anordnung des Stoffes. Die früher darin enthaltene Darstellung der Schwendenerschen mechanischen Blattstellungslehre schien nicht mehr erforderlich. Bezüglich der Regenerationsprobleme, der Vererbung von Mißbildungen, der Gallenbildung konnte auf andere zusammenfassende Darstellungen hingewiesen werden. Dagegen wurden außer einer Einleitung Abschnitte über die Beziehungen zwischen Gestalt und Funktion, Verzweigung, Blattanordnung, sexuellen Dimorphismus, Generationswechsel u. a. hinzugefügt, was auch die Ausführung zahlreicher neuer Abbildungen bedingte. Auch ist ferner ein Register beigegeben worden.

Fernerstehende könnten glauben, daß die Abwendung von den Problemen der Organographie, welche in der heutigen Botanik hervortritt, bedingt sei dadurch, daß diese Probleme gelöst seien. Nichts wäre irriger. Man hat die alten Arbeitsfelder verlassen, nicht weil sie erschöpft waren, sondern weil neue einen rascheren und reicheren Ertrag zu versprechen schienen. Vielfach wohl auch deshalb, weil das „Problem der Mannigfaltigkeit" gerade auf dem Gebiete der Morphologie uns besonders beängstigend entgegentritt. Aber es erhebt sich — ganz zu schweigen von der Systematik — dem Experimentalphysiologen ebenso gegenüber wie dem Morphologen, und schleicht sich nicht weniger auch in die Präparatenmappe der Cytologen und Anatomen ein. Es ist also aufs Innigste verbunden mit allen Lebenserscheinungen. Und es ist schön, daß dem so ist! K. Goebel.

Früher erschien:

Zweiter Teil: Spezielle Organographie.

1. Heft: **Bryophyten.** Mit 128 Abbildungen im Text. 1898. Preis: 3 Mark 80 Pf.
2. Heft: **Pteridophyten und Samenpflanzen.** Mit 280 Abbildungen im Text. 1900/1901. Preis: 12 Mark.

Preis des vollständigen Werkes broschiert: 21 Mark 80 Pf.

Über die Anatomie des Laubblattes.

Von **R. Paulmann.**

(Mit 5 Abbildungen im Text.)

Von allen Organen der Pflanze ist zweifellos das Laubblatt anatomisch am genauesten untersucht. Systematische, physiologische wie auch ökologische Gesichtspunkte haben das Blatt immer wieder zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht. Namentlich die Beziehungen zur Außenwelt und ihr Einfluß auf die Struktur des Laubblattes sind in zahlreichen Arbeiten nachgewiesen und zu erklären versucht worden. Erwähnt seien nur die enormen Strukturverschiedenheiten der unter ganz verschiedenen Lebensbedingungen wachsenden Xero- und Hygrophyten. Aber auch feinere Unterschiede in Gestalt und Bau des Blattes konnten auf äußere Einflüsse zurückgeführt werden. Beispielsweise ist das Blatt befähigt, selbst auf geringe Differenzen im Lichtgenuß in außerordentlich feiner Weise zu reagieren, wie das in den Strukturverschiedenheiten von den sogenannten Sonnen- und Schattenblättern zum Ausdruck kommt.

Für derartige vergleichende Untersuchungen ist nicht jedes beliebige Laubblatt einer Pflanze in gleicher Weise geeignet. Erst neuerdings ist durch Goebel, Yapp, Schramm und Nordhausen nachgewiesen worden, daß nach dem Alter und der Insertionshöhe des Blattes selbst an derselben Pflanze der Bau des Laubblattes unabhängig von äußeren Einflüssen bedeutend variieren kann. Ähnliche Einschränkungen gelten für die Beobachtungen an dem einzelnen Blatt. Wenn man für gewöhnlich nur ganz bestimmte Stellen bevorzugte, — die mittlere Partie eines Blattes dürfte dies meist sein — so ging man von der richtigen Erfahrung aus, daß das Blatt nicht in allen seinen Teilen gleichgebaut ist. Wie aber derartige Unterschiede beschaffen sind, ist meines Wissens nicht genauer festgestellt. Es schien mir daher lohnend, in systematischer Weise die einzelnen Regionen des Blattes anatomisch zu untersuchen und außerdem zu prüfen, inwieweit eine Abhängigkeit von inneren und äußeren Faktoren nachweisbar ist. Schon der ganze morphologische

Charakter des Blattes als eines dorsiventralen, symmetrischen und polaren Organs läßt voraussetzen, daß nicht allein Unterschiede zwischen Oberseite und Unterseite, sondern auch zwischen Mitte und Rand, sowie Basis und Spitze existieren. Es läßt sich ebenfalls nicht bezweifeln, daß diese Unterschiede mit äußeren und inneren Faktoren im Zusammenhang stehen, von denen nur die Licht- und Feuchtigkeitsverhältnisse sowie die Transpiration und Wasserzufuhr erwähnt seien. Da es mir auch auf den Nachweis innerer Ursachen ankam, so wurde großer Wert darauf gelegt, Verschiedenheiten bzw. Zufälligkeiten in der Wirkung der äußeren Faktoren auszuschalten. Es braucht nicht betont zu werden, daß hierdurch mit einer Abschwächung der zu beobachtenden Strukturverschieschiedenheiten gerechnet werden mußte.

Literatur.

Von gelegentlichen Äußerungen abgesehen kommen nur folgende Arbeiten für meine Untersuchungen in Betracht: Als erste sei die von Kühlhorn erwähnt, der im Anschluß an seine Beobachtungen über das Verhalten der Blätter aus verschiedenen Höhenregionen der Pflanze das Verhalten der einzelnen Teile eines Blattes prüft. Schon allein der Umstand, daß er je ein Hoch-, Boden-, Deck-, Laub- und Blütenblatt noch dazu von ganz verschiedenen Pflanzen miteinander vergleicht, also ein ganz heterogenes und dürftiges Material verarbeitet, läßt seine Resultate wenig brauchbar erscheinen. Dazu kommt, daß Beziehungen zu Funktion und Außenwelt von ihm weder gesucht noch berücksichtigt werden.

Nur mit der Verteilung von Spaltöffnungen auf der Blattspreite beschäftigt sich die Arbeit von Espe. Er fand Verschiedenheiten in der Art der Verteilung der Stomata zwischen den einzelnen Teilen des Blattes, ohne allerdings allgemeine Gesetzmäßigkeiten feststellen zu können. Bemerkenswert ist, daß er hier ähnlich — wie schon andere Autoren für ganze Blätter — nachweist, daß an ein und demselben Blatt mit zunehmender Dicke die Zahl der Stomata häufig wächst.

Besonders wichtig ist die Arbeit von Yapp, die sich mit Spiraea Ulmaria befaßt. Ähnlich wie Kühlhorn vergleicht er morphologisch und anatomisch die einzelnen Blätter einer Pflanze. Gelegentlich untersucht er auch das einzelne Blatt und findet, daß die Spitzenregion Sonnenblatt-, die Basis Schattenblattcharakter aufweist. Er führt diesen Umstand lediglich auf äußere Einflüsse zurück.

Als letzte Arbeit kommen die Untersuchungen von Sierp in Betracht. Er hat sich die Aufgabe gestellt, verschieden große Pflanzenteile bezüglich ihrer Zellgröße zu vergleichen, und bestimmt zu diesem

Zweck zunächst die mittlere Größe der Zellen eines Gewebes, z. B. die der oberen Epidermis verschiedener Blätter. Er konstatiert, daß die Zellen in der Nähe des Randes immer kleiner sind als die der mittleren Partien; sonst vermag er regelmäßige Schwankungen in der Zellgröße der Epidermis zwischen Basis und Spitze nicht nachzuweisen.

Material und Arbeitsmethode.

Die Untersuchungsobjekte sind mit Ausnahme einer Ficus-Art Laubblätter baum- und strauchartiger Freilandgewächse. Die Stellen, die zur Untersuchung gelangten, wurden nach einem bestimmten Schema angeordnet, das sich am besten an einer einfachen elliptischen Blattfläche erläutern läßt. Es schien mir zweckmäßig, sie mit den Buchstaben des Alphabets zu bezeichnen, die auch späterhin im speziellen Teil zu ihrer Kennzeichnung dienen. In der Richtung von der Basis nach der Spitze wurden als a, b, c, d, e fünf Stellen auf einer Spreitenhälfte so verteilt, daß a in der Nähe der Basis, e in der Nachbarschaft der Spitze liegt und c die Mitte des Spreitenteils einnimmt. Die Punkte b und d halten genau die Mitte der benachbarten Stellen und zwar in gleicher Entfernung von Mittelnerv und Rand. Zur Orientierung in der Querrichtung wurden in gleicher Höhe links und rechts von c die Punkte c_1 und c_2 noch so hinzugefügt, daß sie die Entfernung der Marke c von Mittelnerv (c_1) und Rand (c_2) halbieren.

Es erwies sich nicht für jeden Fall notwendig, alle Punkte zu untersuchen bzw. dort, wo sie untersucht waren, sie durch Zahlen zu belegen. In den meisten Fällen konnte ich mich auf die Untersuchung von Basis (a) und Spitze (e) beschränken. Als strenge Regel gilt es, daß sich alle Marken von größeren Nerven und dem Rande so weit entfernt halten, daß deren Struktureigentümlichkeiten auf den Bau der Spreite ohne Einfluß sind. Zum Beispiel sei erwähnt, daß die Palisaden in größerer Nachbarschaft der Hauptnerven ihren Charakter mehr oder weniger verlieren können.

Für den Fall, daß es sich um kompliziertere Blattformen handelte, wie z. B. um ein gelapptes oder am Grunde tief eingeschnittenes Blatt, schien mir eine kleine Änderung in der Verteilung der Marken angebracht. Während Punkt a in der Nähe der Ansatzstelle des Blattstieles blieb, wurde b in den Spitzenteil des nach hinten gerichteten Blattlappens gerückt. Bei gefiederten und gefingerten Blättern beschränkte ich meine Untersuchung auf die einzelnen Fiedern in der Weise, daß von der ersten an der Basis der Spreite bis zum Endblättchen fortschreitend je die mittlere Partie einer jeden Blättchenhälfte geprüft wurde. Bei dem

doppeltgefiederten Blatt von Aralia spinosa wurde dieser Modus der Beobachtung auch auf die Seitenfiedern erster Ordnung ausgedehnt.

Die Feinheit der Unterschiede, um die es sich in den folgenden Untersuchungen handelt, machte es nötig, daß in den meisten Fällen Messungen vorgenommen wurden. Hinsichtlich ihrer Auswahl schien es mir vorteilhaft, mich an die einzelnen Beobachtungsdaten der neuesten Arbeiten über Sonnen- und Schattenblätter zu halten. So wurden neben der Größe und Beschaffenheit der Epidermiszellen, der Zahl und Größe[1]) der Stomata, die Länge und Zahl der Palisadenschichten sowie die Dicke des Schwammparenchyms untersucht. Ferner wurde das Vorkommen von Kristallen, Cystolithen und die Länge der Nervatur[2]) für das Quadratmillimeter als Flächeneinheit zahlenmäßig bestimmt. In allen Fällen ist die Längeneinheit das Mikron. Um das Verhältnis der Dicke des Assimilationsgewebes zum Schwammgewebe auszudrücken, wurde der sogenannte Mesophyllquotient berechnet. Es bedarf keiner Betonung, daß sämtliche Werte Durchschnittswerte darstellen, die von einer großen Anzahl von Messungen herstammen. Außerdem wurden von jeder Pflanzenart stets mehrere Blätter untersucht.

Im allgemeinen sind die einzelnen Teile der Blattspreite in verschiedener Weise den äußeren Einflüssen ausgesetzt. So wird meist, abgesehen von lokalen Abdeckungen durch die Nachbarblätter, die Blattspitze mehr vom Licht getroffen als die Basis, wodurch die Feuchtigkeitsverhältnisse der Luft und damit die Transpiration ebenfalls ungleich werden. Tatsächlich spiegeln sich die eben erwähnten Verhältnisse, wie ich als Resultat vorweg bemerken möchte, auch im Bau des Blattes wieder, ja sie können auch, was besonders hervorzuheben ist, unabhängig von jenen äußeren Faktoren auftreten. Um dies nachweisen zu können, mußten die letzteren möglichst ausgeschaltet werden. Zu diesem Zweck wurden nur solche Blätter gewählt, die in ihrer fixen Lichtlage und während ihrer Entwicklung vom Lichte gleichmäßig getroffen wurden, zum mindesten nicht im Sinne jener Unterschiede. Photometrische Messungen, die während der Entwicklung eines Blattes andauernd hätten wiederholt werden müssen, ließen sich praktisch nicht durchführen. Dagegen bot die Eigenart in der Entwicklung und Anordnung der Blätter zur Sproß-

---

1) Die Größe der Stomata wurde bei mittlerer Öffnung durch Messen der Länge der Schließzellen und der des Porus bestimmt — letzterer findet sich in der Tabelle in eckiger Klammer beigefügt.

2) Nachdem die Blätter mit Chloralhydrat aufgehellt waren, wurden sie mit Phloroglucin und Salzsäure gefärbt und die Länge der Nervatur mit Hilfe des Zeichenapparates gemessen.

achse eine Handhabe zu Auswahl. Das gilt z. B. für soche Blätter, die zweizeilig oder durch Torsion der Internodien gut in einer Ebene angeordnet sind, durch frühzeitige Streckung der Internodien voneinander fortgerückt werden und deren Sproßachse zu dem einfallenden Licht sehr stark geneigt ist.

Auch erweist sich die Beleuchtung der Blätter im tiefen Schatten vielfach gleichförmiger als im Sonnenlicht. Im übrigen waren, wie späterhin noch auszuführen ist, in jedem einzelnen Falle ganz spezielle Eigenheiten, z. B. die Lage des einzelnen Blattes und sein Entwicklungsmodus zu berücksichtigen. In einigen Fällen wurde noch durch experimentelles Eingreifen und zwar durch Wegschneiden störender Blätter und ganzer Sproßstücke in ganz jungen Stadien der Lichtgenuß des Untersuchungsobjektes korrigiert. Besonderes Interesse beanspruchen einige vereinzelte Beobachtungen, bei welchen ich bereits Strukturverschiedenheiten an den noch in der Knospe sich befindenden Blättern feststellen konnte.

Spezieller Teil.

Ficus elastica.

Die Untersuchungsobjekte stammen von einer Topfpflanze des Gewächshauses, die so plaziert war, daß speziell die untersuchten Blätter unbeschattet von den benachbarten ihre ganze Oberfläche senkrecht zum stärksten Lichteinfall eingestellt hatten. Wenn auch angenommen werden konnte, daß auch während der Entwicklung ihre Oberfläche gleichartig belichtet war, so wurde doch ein weiteres Blatt, das im Begriff stand die Knospenhülle zu sprengen, während seiner Entwicklung ganz genau beobachtet und durch eventuelles Umstellen des Topfes immer gleicher Beleuchtung ausgesetzt. Die Resultate der Untersuchung des letzten Blattes, die in der folgenden Tabelle zum Ausdruck kommen, waren die gleichen wie bei den ersten Blättern. Überall treten trotz der gleichen Belichtung der einzelnen Spreitenteile von der Knospe bis zur fixen Lichtlage bemerkenswerte Unterschiede in ihrer Struktur auf.

Ein Querschnitt an den verschiedenen Stellen der Spreite zeigt, daß die Gesamtdicke des Blattes, das Speichergewebe, die Stärke des Schwammparenchyms und ebenso die Größe der Interzellularen von der Basis zur Spitze hin abnehmen. Umgekehrt wächst die Länge der Palisaden in gleicher Richtung; so daß der Mesophyllquotient $= \frac{\text{Länge der Palisaden}}{\text{Dicke des Schwammparenchyms}}$ bis zur Spitze sich verdoppelt.

		Gesamtdicke	Palisaden-länge	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient	Speicher-gewebe	Zahl der Epi-dermiszellen (Oberseite 1 qmm)	Zahl der Stomata (1 qmm)	Zahl der Cystolithen (1 qmm)	Länge der Nervatur (1 qmm)
(Basis)	a	563	72	308	0,23	132	3263	109	8	7,9
	b	475	74	273	0,27	130	3316	—	—	—
	c_1	502	72	273	0,26	118	3158	—	—	9,7
	c	475	75	234	0,32	110	3578	—	—	11,6
	c_2	440	75	207	0,36	108	3668	—	—	12,0
	d	440	82	206	0,40	106	3684	—	—	—
(Spitze)	e	440	84	195	0,43	101	4000	93	14 (15)	12,7

Im Flächenbilde nehmen die Zellen der ober- und unterseitigen Epidermis an Größe wie die Spaltöffnungen an Zahl zur Spitze hin ab. Die Größe der Stomata ließ sich infolge ihrer eingesenkten Lage nicht feststellen. Auffällig zeigt sich im aufgehellten Präparat die ungleiche Verteilung der Cystolithen, die von der Basis zur Spitze immer häufiger werden. Ihre verschiedene Lagerung im Mesophyll beeinträchtigte nicht die Genauigkeit der Zählung, da sie wegen ihres starken Lichtbrechungsvermögens immer deutlich zu erkennen waren. Die bereits makroskopisch mögliche Feststellung, daß das Nervennetz zur Spitze hin dichter wird, wurde durch genaue mikroskopische Untersuchung bestätigt.

Vom Mittelnerv zum Rande ändern sich, wenn auch in geringerem Grade, die Strukturverhältnisse für alle Beobachtungspunkte in gleichem Sinn wie von der Basis zur Spitze.

Da das Ficus-Blatt bis zu einer ziemlich hohen Entwicklungsstufe in der Knospenhülle verharrt, war es möglich, die Struktur der einzelnen Regionen des Blattes bereits zu erkennen, bevor äußere Einflüsse wirksam wurden. Eine Lichtwirkung durch die Knospenhülle kann insofern nicht stören, weil die Spreite in der Knospe zusammengerollt ist. Die folgenden Zahlen zeigen bereits recht gut die Unterschiede an, die am ausgewachsenen Blatt festgestellt wurden.

	Gesamtdicke	Palisaden-länge	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient
Basis	428	48,0	222	0,2
Spitze	340	55,2	189	0,29

Vinca minor.

Die dekussiert angeordneten Blätter sind kurzgestielt, fast sitzend, so daß mit einer teilweisen Beschattung ihrer Spreite immerhin gerechnet werden muß. Eine Ausnahme machen nur die letzten Blätter freistehender orthotroper Sprosse, die in ihrer fixen Lichtlage eine vom Lichte gleichmäßig getroffene Ebene bilden. Um auch von der Knospenlage an, in der sie aufrecht stehen und sich mit ihren Blattoberseiten vollkommen decken, bis zu dieser endgültigen Stellung eine gleichmäßige Belichtung ihrer Spreite zu erzielen, wurde eins der beiden noch unentwickelten Blättchen frühzeitig entfernt.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Größe der Stomata	Länge der Nervatur
Basis	290	85,8	152,6	0,56	421	26,4 [7,2]	6,4
Spitze	290	101,4	132,0	0,76	737	24,0 [5,0]	8,9

Im Querschnitt ist die Gesamtdicke des Blattes an der Basis und Spitze gleich. Die Struktur des Mesophylls zeigt im Prinzip die schon bei Ficus elastica festgestellten Unterschiede. Die Außenwand der ober-

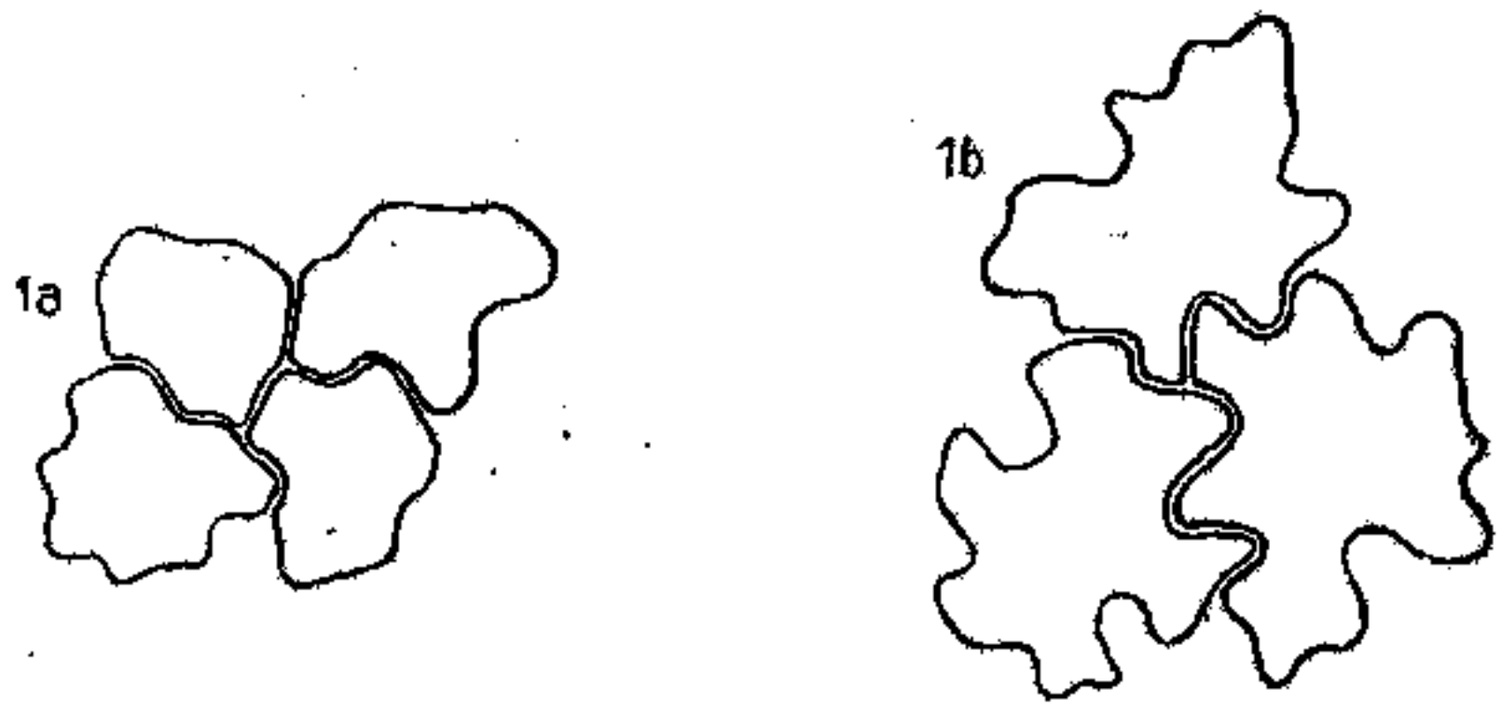


Fig. 1 a [1]). Obere Epidermis von der Spitze eines Blattes von Vinca minor.
Fig. 1 b. Desgleichen von der Basis desselben Blattes.

seitigen Epidermiszellen nimmt akropetal an Dicke zu. Von der Fläche gesehen ist außerdem in gleicher Richtung eine deutliche Abnahme der Größe der Zellen und der Wellung ihrer Seitenwände zu konstatieren. Die Verteilung der Spaltöffnungen ist ziemlich gleichmäßig, jedoch sind sie an der Basis der Spreite größer als in dem Spitzenteil. Auf die

1) Sämtliche Figuren sind mit dem Zeichenapparat entworfen.

bedeutenden Unterschiede in der Dichte der Nervatur sei besonders hingewiesen.

Rhododendron ponticum.

Die letzten Blätter von freistehenden Sprossen sind in ihrer fixen Lichtlage fast rosettenartig in einer Ebene angeordnet und dementsprechend überall gleichmäßig beleuchtet. Während ihrer Entwicklung stehen sie steil aufgerichtet, sodaß die Basis eines jeden Blattes mehr oder weniger beschattet wird. Um nun ein auch während der Entwicklung gleichartig belichtetes Blatt zu erlangen, wurden die letzten Blätter eines Sprosses, der oben frei aus dem Strauch herausragte, sehr frühzeitig bis auf eins entfernt, dessen Oberfläche dadurch dem Lichte gleichmäßig ausgesetzt war. Auf andere Weise konnte eine ziemliche Gleichmäßigkeit der Beleuchtung dadurch erzielt werden, daß eine soeben sich öffnende Knospe durch Biegen des Sprosses in das beschattete Innere des Strauches und zwar in eine inverse Lage gebracht und in dieser Stellung bis zur vollen Ausbildung der zur Untersuchung bestimmten Blätter festgehalten wurde. Die Untersuchung dieser Blätter bestätigte die Resultate der ersten Beobachtungen, die in der Tabelle wiedergegeben sind.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Länge der Nervatur
Basis	322,8	101,4	175	0,57	2175	9,1
Spitze	347,0	120,9	175	0,69	2825	10,9

In bezug auf die Struktur des Mesophylls, der Größe der oberseitigen Epidermiszellen und der Maschenenge des Adernetzes herrscht im Prinzip volle Übereinstimmung mit dem Blatt von Ficus. Eine Ausnahme macht die Gesamtdicke, die bei Rhododendron und noch einigen anderen Beispielen an der Spitze ihr Maximum erreicht. Außerdem ist noch zu erwähnen, daß die Außenwand der oberen Epidermis nach der Spitze hin verstärkt wird.

Um die Art der Einwirkung äußerer Faktoren während der Entwicklung des Blattes insbesondere des Lichtes auf dessen Strukturverhältnisse zu erkennen, wurde noch eins der letzten Blätter eines Sprosses untersucht, das zwar in seiner fixen Lichtlage nicht aber während seiner

Entwicklung gleichmäßig beleuchtet war. Es ergaben sich hierbei folgende Zahlen:

	Palisadenlänge	Schwammparenchym	Mesophyllquotient
Basis	108	197	0,56
Spitze	161	139	1,2

Die Zunahme der Palisadenlänge von Basis zur Spitze übersteigt hier erheblich den früher festgestellten Unterschied. Demzufolge nimmt auch das Schwammparenchym zur Spitze hin bedeutend ab, während dort seine Mächtigkeit konstant bleibt.

Quercus Ilex.

Die Untersuchungsobjekte stammen von aufrechten Sprossen eines niedrigen Strauches. Eine gleichmäßige Beleuchtung des zu untersuchenden Blattes während seiner Entwicklung und im ausgewachsenen Zustand wurde künstlich dadurch erzielt, daß das ganze darüber befindliche Sproßstück in jugendlichem Zustand vorsichtig weggeschnitten wurde.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Größe der Stomata	Länge der Nervatur
Basis	214	94	97	0,97	2400	24,0 [9,6]	10,45
Spitze	253	120	97	1,23	3500	21,6 [7,0]	15,7

Zu den wenigen einfachen Blättern, deren Gesamtdicke akropetal wächst, gehört auch das Blatt von Quercus Ilex. Die Dicke des Schwamm-

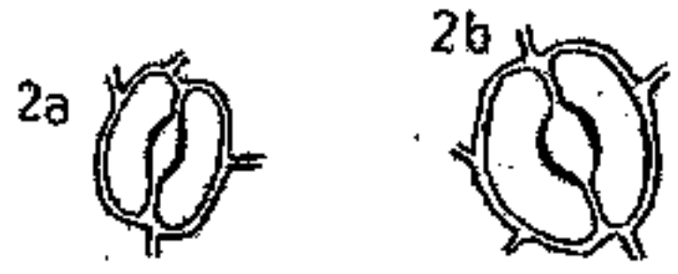


Fig. 2a. Stomata von der Spitze eines Blattes von Quercus Ilex.
Fig. 2b. Desgleichen von der Basis desselben Blattes. (Natürliche Größenverhältnisse siehe Tabelle).

parenchyms bleibt konstant und nur die Längenzunahme der Palisaden bewirkt das Anwachsen des Mesophyllquotienten von der Basis zur Spitze hin.

In den Flächenbildern treten im Prinzip dieselben Unterschiede auf wie bisher. Die Verschiedenheit in der Dichte der Nervatur von Basis und Spitze war die größte, die ich überhaupt beobachten konnte. In der Querrichtung vom Mittelnerv zum Rande entsprechend der Punkte c_1 und c_2 differierte dagegen die Nervenlänge nur zwischen 11,9 und 13,2.

Quercus Robur.

Es wurden nur die Blätter einer 2jährigen Keimpflanze untersucht. Hinsichtlich der Beleuchtungsverhältnisse sei erwähnt, daß die durch Fortschneiden der übrigen isolierten Blättchen von frühem Jugendzustand an durch Umstellen des Topfes, in dem die Pflanze sich befand, immer einer gleichmäßigen Beleuchtung ausgesetzt wurden.

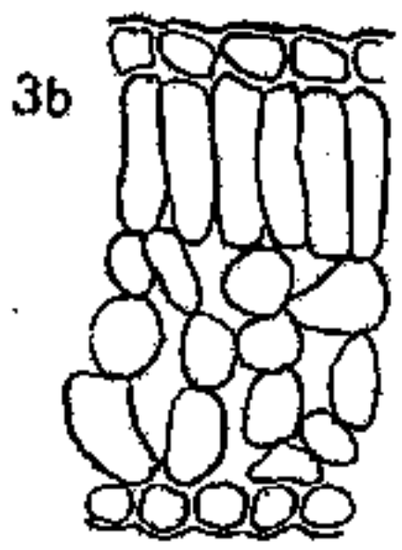


Fig. 3a. Blattquerschnitt von der Spitze eines Blattes einer 2jährigen Keimpflanze von Quercus Robur.

Fig. 3b. Desgleichen von der Basis desselben Blattes.

Die Unterschiede zwischen Basis und Spitze sind im Prinzip die gleichen wie bisher. An der Spitze des Blattes sind die Zellen der zweiten Palisadenreihe deutlich gestreckt, während sie an der Basis der Spreite abgerundet bzw. trichterförmig erscheinen.

Fagus silvatica.

Die Blätter der Buche sind zweizeilig und bei geneigt- und freihängenden Sprossen dem Licht gegenüber gut in einer Ebene angeordnet. Die Spreite eines jeden Blattes wird also ziemlich gleichmäßig belichtet, vorausgesetzt, daß sie sich nicht infolge zu starker Beleuchtung einrollt. Die Einwirkung der Nutation des zur Erde gerichteten Sproßgipfels auf die Beleuchtungsverhältnisse ist insofern für meine Untersuchungen günstig, als durch sie nicht die Spitze, sondern die Basis der jungen Blättchen in eine günstigere Lichtlage gelangen. Untersucht wurden auch Blätter aus dem beschatteten Innern der Baumkrone, die Strukturdifferenzen in gleichem Sinn erkennen ließen. Da die ersten und letzten Blätter eines jeden Sprosses, die sich bekanntlich auch der äußeren Form nach abweichend verhalten, die geringsten Unterschiede aufweisen, werden in der folgenden Tabelle die Resultate von Blättern aus mittlerer Lage (viertes Blatt) eines Sprosses der Blutbuche wiedergegeben.

	Gesamtdicke	Palisaden-länge	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient	Zahl der Epidermis-zellen	Zahl der Stomata	Länge der Nervatur
Basis	180	86,4	72	1,2	1200	375	8,9
Spitze	163	91,2	48	1,9	1600	221	10,5

Die Unterschiede zwischen Spitze und Basis der Spreite sind im Prinzip dieselben wie bei den vorhergehenden Beispielen. Bemerkenswert ist die auffällige Größenabnahme der Interzellularräume zur Blattspitze hin.

Pirus pinnatifida.

Durch frühzeitige Torsion der Internodien wird die Blattstellung sehr schnell zu einer ungefähr zweizeiligen. Bei frei- und geneigthängenden Sprossen ordnen sich die Blätter wie bei der Buche senkrecht zum stärksten Lichteinfall an, so daß ihre Oberfläche gleichartig beleuchtet ist. Um eine etwaige Beschattung durch die zur Sproßspitze hin folgenden Blätter ganz sicher zu vermeiden, wurden als Beispiel die letzten Blätter eines Sprosses gewählt, obwohl wie bei Fagus silvatica die ersten und letzten Blätter eines Sprosses weniger extreme Unterschiede zwischen Spitze und Basis aufweisen als die dazwischen liegenden.

	Gesamtdicke	Palisaden-länge	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient	Zahl der Epidermis-zellen
Basis	167,7	66	62,0	1,06	710
Spitze	175,5	78	54,6	1,4	816

Der Querschnitt zeigt zwei Reihen von Palisaden, von denen die zweite an der Basis der Spreite durch die Kürze und lockere Anordnung ihrer Zellen den Übergang zum Schwammparenchym andeutet. Bei einem Blatt aus mittlerem Schatten verloren die Zellen der zweiten Reihe zur Basis hin sogar vollständig den Palisadencharakter.

Der dichten Behaarung wegen war eine genaue Zählung der Spaltöffnungen unmöglich. Aus gleichem Grunde wurde von einer zahlenmäßigen Feststellung der Nervenlänge abgesehen.

Salix pentandra.

Der Sproß, dessen Blätter in ihrer Entwicklung beobachtet wurden, hing stark zur Erde geneigt aus der Peripherie der Baumkrone heraus. Die einzelnen herunterhängenden Blätter wurden, sofern sie nicht auf der vom Licht abgekehrten Seite des Sprosses inseriert waren, an allen Teilen vom Lichte ziemlich gleichmäßig getroffen. Nur vorteilhaft für meine Untersuchungen ist der Umstand, daß durch die geneigte Lage der jungen Blätter und durch das Bestreben der Blattspitze sich etwas vom Licht fortzukrümmen, die Beleuchtung der Blattbasis zum Teil eine bessere ist. Übrigens ist wie Nordhausen II (pag. 491) festgestellt hat, das Reaktionsvermögen der Blätter gegenüber direkten Beleuchtungsdifferenzen hier besonders gering.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Größe der Stomata	Länge der Nervatur
Basis	187	84	72	1,17	1300	24,0 [14,4]	6,2
Spitze	179	96	60	1,6	1650	21,6 [12,0]	6,9

Außer den von früher her bekannten Tatsachen ist noch hervorzuheben, daß die Wölbung der Außenmembran der oberseitigen Epidermis zur Spitze hin geringer wird.

Neben denen von Salix pentandra wurden noch Blätter von Salix hastata untersucht, die besonders deutliche Unterschiede zwischen Basis und Spitze erkennen ließen. Leider konnten die Beleuchtungsverhältnisse während ihrer Entwicklung nicht beobachtet werden. Es wurde deshalb auf eine zahlenmäßige Aufstellung ihrer Strukturverhältnisse verzichtet, wenn auch als sehr wahrscheinlich anzunehmen war, daß die Blätter, die in ihrer fixen Lichtlage dem Lichte ihre Oberfläche gleichmäßig darboten, auch während der Entfaltung gleichbelichtet waren.

Cotoneaster multiflora.

Durch frühzeitige Torsion der Internodien wird die Blattstellung ebenso wie bei Pirus pinnatifida zu einer ungefähr zweizeiligen. Es wurde daher auch die schon bei dem erwähnten Beispiel geschilderte Methode der Auswahl angewandt und die Resultate der Untersuchung in der folgenden Tabelle niedergelegt.

	Gesamtdicke	Palisaden-länge	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient	Zahl der Epidermis-zellen	Zahl der Stomata	Länge der Nervatur
Basis	156	69,6	60,0	1,16	925	210	7,3
Spitze	144	76,8	45,6	1,6	1275	275	10,4

Die Größe der Spaltöffnungen schwankt hier schon auf kleinem Raume, und zwar sind sie an der Basis der Spreite durchschnittlich etwas größer als an der Spitze.

Forsythia suspensa.

Die Blätter der überhängenden Zweige werden aus der dekussierten Stellung durch frühzeitige Torsion der Internodien zweizeilig angeordnet. Es ist daher mit Hinweis auf die vorhergehenden Beispiele und namentlich mit Rücksicht auf die vertikale Richtung der Sprosse unnötig, nochmals die Art der Auslese eines geeigneten Objektes zu schildern.

	Gesamtdicke	Palisaden-länge	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient	Zahl der Epidermis-zellen	Zahl der Stomata	Länge der Nervatur
Basis	234	62,4	117,0	0,53	763	144	6,9
Spitze	234	85,8	105,3	0,8	869	161	7,8

Erwähnt sei nur die zunehmende Stärke der Außenwand der oberseitigen Epidermis zur Spitze hin.

Actinidia polygama.

Besondere Beachtung verdiente bei den Blättern dieses windenden Strauches die Vorläuferspitze, die schon im ausgewachsenen Zustand sich befindet, wenn nach der Basis zu noch embryonales Gewebe in Tätigkeit ist. Bezüglich der Beleuchtungsverhältnisse ist zu erwähnen, daß bei Langtrieben, die der Stütze entbehren und frei aus dem Strauch herausragen, die Blätter unter Mitwirkung der Torsion der Internodien dem Lichte schon gleichmäßig ausgesetzt waren, wenn die eigentliche Spreite sich erst bildete. Untersucht wurde außer der Basis und Vor-

läuferspitze noch der obere Teil der Spreite direkt unterhalb der Vorläuferspitze (in der Tabelle mit d gekennzeichnet).

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Zahl der Raphidenbündel
(Basis) a	179,0	54,6	78,0	0,7	474	6
d	195,0	85,8	78,0	1,1	631	13
(Vorläuferspitze) e	202,8	66,3	89,7	0,73	549	6

Von den bisherigen Beobachtungen abweichend, zeigt das Blatt von Actinidia polygama die größte Länge der Palisaden, die größte Anzahl Epidermiszellen und Raphiden für die Einheitsfläche nicht in dem Spitzenteil, also der Vorläuferspitze, sondern unterhalb in dem oberen Teil der Spreite. Die Vorläuferspitze selbst ähnelt in ihrer Struktur dem basalen Teil der Spreite.

Ricinus communis.

Die Spreite ist handförmig in neun Lappen geteilt. Abgesehen von dem Spitzenteil eines jeden Lappens, der nach unten zurückgebogen war, bot sie dem Lichte annähernd eine Ebene dar. Da die Beleuchtungsverhältnisse während der Entwicklung sehr kompliziert sind, wurde zum Vergleich ein Blatt untersucht, das eben im Begriff war, seine Spreite zu entfalten. Es zeigte die im Prinzip gleichen Strukturverschiedenheiten, wie sie von einem ausgewachsenen Blatt in der Tabelle angeführt sind[1]).

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Länge der Nervatur
(Basis) a	199	78,0	89,7	0,87	3,4
b	195	81,9	78,0	1,05	3,7
(Spitze) e	183	97,5	62,4	1,56	5,8

Die Gesamtdicke der Spreite und des Schwammparenchyms nehmen von der Ansatzstelle des Blattstiels sowohl in dem nach hinten

1) In Anbetracht der subpeltaten Form des Blattes wurde Punkt a so gewählt, daß er sich zwischen der Ansatzstelle des Stieles und dem hinteren Blattrande befindet.

gerichteten Blattlappen (b) wie nach der Spitze des ganzen Blattes hin ab. Umgekehrt verhält sich nach beiden Richtungen das Palisadengewebe und der Mesophyllquotient. Besonders wichtig ist die Struktur der hinteren Blattlappen insofern, als sie ihrer ganzen räumlichen Anordnung nach und durch das Zurückbiegen des untersuchten Spitzenteils normalerweise ungünstiger beleuchtet sind als die Region der Ansatzstelle des Blattstiels.

Infolge der ungleichen Verteilung der Spaltöffnungen sowohl auf der Blattunterseite wie -oberseite variiert die Zahl der Epidermiszellen auf kleiner Fläche, so daß ihre genaue zahlenmäßige Feststellung unterblieb.

Hedera Helix.

Die untersuchten Blätter stammen von Sprossen, die frei an einem Abhang herabhingen. In ganz jungem Stadium lagen die Blättchen dem Vegetationspunkt an und kehrten sich mit diesem vom Lichte ab, sodaß die Blattbasis jedenfalls von der Rückseite her besser beleuchtet war als die Blattspitze. Alsdann wendeten sie mit weiterem Wachstum ihre ganze Oberfläche dem Lichte zu. Ein wesentlicher Einfluß ungleicher Beleuchtungsverhältnisse auf die Struktur während dieser Zeit ist nicht möglich, da wegen der Länge des Blattstiels die Einnahme der fixen Lichtlage sehr schnell erfolgt. Überdies ließen sich Unterschiede in gleichem Sinne, wie sie von einem ausgewachsenen Blatte in der Tabelle zum Ausdruck kommen, an einem noch unentwickelten Blättchen feststellen.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Größe der Stomata	Länge der Nervatur
a	247,0	48,0	180	0,27	948	36 [19,0]	2,3
b	201,6	57,6	127	0,45	1263	36 [19,0]	3,1
c	204,0	72,0	96	0,74	1421	33 [16,8]	3,5

Die Strukturdifferenzen der Blattbasis und des hinteren Blattzipfels (b) sind die gleichen wie von Basis und Blattspitze, wenn auch weniger extrem. Beispielsweise ändert sich die Größe der Spaltöffnungen nach dem hinteren Blattlappen zu nicht bemerkbar. Die Anzahl der Stomata ist an der Basis etwas größer als an der Spitze. Indessen ist zu

beachten, daß die größeren Nerven, deren Netz an der Spitze dichter ist, eine spaltöffnungsfreie Zone begleitet (Fig. 4a u. 4b.)

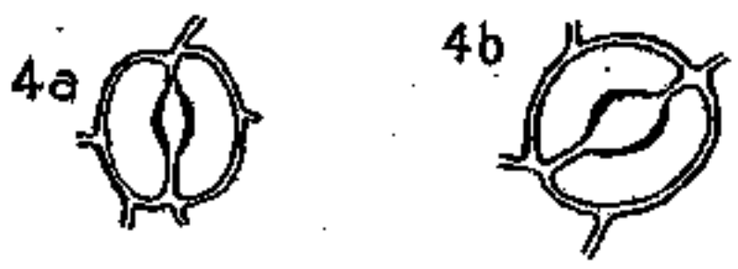


Fig. 4a. Stomata von der Spitze eines Blattes von Hedera Helix.
Fig. 4b. Desgleichen von der Basis desselben Blattes. (Natürliche Größenverhältnisse siehe Tabelle pag. 241).

Acer Pseudo-Platanus.

In der fixen Lichtlage bildeten namentlich die letzten Blätter der ausgewählten Sprosse annähernd eine Ebene, sodaß sie gleichmäßig beleuchtet waren. Wenn sie sich aus der Blattknospe isolieren, stehen sie zunächst aufrecht, und ihre Spreite ist gefaltet. Erst kurz bevor sie ihre fixe Lichtlage erreichen, was infolge der Länge ihres Blattstiels schnell vor sich geht, entfalten sie sich vollständig, so daß etwaige Beleuchtungsdifferenzen bis dahin kaum wesentlich für die in der Tabelle folgenden Strukturverhältnisse sind.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Länge der Nervatur
a	183,0	78,0	78,0	1,0	1263	6,5
b	163,8	74,0	58,5	1,22	1263	6,95
c	171,6	89,7	54,6	1,64	1474	10,4

Gesamtdicke, Palisaden, Schwammparenchym ändern sich in gleichem Sinne wie bei Hedera Helix. Zu betonen ist, daß nicht nur die Größe der oberseitigen Epidermiszellen, sondern auch die Wellung ihrer Seitenwände nach deren Spitze hin abnimmt. Die genaue Feststellung der Zahl der Spaltöffnungen ist wegen ihrer unregelmäßigen Verteilung und der papillösen Ausbildung der unteren Epidermis sehr erschwert.

Die Blätter einer Keimpflanze, deren Beleuchtungsverhältnisse ebenso wie bei Quercus Robur korrigiert wurden, zeigten geringe, jedoch prinzipiell gleiche Unterschiede zwischen Basis und Spitze wie bisher.

Zusammengesetzte Blätter.

Juglans regia.

Die zur Untersuchung gewählten Blätter waren in horizontaler Lage und zwar tangential zur Baumkrone an frei herausragenden Sprossen angeordnet. Von den Fiedern, die sich bekanntlich basifugal entfalten

und während ihrer Entwicklung vertikal herunterhängen, richteten die paarigen ihre Oberfläche nach Süden, die zugehörigen Endblättchen nach Osten. Bei dem Fehlen einer Beschattung durch andere Blätter war das Endblättchen nicht vorteilhafter dem Lichte ausgesetzt, weiteher durch seine Anordnung im Lichtgenuß beeinträchtigt. Ein Vergleich zweier opponiert stehender Fiedern, von denen das nach innen der Baumkrone gerichtete Blättchen deutliche Beschattung aufwies, ergab trotzdem keine bedeutende Unterschiede in ihrem Bau im Vergleich zu den Strukturdifferenzen des ersten und des Endblättchens, die in der folgenden Tabelle zum Ausdruck kommen.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Zahl der Kristalldrusen	Länge der Nervatur
1. Blättchen . .	195,0	88,8	91	0,97	2210	281	8,5
(3.) Endblättchen	198,9	108,0	84	1,29	3369	345	10,6

Die Blattdicke nimmt von dem ersten bis zum letzten unpaaren Blättchen zu, während Schwammparenchym und die Größe der Interzellularen wie bei den meisten einfachen Blättern abnehmen. Besonders wichtig werden die Ergebnisse der Untersuchung dieses Blattes dadurch, daß nicht wie bisher nur eine Längenzunahme der Palisaden zu konstatieren war, sondern daß der Unterschied zwischen Spitze und Basis des Blattes eine volle Palisadenreihe beträgt.

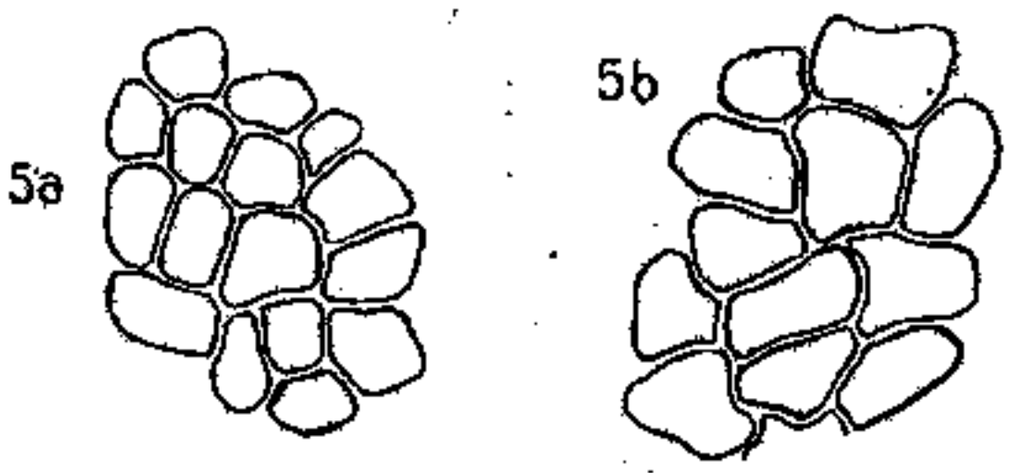


Fig. 5a. Obere Epidermis des Endblättchens eines Fiederblattes von Juglans regia.

Fig. 5b. Desgleichen von der ersten Fieder desselben Blattes.

Auf dem Flächenbilde ist die Zahl der Spaltöffnungen des Endblättchens kleiner als die des ersten. Ein Unterschied in ihrer Größe ließ sich nicht feststellen, da große und kleine direkt nebeneinander vorkommen. Neben der dichteren Nervatur ist noch die größere Anzahl von Kristalldrusen des Endblättchens hervorzuheben.

Carya porcina.

Die Art der Entwicklung und Entfaltung ist ähnlich der von Juglans regia; daß eine gleichmäßige Beleuchtung des Blattes in der fixen Lichtlage Voraussetzung war, bedarf keiner Erwähnung.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Zahl der Kristalldrusen	Größe der Stomata	Länge der Nervatur
1. Blättchen . .	156,0	66,3	70,2	0,94	1125	105	28,8 [19]	7,0
(3.) Endblättchen	163,8	85,8	50,7	1,69	1525	221	26,4 [17]	8,7

Auch hier zeigt sich bemerkenswerterweise, daß wie bei Juglans der Unterschied zwischen dem ersten und letzten Fiederblättchen eine ganze Palisadenreihe beträgt. Die übrigen Beobachtungen ergaben gleichfalls Differenzen in gleichem Sinne wie bisher.

Rhus typhina.

Die Entwicklung und Entfaltung der Blätter ist sehr ähnlich denen der vorhergehenden Fiederblättern. Es sei deshalb bezüglich der Beleuchtungsverhältnisse und der Art der Auswahl auf die oben schon angeführten Beispiele hingewiesen.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Zahl der Stomata
1. Blättchen . .	120	57,8	40,8	1,4	1575	297
(6.) Endblättchen	140	81,6	36,0	2,26	1925	253

Die Wölbung der Außenmembran der oberseitigen Epidermiszellen nimmt zum letzten Blättchen hin ab. Die Nervatur des Endblättchens erscheint makroskopisch dichter als die des ersten. Eine zahlenmäßige Feststellung mußte unterbleiben, da die dichte Behaarung der Blattunterseite die Genauigkeit der Messungen in Frage stellte.

Cedrela sinensis.

Die Entfaltung und Orientierung der jungen Teilblättchen vollzieht sich in ähnlicher Weise wie bei den zuletzt besprochenen Fieder-

blättern. Die fixe Lichtlage der zur Untersuchung gewählten Blätter entsprach der von Juglans regia.

	Gesamtdicke	Palisaden-länge	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient	Zahl der Epidermis-zellen	Zahl der Stomata	Größe der Stomata	Länge der Nervatur
1. Blättchen . .	168,0	67,2	76,8	0,87	1425	625	24,0 [12,0]	9,7
6. Blättchen . ..	148,8	69,6	52,8	1,3	1553	575	24,0 [12,0]	9,5
(14.) Endblättchen	146,4	76,8	45,6	1,7	1677	495	21,6 [10,8]	12,3

Während bei den bisher untersuchten Fiederblättern die Gesamtdicke in dem Endblättchen ihr Maximum erreicht, nimmt sie bei Cedrela akropetal ab. Die übrigen Zahlen stimmen mit den bisherigen Resultaten im Prinzip überein. Besonders zu erwähnen ist nur die unterschiedliche Dicke der Außenwand der oberseitigen Epidermiszellen, die beim letzten Blättchen am größten ist.

Es schien von Interesse auch ein Teilblättchen in entsprechender Weise wie das ganze Blatt zu untersuchen. Es wurde ein solches ausgegewählt, das bei tangentialer Orientierung der Blattspindel direkt nach außen gerichtet war. Infolge der steil abwärts gerichteten Lage während seiner ersten Entwicklung war es an der Basis besser beleuchtet gewesen als an der Spitze, hingegen fehlten in der fixen Lichtlage Beleuchtungsunterschiede. Die folgenden Zahlen zeigen nur geringe Differenzen zwischen Basis und Spitze an, die aber prinzipiell mit den bisher am ganzen Blatte festgestellten übereinstimmen.

		Gesamtdicke	Palisaden-länge	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient
(Basis)	a	146	60,0	60,0	1,0
	c	144	60,5	57,6	1,04
(Spitze)	e	129	65,0	48,0	1,35

Um ebenso wie bei Rhododendron ponticum den Einfluß äußerer Faktoren auf die gefundenen Strukturverhältnisse des ganzen Blattes zu prüfen, wurden noch ein paar Blätter untersucht, die in radialer Richtung mit ihrer Spindel in die Baumkrone hineinragten und eine zu-

nehmende Beschattung nach der Spitze hin erfuhren. Es ergaben sich hier folgende Resultate:

	Gesamtdicke	Palisaden-länge	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient
1. Blättchen	156	62,4	67.0	0,9
7. „	148	69,6	50,4	1,3
8. „	146	72,0	50,4	1,4
11. „	137	60,0	52,8	1,1
(13.) Endblättchen . .	120	45,6	45,6	1,0

Deutlich ist zu sehen, daß anfänglich die gleiche Tendenz herrscht, nach der Spitze des ganzen Blattes die Palisaden zu strecken wie bei dem ersten Blatt. Durch die fortschreitende Belaubung und demzufolge steigende Beschattung der Blattspitze kehren sich die Verhältnisse um. Von der Mitte des Blattes, wo der Mesophyllquotient seinen höchsten Wert erreicht hat, fällt er allmählich wieder, sinkt jedoch trotzdem nicht bis auf den Ausgangswert zurück.

Ailanthus glandulosa.

Der Entfaltungsmodus und die Beleuchtungsverhältnisse sind ähnlich denen der zuletzt besprochenen Fiederblätter. Besondere Umstände machten es leider unmöglich, außer der Struktur des Mesophylls noch weitere Einzelheiten festzustellen. Wie aus den folgenden Zahlen hervorgeht, bestehen hier ähnliche Unterschiede zwischen Basis und Spitze des Blattes wie in den früher beobachteten Fällen.

	Gesamtdicke	Palisaden-länge	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient
1. Blättchen	146,4	60	60	1,0
4. „	144,0	60	57	1,04
(7.) Endblättchen . .	132,0	65	48	1,35

Akebia quinata.

Die fünfzähligen Blätter stammen von einer Pflanze, die die Wand eines Gebäudes bedeckte, wodurch sich die Kontrolle der Beleuchtungsverhältnisse vereinfachte. Zur Untersuchung gewählt wurden Blätter,

die mit der Spitze zur Wand hin gerichtet waren. Während der Entwicklung sind die Teilblättchen steil abwärts gerichtet, so daß die der Basis des einfachen Blattes entsprechenden Blättchen (in der Tabelle unter 1. Blättchen) besser belichtet waren als das Endblättchen. In der fixen Lichtlage bildeten sie eine zum Licht gleichartig angeordnete Ebene.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen
1. Blättchen	153	72,0	53	1,35	975
Endblättchen	168	88,8	58	1,54	1273

Besonders erwähnt sei nur die Abnahme der Wellung der Seitenwände der oberseitigen Epidermiszellen vom ersten zum letzten Blättchen.

An gefingerten Blättern wurden noch die Blätter von Aesculus parviflora, flava und Hippocastanum untersucht, die prinzipiell gleiche Unterschiede erkennen ließen.

Aralia spinosa.

Aralia spinosa nimmt eine besondere Stellung ein, da wir es hier mit sehr großen und doppelt gefiederten Blättern zu tun haben. Die Hauptspindel trägt außer dem Endblättchen eine größere Anzahl Fiedern erster Ordnung, von denen die drei unteren ihrerseits ebenfalls mit einem Endblättchen und einer wechselnden Zahl Fiederblattpaaren besetzt sind. Die bisherige Orientierung der zu untersuchenden Stellen mußte dementsprechend etwas geändert werden. Die erste Tabelle enthält die Resultate der Untersuchung der Endblättchen a, b, c, d, von den Spindeln erster Ordnung in akropetaler Reihenfolge bis zum Endblättchen (d) des ganzen Blattes. Letzterem wurde, um einen Vergleich längs der Hauptspindel von unten nach oben zu ermöglichen, außerdem in der zweiten Tabelle die Basalfiedern[1]) b_1 und c, der zweiten und dritten Spindel erster Ordnung gegenübergestellt.

In bezug auf die Beleuchtungsverhältnisse sei erwähnt, daß es trotz der Größe des Blattes gelang, ein in seiner fixen Lichtlage gleichmäßig belichtetes zu finden. Während der Entwicklung bleiben Beleuchtungsdifferenzen ohne wesentliche Bedeutung, da die Fiederchen

1) Absichtlich nicht berücksichtigt wurden die „Stipular"bildungen der Hauptspindel selbst, die sonst durchaus Fiedercharakter tragen.

während dieser Zeit abwärts gerichtet sind und sich außerdem erst kurz vor der Einnahme der fixen Lichtlage entfalten.

	Gesamtdicke	Palisaden-länge	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient
Tab. I. a	132,0	58,5	58,5	1,0
b	132,0	62,0	54,6	1,14
c	132,0	62,0	50,7	1,23
d	136,5	66,3	46,8	1,4
Tab. II. b_1	129,0	46,8	64,3	0,79
c_1	136,5	58,5	54,6	1,07
d	136,5	66,3	46,8	1,4

Von der Basis zur Spitze nimmt die Länge der Palisaden zu, die Dicke des Schwammparenchyms dagegen ab und zwar längs des Randes (Tab. I) sowie längs der Hauptspindel (Tab. II). Stellt man wieder das Endblättchen von den Spindeln I. Ordnung mit dessen ersten Fiederpaar gegenüber, also z. B. b_1 und b, so zeigt sich auch hier eine Zunahme der Palisadenlänge ähnlich wie beim ganzen Blatt.

Die Größe der Epidermiszellen und Länge der Wasserbahnen zeigen im Prinzip die gleichen Unterschiede wie bisher. Genauere Messungen waren daher nicht nötig.

Schwimmblätter.

Gegenüber den Laubblättern der Landpflanzen besitzen die Schwimmblätter einige besondere Eigentümlichkeiten. Einerseits zeigen sie infolge der veränderten Lebensbedingungen abweichende Struktur, andererseits sind die Beleuchtungsverhältnisse bei dem ausgewachsenen Blatt außerordentlich gleichartig. Wichtig ist noch, daß die Blätter erst in fast entwickeltem Zustande an der Wasseroberfläche auftauchen und sich entfalten, sodaß eine ungleichartige Einwirkung äußerer Faktoren während der Zeit der Entwicklung nicht anzunehmen ist.

Potamogeton natans.

	Gesamtdicke	Palisaden-länge	Schwamm-parenchym [1])	Mesophyll-quotient	Zahl d. Spalt-öffnungen
(Basis) a	257	105,3	117,0	0,9	127
(Spitze) e	257	128,7	93,6	1,38	102

1) Siehe Anmerkung nächste Seite.

Die Strukturdifferenzen zwischen Spitze und Basis sind im Prinzip die gleichen wie die bei den Blättern der Landpflanzen. Besonders auffällig ist die verschiedene Größe der Interzellularen. Die oberseitigen Epidermiszellen sind an der Basis wesentlich größer als die an der Spitze der Spreite. Genauere Messungen wurden nicht vorgenommen.

Nymphaea alba.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwammparenchym[1])	Mesophyllquotient	Zahl der Stomata
a	1200	273	660	0,41	47
a_1	960	285	606	0,46	44
a_2	700	225	312	0,7	35
c	920	292	616	0,47	40
d	860	300	545	0,55	37
e	700	253	322	0,79	33
b	680	234	405	0,5	44

Die Gesamtdicke wie die Dicke des Schwammparenchyms nimmt nach der Stelle des Stengelansatzes hin zu. Die Länge der Palisaden wächst im entgegengesetzten Sinne, um in geringer Entfernung vom Blattrande ihr Maximum zu erreichen. Die Zahl der Spaltöffnungen steigt meist mit der Gesamtdicke, das gleiche gilt von der Größe der Interzellularrräume. Das Nervennetz und die Verteilung der hier vorkommenden Spicularzellen schien nach meinen Beobachtungen nach der Blattspitze bzw. nach dem Rande zu wesentlich dichter zu sein. Genauere Messungen waren wegen der erheblichen Blattdicke nicht möglich.

Allgemeiner Teil.

Der spezielle Teil zeigt, daß von der Basis zur Spitze hin fortschreitend sowohl das einfache wie das zusammengesetzte Blatt seine Struktur in gesetzmäßiger Weise ändert. Nur die Gesamtdicke unterbricht diese Gesetzmäßigkeit insofern, als sie bei dem einfachen Blatt gewöhnlich zur Spitze hin abnimmt, bei Quercus Ilex, Pirus pinnatifida und den meisten Fiederblättern jedoch in gleicher Richtung anwächst. Bei allen Beispielen ist zur Spitze hin eine Zunahme des Palisaden-

1) Als Schwammparenchym habe ich bei den Schwimmblättern nach Abzug des Palisadengewebes den Rest des Mesophylls inkl. der großen Interzellularräume bezeichnet.

gewebes zu konstatieren, da die Zellen entweder akropetal gestreckt oder sogar in ihrer Schichtenzahl vermehrt werden. Das Schwammparenchym erscheint in gleicher Richtung reduziert und weist gleichzeitig an der Basis der Spreite die größten Interzellularen auf. Außerdem zeigen seine Zellen zur Spitze hin fortschreitend das Bestreben, aus ihr ursprünglich mit der Blattfläche parallel verlaufender Streckung eine mehr zur Blattoberfläche senkrecht gerichtete Orientierung einzunehmen. Die regelmäßige Änderung der Struktur der Spreite ist ferner in dem Bau der oberseitigen Epidermis zu erkennen. Die Größe ihrer Zellen nimmt akropetal ab und mit ihr die Wellung ihrer Seitenwände, soweit eine solche vorhanden ist. Ihre Außenwand erscheint an der Spitze weniger gewölbt, doch dicker als an der Basis der Spreite. Prinzipiell gleiche Unterschiede zwischen Basis und Spitze zeigt die mehrschichtige Epidermis des Ficus-Blattes, außerdem verliert sie akropetal an Mächtigkeit. Auf der Blattunterseite wurde bei einigen Beispielen zur Spitze hin eine Abnahme der Zahl sowie Größe der Spaltöffnungen festgestellt. Bei den Blättern, die kohlensauren oder oxalsauren Kalk zur Absonderung bringen, nimmt die Menge der abgeschiedenen Substanz zur Spitze hin zu. Bei sämtlichen Beispielen zeigt sich in gleicher Richtung eine regelmäßige Zunahme der Dichte des Nervennetzes.

In der Querrichtung ist der Bau des Blattes, abgesehen von der Partie unmittelbar am Hauptnerv und Rande, im allgemeinen wenig verschieden. Wo Unterschiede vorkommen, sind sie in gleichem Sinne wie von der Basis zur Spitze. So nimmt z. B. die Dichte der Nervatur vom Hauptnerv zum Rande, wenn auch in geringem Maße, so doch deutlich zu. Außer Betracht bleibt dabei wieder die äußerste Randzone, die ein sehr dichtes und ebenso die Partie unmittelbar am Hauptnerv, die ein verhältnismäßig weites Adernetz aufweist.

Bei dem Versuche, die funktionelle Bedeutung der angeführten Strukturverhältnisse festzustellen, haben wir zunächst das mechanische Prinzip zu berücksichtigen. Die größere Tragfähigkeit der Hauptnerven wie auch die nach der Basis der Spreite hin zunehmende Dicke, die übrigens nur auf Vermehrung des Schwammparenchyms beruht, dienen dazu den besonderen Festigkeitsansprüchen an dieser Stelle des Blattes zu genügen. Auch die Epidermis kann dem gleichen Zweck dienen. Die reichlichere Ausbildung der mehrschichtigen Epidermis und eventuell auch die stärkere Verzahnung der Oberhautzellen, die durch die Wellung ihrer Seitenwände bewirkt wird, sind als Mittel anzusehen, die Festigkeit des basalen Teiles zu erhöhen.

In der Querrichtung fällt der Nervatur fast ausschließlich die Versteifung der Spreitenfläche zu. Daß im übrigen der Blattrand in besonderer Weise gegen das Einreißen geschützt ist, braucht nicht besonders ausgeführt zu werden.

Bei den Schwimmblättern scheinen zwar die Verhältnisse, äußerlich betrachtet, etwas anderes zu liegen, sind jedoch prinzipiell ähnlich. Auch hier dient die erhebliche Blattdicke an der Ansatzstelle des Blattstieles, die wiederum auf einer Vermehrung des Schwammparenchyms beruht, dazu, die Verbindung der Blattspreite mit dem Blattstiel zu befestigen. Gleichzeitig ist an dieser Stelle die mit der Zunahme des Schwammparenchyms verbundene besonders reichliche Ausbildung der mächtigen Interzellularräume, als ein Mittel die Schwimmfähigkeit der Spreite zu erhöhen, gegenüber einer Zugwirkung des Blattstiels verständlich.

Neue und wichtige Gesichtspunkte ergeben sich für die Betrachtung der festgestellten Strukturverhältnisse, wenn wir sie mit den Strukturveränderungen vergleichen, die die Blätter ganz allgemein unter dem Einfluß äußerer Bedingungen annehmen können. Es zeigt sich nämlich, daß die Unterschiede, die wir zwischen Spitze und Basis des Blattes konstatierten, im Prinzip identisch sind mit den sogenannten Sonnen- und Schattenblattmerkmalen, d. h. mit Struktureigentümlichkeiten, die die Blätter der gleichen Pflanze in stärkerer oder schwächerer Beleuchtung aufweisen. In bezug auf die einzelnen Regionen des Blattes konnte festgestellt werden, daß die Spitze die Tendenz zum Sonnenblatt, die Basis dagegen mehr oder weniger Schattenblattcharakter zeigt.

Unter Hinweis auf die neuere Literatur (Nordhausen, Kny, Schuster, Yapp, Schramm) möchte ich die einzelnen Merkmale an der Hand meines Beobachtungsmaterials der Reihe nach durchgehen. Hinsichtlich der Gesamtdicke verhält sich die Spitzenregion einiger Blätter zur Basis ihrer Spreite wie das Sonnenblatt zum Schattenblatt; die Ausnahmefälle sollen an späterer Stelle näher besprochen werden. Die Größe der Epidermiszellen nimmt von der Basis zur Spitze in gleicher Weise wie von dem beschatteten zum besonnten Blatt ab. Außerdem wird ihre Außenwand akropetal verstärkt und erscheint wie beim Sonnenblatt an der Spitze weniger gewölbt als an der Basis. Besonders möchte ich als Schattenblattmerkmal die stärkere Wellung der Epidermisseitenwände an der Basis der Spreite hervorheben. In Parallele mit der Größe der Oberhautzellen steht, wie auch Schramm (pag. 288) beobachtete, die Größe der Spaltöffnungen. Dagegen stimmt die Verteilung der Stomata

scheinbar nicht mit den bisher beobachteten Ähnlichkeiten überein; hierauf komme ich nochmals zurück.

Die Charakterisierung der einzelnen Regionen des Blattes als dem Sonnen- und Schattenblatt ähnlich wird besonders durch die Struktur des Mesophylls gestützt. An der Spitze des Blattes sind die Zellen des Palisadengewebes nicht nur gestreckter, in einigen Fällen so bei Juglans regia und Carya porcina um eine volle Palisadenrreihe vermehrt, sodaß an der Spitze statt zwei deren drei Reihen vorhanden sind. Außerdem deutet auch sonst die unterste Palisadenreihe in dem basalen Teil der Spreite durch ihr lockeres Gefüge und die trichterförmige Gestalt ihrer Zellen häufig den Übergang zum Schwammparenchym an, das hier wie beim Schattenblatt besonders reichlich ausgebildet ist und große Interzellularen einschließt. Der Verteilung der beiden Gewebearten gemäß ist an der Spitze einiger Blätter der Mesophyllquotient, d. h. das Verhältnis der Dicke des Palisadengewebes zu der des Schwammparenchyms fast oder sogar noch mehr als doppelt so groß als an der Basis. So beträgt z. B. bei Hedera Helix der Wert des Mesophyllquotient an der Blattspitze 0,74, an der Basis der Spreite jedoch nur 0,26; es liegt also das Verhältnis 3 zu 1 vor.

Das reichlichere Vorkommen von kohlensaurem und oxalsaurem Kalk in der Spitze einiger Blätter ist wieder eine Eigentümlichkeit des Sonnenblattes (Schimper, pag. 138). Dem gleichen Prinzip dürfte auch das Vorkommen von ätherischem Öl, das bei Juglans regia beobachtet wurde, zugrunde liegen.

Deutlich zeigt sich auch der Sonnenblatt- resp. Schattenblattcharakter der Blattspitze bzw. Blattbasis in dem verschiedenen Ausbau der Nervatur. Bei allen Beispielen wird sie zur Spitze hin bedeutend dichter[1]). Teilweise ist der Unterschied in der Dichte von Basis und Spitze fast gleich dem, den Schuster (pag. 216) für typische Sonnen- und Schattenblätter der gleichen Pflanzenart angibt. So führt er beispielsweise bei Hedera Helix für das erstere den Wert 3,6 mm pro Quadratmillimeter, für das letztere 2,8 mm an, während die Länge der Nervatur auf gleicher Fläche an der Spitze eines Blattes 3,5 mm, an der Basis 2,9 mm beträgt. Auch bei den Fiederblättern zeigt sich eine gleiche Verengung der Nervenmaschen von der hintersten Fieder bis zum Endblättchen. Zieht man dabei in Betracht, daß das Endblättchen bei Juglans regia und Carya porcina erheblich größer ist als das erste — in meinem

1) Von welchen weiteren Prinzipien die Verteilung der Nervatur des Blattes beherrscht wird, haben Gerresheim und Rippel neuerdings untersucht.

Fall war es doppelt so groß — so ist die größere Dichte seiner Nervatur gegenüber dem ersten besonders bemerkenswert. Aber selbst wenn die Nervenmaschen des Endblättchens nicht enger, sondern sogar weiter wären, so würde das der Zunahme der Nervenlänge von Basis zur Spitze nicht ohne weiteres widersprechen, da ja nach Schuster (pag. 223)[1]) die Dichte der Nervatur in umgekehrtem Verhältnis zur Größe des Blattes steht.

Scheinbar nicht im Einklang mit der bisher festgestellten Ähnlichkeit der einzelnen Regionen des Blattes mit dem Sonnen- und Schattenblatt erwiesen sich einige Punkte, auf die ich hier etwas näher eingehen möchte. Die Tatsache, daß die Gesamtdicke entgegen dem Verhalten des Schattenblattes bei einigen Beispielen an der Basis größer ist, läßt sich, soweit das einfache Blatt in Frage kommt, durch das früher besprochene mechanische Prinzip ohne weiteres verstehen. Tatsächlich ist die Gesamtdicke an der Basis größer als an der Spitze bei den Blättern, die groß oder relativ zart gebaut sind, während derbe und nicht zu große Blätter entweder gleich dick oder in der Spitzenregion dicker erscheinen. Bei dem Ficus-Blatt, das infolge seiner Größe ein bedeutendes Gewicht hat, ordnet sich der Bau der mehrschichtigen Epidermis gleichfalls dem mechanischen Prinzip unter, während sie entsprechend ihrer Ausbildung beim Sonnen- und Schattenblatt (Kny, pag. 505) zur Basis hin abnehmen müßte. Wenn bei den Fiederblättern akropetal eine Abnahme der Durchschnittsdicke der einzelnen Fiederabschnitte zu konstatieren war, so stand sie stets zu einer Reduktion der Größe der einzelnen Teilblättchen in Beziehung.

Ferner ist an dieser Stelle noch die Verteilung der Spaltöffnungen zu berücksichtigen, die im allgemeinen nur eine geringe Gesetzmäßigkeit erkennen ließ, wie auch bereits Espe (pag. 83) festgestellt hat. Ich fand entweder keine auffälligen Unterschiede oder bei einigen Blättern an der Spitze weniger als an der Basis, während umgekehrt bei dem typischen Sonnenblatt die Anordnung der Spaltöffnungen tatsächlich eine dichtere ist als beim Schattenblatt. In bezug auf die Verteilung der Spaltöffnungen von Sonnen- und Schattenblatt gilt zunächst dasselbe wie für die Dichte des Nervennetzes (vergl. pag. 35), beide sind abhängig von der Flächengröße des Blattes, zu der sie in umgekehrtem Verhältnis stehen. Die niederen Zahlenwerte, wie sie Schramm für das Schattenblatt angibt, sind für unsere Vergleiche daher nicht zu verwerten, solange nicht

1) Auf die Behauptung Schuster's (pag. 199), daß die Dichte eines normalen Blattes in der ganzen Blattfläche wesentlich konstant ist, werde ich am Schluß meiner Arbeit zurückkommen.

auch die Größe des Blattes berücksichtigt ist[1]). Zweifellos liegen Ungleichheiten auch im Flächenwachstum der einzelnen Blattregionen vor, ohne daß wir sie allerdings zahlenmäßig konstatieren können.

Für die Beispiele, wo nach meinen Beobachtungen die Blattdicke an der Basis größer ist als an der Spitze, kommt noch ein neues Moment hinzu. Nach Brenner (pag. 417), Anheisser (pag. 81) und Espe (pag. 85) wächst nämlich die Zahl der Stomata mit der Gesamtdicke, ein Prinzip, auf dem offenbar auch die große Anzahl der Stomata des Sonnenblattes mit beruht.

Bisher wurde nur die äußere Ähnlichkeit der festgestellten Unterschiede mit dem Sonnen- und Schattenblatt betont. Was die Bedeutung der Sonnen- und Schattenblattmerkmale im allgemeinen anbetrifft, so kann zweifellos angenommen werden, daß ihnen der Hauptsache nach eine bestimmte Zweckmäßigkeit zugrunde liegt. Diese Annahme ist auch für unseren speziellen Fall, d. h. für die Basis- und Spitzenregion des Blattes insofern berechtigt, als die Basis der Spreite meist durch die Nachbarschaft des Sprosses und die zur Sproßbasis hin folgenden Blätter beschattet ist. Die Blattspitze ist dagegen dem Lichte und der Luftbewegung, die außerdem auch besonders auf die Region des Blattrandes einwirkt, in stärkerem Maße ausgesetzt und demnach anderen Beleuchtungs- und Transpirationsbedingungen unterworfen, als der basale Teil der Spreite.

Die Frage kompliziert sich, wenn wir nun der Ursache der Erscheinung nachgehen. Wir werden annehmen dürfen, daß ein Teil dieser Erscheinung auf Differenzen in der Beleuchtung, Luftfeuchtigkeit bzw. Transpiration beruht. Allerdings spielen dabei die Einwirkungen dieser Faktoren, soweit sich das Blatt in der fixen Lichtlage befindet, keine besondere Rolle, sondern es handelt sich um eine Einwirkung, die zum mindesten in der jugendlichen Entwicklung des Blattes erfolgt (vgl. Nordhausen I). Ganz allgemein vollzieht sich aber die Entwicklung infolge der Anordnung der jungen Blätter von der Knospenlage an bis zur völligen Entfaltung so, daß in normaler Weise die Basis beschattet zu sein pflegt, auch dann, wenn späterhin die fixe Lichtlage eine durchaus gleichmäßige Beleuchtung der Spreite mit sich bringt. Wie weit dieser Einfluß gehen kann, hatte ich ja bei Rhododendron ponticum und Cedrela sinensis verfolgt.

---

1) Es sei daran erinnert, daß im allgemeinen das Schattenblatt eine größere Flächenausdehnung zeigt als das Schattenblatt.

In Übereinstimmung mit der Feststellung Nordhausens II. (pag. 488 u. 491), daß der Einfluß äußerer Faktoren auf die Individualentwicklung überhaupt nur gering ist, fand ich, daß selbst bei völligem Ausschluß von Beleuchtungsdifferenzen sowohl während der Entwicklung wie auch in der fixen Lichtlage der Sonnen- und Schattenblattcharakter von Blattspitze und -basis mehr oder weniger ausgeprägt ist. Dieses nachzuweisen, betrachte ich als meine spezielle Aufgabe. Wir müssen annehmen, daß in letzter Linie innere Ursachen bei der Ausbildung der erwähnten Strukturdifferenzen eine Rolle spielen.

Welcher Art diese inneren Ursachen sind, läßt sich allerdings nicht ohne weiteres feststellen. Man könnte geneigt sein, die festgestellten Strukturdifferenzen mit Entwicklungsvorgängen in Beziehung zu bringen. Über die Entwicklung des einzelnen Blattes sind wir im allgemeinen gut orientiert (Eichler, Goebel, Prantl).

Das Wachstum des Blattes erfolgt nicht einheitlich, sondern je nach der Lage der am stärksten wachsenden Zone in verschiedener Weise. Zum Beispiel schreitet nach Prantl (pag. 282) und meinen eigenen Beobachtungen bei Vinca minor und Actinidia polygama die Streckung und definitive Ausbildung des Blattes von der Spitze nach der Basis fort; der Spitzenteil ist also der älteste. Bei Rhus typhina und Ailanthus glandulosa dagegen liegen nach Eichler (pag. 18) die Verhältnisse umgekehrt. Die Ausbildung erfolgt von der Basis zur Spitze, der Spitzenteil ist hier also der jüngste. Acer Pseudo-Platanus, Ricinus communis und Aralia spinosa entwickeln sich nach Eichler (pag. 20) in noch anderer, hier nicht näher auszuführender Weise. Hieraus geht hervor, daß schlechthin die Entwicklung des einzelnen Blattes nicht für die von mir gefundenen Strukturdifferenzen verantwortlich gemacht werden kann.

Einen gewissen Anhaltspunkt gewinnen wir vielleicht, wenn wir eine Parallele zu der Entwicklung eines Sprosses suchen. Nach Schäffer ändern die Blätter von der Basis zur Spitze eines Sprosses hin fortschreitend ihre morphologischen Eigenschaften. Nordhausen II. stellte weiterhin fest, daß sie trotz gleicher Belichtung einer gesetzmäßigen Veränderung nicht nur der Form, sondern auch der Struktur unterworfen sind und zwar derart, daß die ersten Blätter jedes Sprosses selbst bei heller Beleuchtung mehr oder minder den Stempel des Schattenblattes tragen. Weiterhin konstatierte er, daß diese Schattenblattbildung an der Sproßbasis durch innere Ursachen veranlaßt wird, und wie jede Schattenblattbildung der erwachsenen Pflanze nach seinen und den gleichzeitigen Untersuchungen Schramms eine Rückkehr

zur Primärblattform darstellt. Stellt man sich auf den Standpunkt, in den Blättern Auszweigungen der Sproßachse zu sehen, das, was sie tatsächlich auch sind, so werden wir in den von mir beobachteten Strukturdifferenzen eine Art Wiederholung der Erscheinungen sehen, die sich an jeder Sproßachse vollzieht, nämlich eine Wiederholung des Primärstadiums, das wie wir wissen, nicht nur in den Eigenschaften des Blattes, sondern auch selbst in der Sproßachse (Farenholtz) zum Ausdruck kommen kann.

Bei einem Blatt, daß äußerlich betrachtet, keine Strukturänderungen innerhalb der Spreite vermuten läßt, sind wie aus dem Vorhergehenden zu ersehen ist, die Verschiedenheiten im Bau der einzelnen Regionen recht beträchtliche. Es ist daher durchaus notwendig, bei vergleichenden Untersuchungen dieses Moment besonders zu berücksichtigen, um so mehr, als unter gewöhnlichen Umständen, d. h. bei Außerachtlassen der Beleuchtungsverhältnisse usw., wie es hier geschehen war, die Strukturdifferenzen stärker ausfallen.

Welche Konsequenzen sich bei Nichtbeachtung der erwähnten Strukturveränderungen ergeben, glaube ich an der Hand einer Arbeit von Schuster über die Nervatur des Dicotyledonenblattes, unter anderem auch von Sonnen- und Schattenblatt nachweisen zu können. Schuster geht von der Behauptung (pag. 199) aus, daß die Dichte der Nervatur eines normalen Blattes in der ganzen Blattfläche „wesentlich konstant“ ist. Nur in unmittelbarer Umgebung des Mittelnerves findet nach seinen Beobachtungen eine Erweiterung der Nervatur statt, die sich auch auf die spitz zulaufende Basis erstrecken kann. Andererseits zeigt sich meist nach seiner Ansicht eine „unbedeutende“ Verengerung des Nervennetzes am äußersten Rande sowie an der Spitze des Blattes.

Dieser Behauptung muß ich durchaus widersprechen. Von den vielen Beispielen, die ich hier anführen könnte, möchte ich bloß Quercus Ilex an dieser Stelle berücksichtigen. Von der Basis zur Spitze, in gleichem Abstande vom Hauptnerv und Rande, beträgt die Länge der Wasserbahnen für das Quadratmillimeter an der Basis der Spreite 11,3 mm, um nach und nach die Werte 12,1, 13, 13,6 und schließlich an der Spitze den Wert 15,7 zu erreichen. In der Querrichtung vom Hauptnerv und Rande ergeben sich folgende Zahlen: 11,9 mm, 13 mm und in einiger Entfernung vom Rande 13,2 mm, die eigentliche Randzone war noch wesentlich dichter. Also nicht einzelne Partien wie der äußerste Blattrand, die unmittelbar dem Hauptnerv benachbarte Zone und schließlich die äußerste Blattspitze und -basis unterbrechen die Konstanz in

der Dichte der Nervatur, sondern eine Konstanz in dem Sinne, wie sie Schuster behauptet, ist nicht vorhanden.

Berücksichtigt man, daß nach den Angaben von Nordhausen II. bei den Blättern eines Sprosses die Dichte der Nervatur sich unabhängig von äußeren Faktoren und, wie ich mich selbst überzeugt habe, meist auch unabhängig von der Größe der Blätter in gesetzmäßiger Weise ändert, so wird die von Schuster behauptete Konstanz für die Aderdichte der Blätter der einzelnen Pflanzen ebenfalls hinfällig.

Wie wenig Allgemeingültigkeit die Beobachtungen Schusters beanspruchen können, geht aus folgendem hervor. Während für gewöhnlich die Länge der Nervatur des Schattenblattes die des Sonnenblattes nur soweit an absoluter Länge übertrifft als zahlenmäßig seiner größeren Flächenausdehnung entspricht (oft wird sogar dieser Wert nicht einmal erreicht), soll nach Schuster (pag. 220) bei Prunus persica, Fraxinus excelsior, Convolvulus sepium, Prunus mahaleb, Syringa vulgaris und Mahonia aquifolium die Nervatur des Schattenblattes nicht nur absolut, sondern auch im Verhältnis zur Größe erheblich ausgedehnter sein.

Meine Untersuchung der Dichte des Adernetzes gleichgroßer Sonnen- und Schattenblätter von Prunus persica und Syringa vulgaris an gleicher Stelle der Spreite ergab für die erste Pflanze das Verhältnis 10,9 zu 8,6, für die zweite die Werte 7,9 zu 5,8, während nach Schuster das Verhältnis umgekehrt sein müßte. Noch weniger stimmen die Resultate meiner Messungen an dem Endblättchen eines Sonnen- und Schattenblattes von Fraxinus excelsior (vgl. auch Schramm, pag. 259) mit der Behauptung Schusters überein. Die Nervenlänge eines größeren Endblättchens vom Sonnenblatt beträgt 11,8 mm pro Quadratmillimeter, die eines kleineren Endblättchens vom Schattenblatt nur 9,3 mm. Auch bei Prunus mahaleb, wo das untersuchte Schattenblatt (1221 qmm) größer war als das Sonnenblatt (1046 qmm), beträgt nach meinen Messungen das Verhältnis der Nervenlänge für das Quadratmillimeter 6,4 zu 8,2, so daß sich die Nervatur der größeren Fläche des Schattenblattes nicht entsprechend verlängert hat, noch viel weniger nach Schuster die des Sonnenblattes übertrifft.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Kiel angefertigt.

Herrn Geheimrat Prof. Dr. Reinke, sowie Herrn Prof. Dr. Nordhausen fühle ich mich für die Anregungen und Ratschläge, durch die sie mich in meiner Arbeit förderten, zu herzlichem Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

Anheisser, R., Über die aruncoide Blattspreite. Flora 1910, Bd. LXXXVII.
Brenner, W., Untersuchungen an einigen Fettpflanzen. Flora 1910, Bd. LXXXVII.
Eichler, A. W., Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblattbildungen. Marburg 1861.
Espe, W., Beiträge zur Kenntnis der Verteilung der Spaltöffnungen über die Blattspreite. Diss., Göttingen 1911.
Farenholtz, H., Über den Einfluß von Licht und Schatten auf Sprosse von Holzpflanzen. Diss., Kiel 1913.
Gerresheim, E., Über den anatomischen Bau und die damit zusammenhängende Wirkungsweise der Wasserbahnen in Fiederblättern der Dikotyledonen. Bibliotheca Botanica, Stuttgart 1913, Heft 81.
Goebel, K., I. Organographie der Pflanzen. Jena 1898. 2. Aufl. 1913.
Ders., II. Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, 1908.
Hinze, G., Über die Blattentfaltung bei dikotylen Holzgewächsen. Beihefte z. botan. Zentralbl. 1910, Bd. X.
Kny, L., Text zu den botanischen Wandtafeln CXIII und CXIV. Berlin 1909.
Kühlhorn, J., Zur Kenntnis des Baues der Laubblätter der Dikotyledonen. Diss., Göttingen 1908.
Nordhausen, M., I. Über Sonnen- und Schattenblätter. (1. Mitt.) Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1903, Bd. XXI.
Ders., II. Über Sonnen- und Schattenblätter. (2. Mitt.) Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1912, Bd. XXX.
Prantl, K., Studien über Wachstum, Verzweigung und Nervatur der Laubblätter. Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1883, Bd. I.
Rippel, A., Anatomische und physiologische Untersuchungen über die Wasserbahnen der Dikotylen-Laubblätter mit besonderer Berücksichtigung des handnervigen Blattes. Diss., Marburg 1913.
Schäffer, C., Über die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanzen zu phylogenetischen Untersuchungen. Abhandl. a. d. Gebiete d. Naturwiss., herausgeg. v. Naturwiss. Verein in Hamburg, 1895, Bd. XIII.
Schimper, A. F. W., Über Kalkoxalatbildung in den Laubblättern. Botan. Ztg. 1888.
Schramm, R., Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. Flora 1912, Bd. CIV.
Schuster, W., Die Blattaderung des Dikotylenblattes und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1908, Bd. XXVI.
Sierp, H., Über die Beziehungen zwischen Individuengröße, Organgröße und Zellengröße mit besonderer Berücksichtigung des erblichen Zwergwuchses. Jahrb. f. wiss. Botan. 1913, Heft 1.
Yapp, Spiraea Ulmaria L. and its bearing on the problem of xeromorphy in marsh plants. Annals of botany 1912, Vol. XXVI.

Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei Phycomyces nitens Kunze.

I.

Von **H. Burgeff.**

(Mit Tafel XIV—XVII und 20 Abbildungen im Text.)

Den Anlaß zu Studien in der Richtung obenerwähnten Gegenstandes gaben Versuche zur künstlichen Erzeugung von Modifikationen und Mutanten im Pflanzenreich, wie solche im letzten Jahrzehnt besonders bei Schmetterlingen und Käfern erfolgreich gewesen sind. Da Ruhestadien im allgemeinen wegen ihrer relativen Widerstandsfähigkeit gegen extreme Temperaturen besonders geeignet erschienen, und es sich auch womöglich um rasch wachsende und leicht kultivierbare Organismen handeln mußte, lag es nahe, Pilze, und gerade die formenreiche Gruppe der Mucorineen, zu wählen. Dabei war es denn u. a. Phycomyces nitens, der Riese in dieser Familie und das Versuchskaninchen der Physiologen, der zuerst in Kultur genommen wurde. Die Größe seiner Sporen, die sich besonders leicht einzeln isolieren ließen, die seiner Zygoten, welche man Stück für Stück mit der Pinzette in jede gewünschte Situation bringen kann, die gut bestimmbare Form und Größe seiner vegetativen Teile, die sich durch unvergrößerte Photographie jederzeit festhalten läßt, bestimmten ihn dazu.

Die unerwartet große Mannigfaltigkeit an Formen, die unter der früher für konstant gehaltenen Art aufgefunden wurden, veränderten das Arbeitsprogramm von Grund aus. Statt der beabsichtigten Erzeugung von Zwangsmutanten mußten alle Bedingungen, die eine solche hätten veranlassen können, nach Möglichkeit ausgeschaltet werden, um die im bereits vorhandenen liegenden Gesetzmäßigkeiten festzustellen.

Statt des ihn zwingenden Experimentators übernahm der Phycomyces die Führung; jenem blieb nur die Aufgabe genauester durch Protokoll und Photographie durchgeführter Kontrolle und er muß um Entschuldigung bitten, wenn manche der folgenden Kapitel infolge der eingehenden Detailschilderung keine anregende Lektüre bilden.

I. Die normale Entwicklung des Pilzes.

Die länglich ovalen Sporen des Phycomyces keimen wie die anderen Mucorineensporen. Kommen sie frisch, ohne eine Eintrocknung erlitten zu haben, auf ein geeignete organische Nährstoffe enthaltendes Substrat, so keimen sie sofort. In reinem Leitungswasser und in mineralischer Nährlösung bleiben sie unverändert. Frische erzeugen in 24 Stunden bei Zimmertemperatur Mycelien mit etwa 1,5—1,8 mm Durchmesser. Phycomycens nitens Cl. + keimt etwas rascher als nitens St. —[1]).

Ausgetrocknete Sporen brauchen etwa 6—8 Stunden länger. In einem Alter von etwa 35 Stunden entstehen an den Mycelien die ihnen eigentümlichen Blasen, die der vorübergehenden Ansammlung von Reservestoffen zu dienen scheinen.

Isoliert man aus der Aussaat auf einer Petrischale ein junges Mycelindividuum und bringt es in eine Kulturröhre von etwa 18 mm Durchmesser, so wächst es in den nächsten 24 Stunden über die horizontal erstarrte Oberfläche des Agars, bildet während des 3. Tages hier eine dichte Decke und erzeugt die ersten Sporangienträger.

Die Zeit, die zwischen der Aussaat und der Entstehung der ersten Sporangienträger verläuft, variiert mit der Größe des dem Pilzindividuum zur Verfügung stehenden Agarstückes und wächst bis zu einem Grenzwert mit dem Radius desselben.

Wählt man Kuluturröhren, deren Durchmesser sich fortlaufend wie 2:3 verhalten und impft man in jede auf den horizontal erstarrten Agar eine Spore resp. ein Keimmycel von Cl. +, so erhält man die Trägerbildung nach folgenden Zeiten[2]):

Durchmesser der Röhre	Verstreichende Zeit bis zur Ausbildung der ersten Träger
0 mm[3])	45 Stunden
5,5 „	58 „
8 „	63 „
12 „	69 „
18 „	71 „
27 „	72 „
40 „	72½ „

1) Cl. + und St. — bezeichnen die von den Herren Professoren Claußen und Stahl mir seinerzeit überlassenen Ausgangskulturen.

2) Das Kulturmedium in diesem, sowie in allen Fällen, in denen nichts besonderes vermerkt ist, ist stets ein 1,7%iger Agar aus einem Teil heller Löwenbräu-Bierwürze und 2½ Teilen Wasser.

3) Theoretischer Grenzwert.

Bei noch größerem Durchmesser der Röhre tritt kein Unterschied mehr auf, weil schon bei der 40 mm-Röhre das Mycel erst 3 Stunden vor der Trägerbildung die Glaswand erreicht, beide Ereignisse also annähernd koinzidieren.

Nach unten, unter weiterer Verkleinerung des Durchmessers, ließ sich das Experiment leider nicht fortsetzen, weil in zu engen Röhren Wasser über der Agaroberfläche dem Pilz das Wachstum an den Wänden hinauf ermöglichte, dieses also nicht an der Wand abschließt, was einen späteren Eintritt der Trägerbildung herbeiführt.

Mit einer anderen Methode, bei der die Mycelindividuen in regelmäßigen, sich immer im Verhältnis 3:2 verkleinernden Abständen auf eine offene Platte geimpft wurden, ergab sich ebenfalls kein Resultat, weil die Mycelien einander zwar an der Oberfläche beim Zusammenwachsen aufhalten, unter dieser aber durcheinander wachsen, so daß jedem ein größerer Raum als der zugedachte zur Verfügung steht. Durch eine direkte, sehr dichte Aussaat der Sporen kann jedoch noch eine bedeutende Abkürzung der Zeitdauer bis zur Trägerbildung erreicht werden.

Impft man den Inhalt mehrerer Sporangien in einen kleinen Tropfen der Platinöse und verdünnt durch Übertragung einer Öse in den nächsten Tropfen, und fährt so fort, so erhält man am Tropfen 1 nach 45 Stunden in der Mitte einen weißen Filz und am Rand die ersten normalen Träger, bei Tropfen 2 in annähernd derselben Zeit in der Mitte ebensolche. Der dritte Tropfen mit der dritten Verdünnung ergibt erst Träger nach 48½ Stunden. Die 45 Stunden im ersten Fall sind in gleicher Weise ein absolutes Minimum, wie die 72½ Stunden bei der 40 mm-Röhre ein absolutes Maximum sind.

Trüge man die Zeiten von 45—75 Stunden auf eine Ordinatenachse und die Durchmesserwerte von 0—50 auf die Abszissenachse und zeichnete die Werte ein, so erhielte man eine sich allmählich von der Ordinatenachse entfernende Kurve, die nach und nach der Abszissenachse fast parallel wird, um bei dem Durchmesserwert 40 plötzlich fast im rechten Winkel parallel zur Ordiantenachse umzubiegen.

Die Träger wachsen zunächst vom Substrat aufwärts, das Wachstum setzt jedoch in dem Augenblick aus, in dem an der Trägerspitze die erste Andeutung der kugeligen Anschwellung entsteht, aus der das Sporangium hervorgeht. Die Auslösung der Sporangienbildung an den Trägern geschieht durch das Tageslicht. Nachmittags entstehen regelmäßig die jungen gelblichen Köpfe, die während der Nacht in die Dicke wachsen. Am nächsten Morgen beginnen sie sich über braun nach schwarz zu ver-

färben, eine Erscheinung, die die Reife der Sporen andeutet. In diesem Moment, d. h. im ersten Beginn der Verfärbung, setzt eine anfänglich langsame, dann rascher werdende interkalare Streckung des Sporangienhalses ein, die das reife Sporangium mit einer durchschnittlichen Geschwindigkeit von 3,5—4 mm pro Stunde höher hebt, bis der Träger nach etwa 2 Tagen die übliche Länge erhält und das vorher mit einer widerstandsfähigen Membran versehene Sporangium leicht zerfließbar wird.

Die Reihenfolge in der Entstehung der Träger und Sporangien hält einen bestimmten Rhythmus ein, der im folgenden an einem Beispiel geschildert sei.

Sporen von Cl. + und St. — werden an 8 aufeinanderfolgenden Tagen (vom 15.—22. II. 14) und jeweils am Tage nach der Aussaat als junge Keimmycelien in 180:18 mm-Röhren mit horizontal erstarrtem Bierwürzagar pikiert. Die Kulturen stehen aufrecht in einem Gestell und sind bis 110 mm über der Agaroberfläche mit schwarzem Papier abgedeckt, so daß sie das Licht nur von oben bekommen. Sie stehen am hellen Ostfenster in einer durchschnittlichen Temperatur von 20°.

Die am 25. II. vormittags 10 Uhr zusammengestellten Kulturen ergeben nun alle Entwicklungsstadien nebeneinander.

3 × 24 Stunden: Träger erster Serie 1,2 mm lang.

4 × 24 Stunden: Träger erster Serie 25—30 mm lang, mit Köpfen im Beginn der Streckung. Träger zweiter Serie 3—18 mm lang.

5 × 24 Stunden: Träger erster Serie gestreckt bis 93 mm lang, Träger zweiter Serie zwischen 35 und 55 mm mit Köpfen im Beginn der Streckung. Taf. XIV, Fig. 1 (in 40 mm-Röhre).

6 × 24 Stunden: Träger erster und zweiter Serie gestreckt 70 bis 120 mm lang. Nachzügler bei 50 mm mit Köpfen im Beginn oder vor der Streckung.

7 × 24 Stunden: Frühere Träger gestreckt, 90—120 mm lang. Nachzügler bei 65—75 mm mit jungen Köpfen im Beginn oder vor der Streckung.

8 × 24 Stunden: Nachzügler bei 80—90 mm mit jungen Köpfen im Beginn der Streckung.

9 × 24 Stunden: Nachzügler bei 100 mm mit jungen Köpfen im Beginn der Streckung.

10 × 24 Stunden: Nachzügler zwischen 90 und 120 mm mit jungen Köpfen oder noch ohne solche usw.

Aus diesem Versuch läßt sich entnehmen, daß einmal zwei getrennte Trägerserien ausgebildet werden, die am 4. und 5. Tage zur Fruktifikation kommen, zum anderen an den folgenden Tagen einzelne Träger als Nachzügler emporwachsen, die vor der Fruktifikation mit dem zunehmenden Alter der Kultur eine immer größere Länge erreichen, deren Ausbildung aber keinem Rhythmus mehr unterliegt, so daß man nicht von Trägerserien höherer als zweiter Serie reden kann. Was den Ausbildungsgrad der Köpfe anbetrifft, so befinden sie sich bei allen Kulturen vormittags 10 Uhr im gleichen Stadium, d. g. gerade verfärbt und im Beginn der Streckung, stehen also in unmittelbarem Zusammenhang mit der täglichen Beleuchtung. Wesentliche Unterschiede zwischen Cl + und St. — sind außer der etwas größeren Höhe des ersteren nicht vorhanden.

Bei im Dunkeln gehaltenen Kulturen lassen sich die beiden Trägerserien ebenfalls unterscheiden, die Sporangienbildung erfolgt aber in ganz unregelmäßiger Reihenfolge und sehr viel später als im Licht. St. — erzeugt im Dunkeln meist nur einzelne oder keine Sporangien, die etiolierten Träger werden sehr lang und stellen schließlich das Wachstum ein.

II. Die Gewinnung der Varianten.

Ehe man daran denken konnte, Zwangsmutationen bei Phycomyces zu erzeugen, mußte man sich natürlich über die natürlichen Variationsgrenzen des Ausgangsmaterials orientieren. Zu diesem Zweck wurden die von der Zentralstelle in Amsterdam und die von den Herren Professoren Stahl und Claußen erhaltenen Kulturen vergleichender Beobachtung unterworfen. Sporenaussaaten vieler Sporangien wurden auf Bierwürzagar hergestellt und Regelmäßigkeit der Keimung und Variabilität der Keimmycelien festgestellt. Ganz regelmäßig keimend erwiesen sich nur die von Herrn Professor Stahl stammende — -Kultur, die dort fast ausschließlich auf Brot kultiviert worden war. Sie wurde später nebst einem aus einer normalkeimenden Spore der Claußenschen + -Kultur erhaltenen konstanten Stamm als Vergleichskultur verwandt.

24 Stunden nach der Aussaat lassen sich die Keimmycelien auf der Agarplatte bequem bei schwacher Vergrößerung unter dem Präpariermikroskop auf ihre Wuchsform und Wuchsgeschwindigkeit vergleichen und abweichende Individuen gut isolieren.

An abweichenden Mycelien kommen vor:

a) Mycelien langsameren Wuchses bei meist stärkerer Verzweigung,

b) Mycelien sehr langsamen Wuchses bei stärkster Verzweigung,
c) dünne Mycelien normaler oder schwächerer Verzweigung,
d) dicke Mycelien normaler oder schwächerer Verzweigung.

Von einer Aussaat von Sporen der Original-Cl.—-Kultur seien einige Beispiele angeführt:

Normale Mycelien haben nach 28 Stunden einen Durchmesser von 1,8—2,2 mm. Langsamer wachsende Mycelien gab es eine größere Anzahl, von denen die wichtigsten Typen im folgenden beschrieben seien.

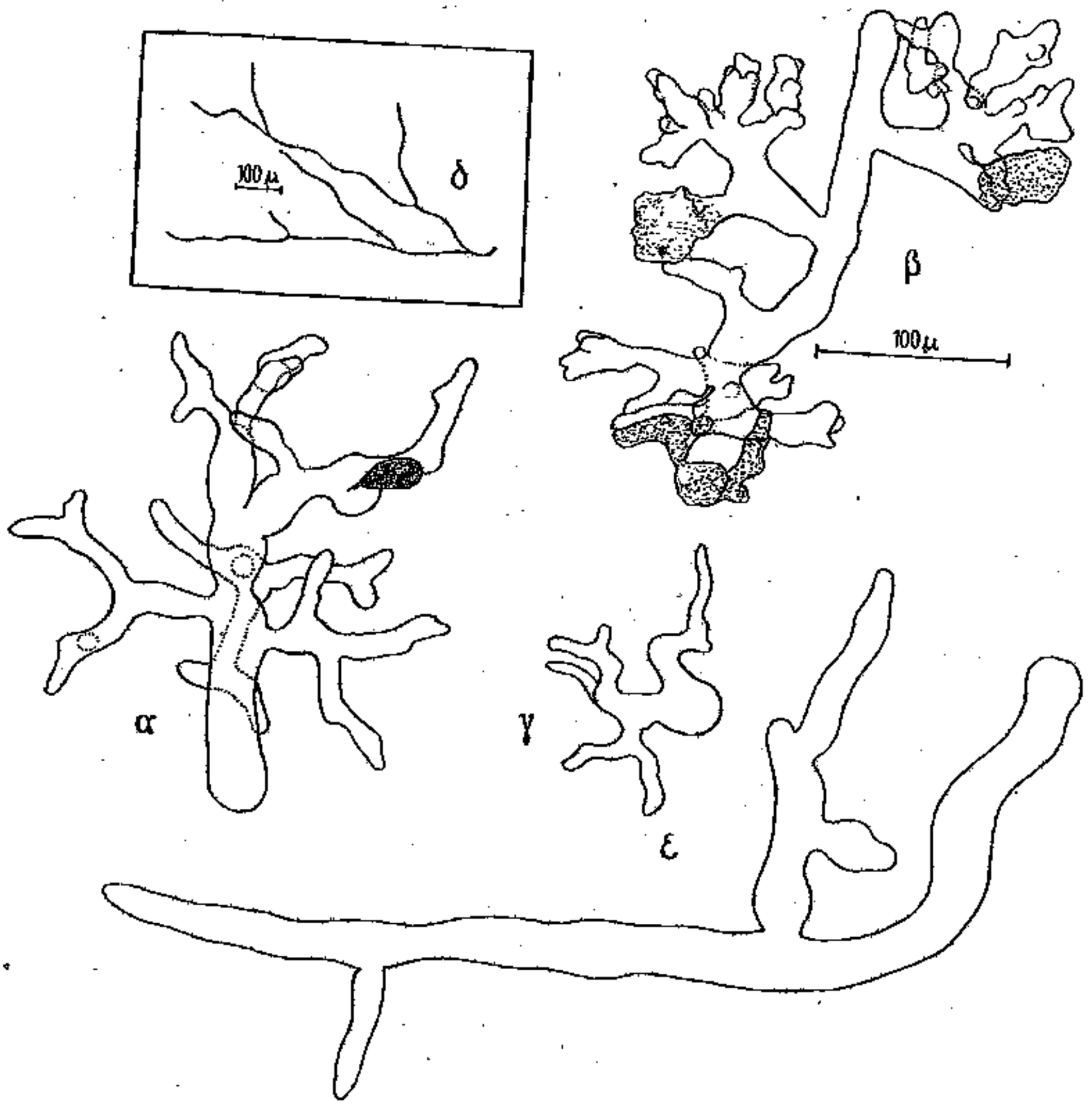


Fig. 1. Aberrative Keimmycelien von Cl. — 28 (δ 44) Stunden nach der Aussaat.

Mycel *a* (Fig. 1) ist eine der häufigeren Formen, mit dickem Keimschlauch aus einer großen Spore hervorgegangen, hat sich nach allen Richtungen stark verzweigt. An einer Stelle ist nach einem Bruch der Wandung Plasma ausgetreten.

Mycel β (Fig. 1) variiert noch weitergehend nach derselben Richtung. Daß es nicht dauernd lebensfähig ist, zeigen die zahlreichen Plasmaergüsse in den Nährböden.

Mycelien wie α *und* β bleiben *meist stationär*, können aber gelegentlich aus auswachsen. Einer der Hyphenäste geht dann spontan in eine langwachsende, mehr oder weniger normale Hyphe über, die meist sprungweise, von Stufe zu Stufe die Entwicklungshemmung überwindet und schließlich ein normales Mycel erzeugt.

Mycel γ (Fig. 1) ist ein noch auf jüngerem Stadium stationär gewordenes; es gehört zum dünnen Typus.

Mycel δ (Fig. 1) ist ein 44 Stunden altes auswachsendes dünnes und wenig verzweigtes Mycel (bei schwacher Vergrößerung abgebildet). Es kann mehrere Zentimeter im Durchmesser erreichen, kommt aber meistens nicht zur Trägerbildung, sondern geht zugrunde.

Mycel ε (Fig. 1) ist der Typus des „dicken" Mycels, das, wenn auch zunächst langsam, auswächst und besonders kräftige normale Mycelien liefert; durch Auswahl solcher Mycelien lassen sich aus der — - Kultur Stämme gewinnen, die dem + - Mycel nur sehr wenig an Wuchskraft nachgeben.

III. Die Geschichte der Varietas plicans.

Varietas plicans wurde aus einer von Herrn Professor Dr. Claußen stammenden, seit längerer Zeit im Laboratorium durch Umimpfen je zahlreicher Sporen weitererhaltenen + - Kultur als abweichendes Keimmycel isoliert. Über die Methode ist schon gesprochen. Während andere abweichende Mycelien normale nitens ergaben, entstand aus dem langsam wachsenden, stark verzweigten Mycel in diesem Falle eine gut charakterisierbare Form:

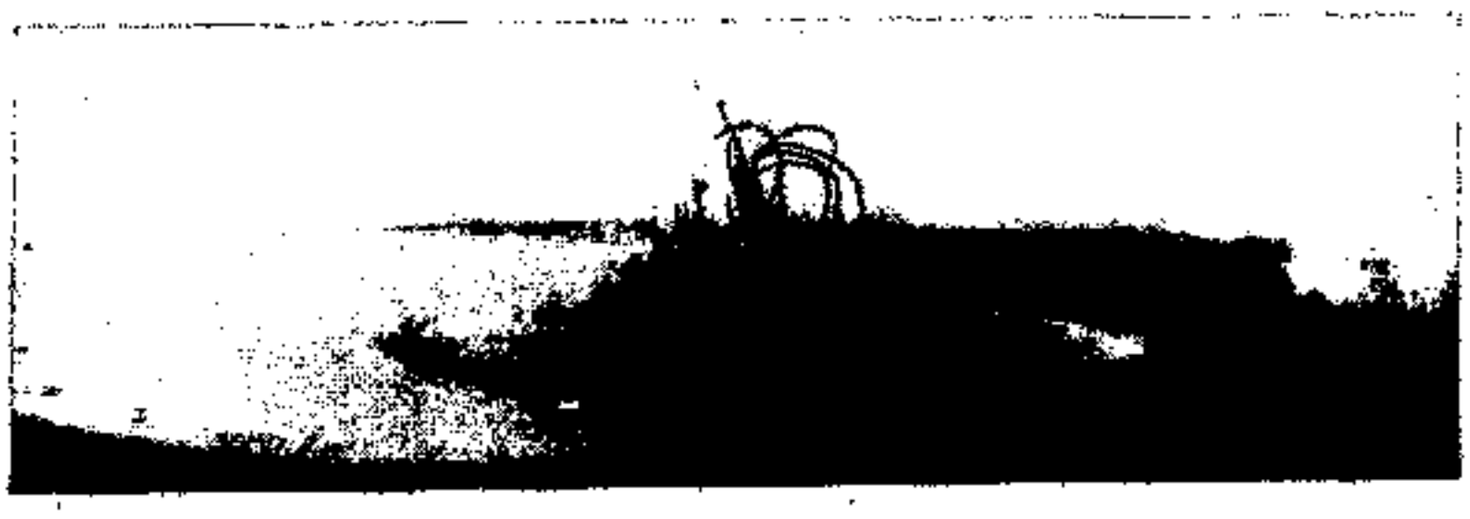


Fig. 2. Var. plicans IV, x, β 11 Tage alt.

Aus dem jungen Mycel entwickelte sich eine kleine, ziemlich stark über das Substrat hervorragende und mit weißem Hyphenfilz bedeckte Kultur, die erst nach etwa 8 Tagen die ersten noch kopflosen Träger erzeugt; diese sind häufig stark schraubig verkrümmt (Fig. 2). Die Wuchsgeschwindigkeit ist zwischen verschiedenen, denselben Sporangien entstammenden Mycelien sehr verschieden, aber meistens bedeutend geringer

als bei nitens. So sind die Mycelien auf Fig. 2, Fig. 3 und Fig. 5 gleichalterig. Schon bei jungen Kulturen fällt die durch den außerordentlich dichten Wuchs des Mycels verursachte Faltung des Agars auf, die bei dem

Fig. 3. Var. plicans IV, *x*, *α* 11 Tage alt.

normalen nitens-Mycel vollständig fehlt. Die Entstehung der Köpfe ist gegen die von nitens ebenfalls erheblich verzögert (Fig. 2, 3). Die Träger werden in periodisch wiederkehrenden, anfangs regelmäßigen, später

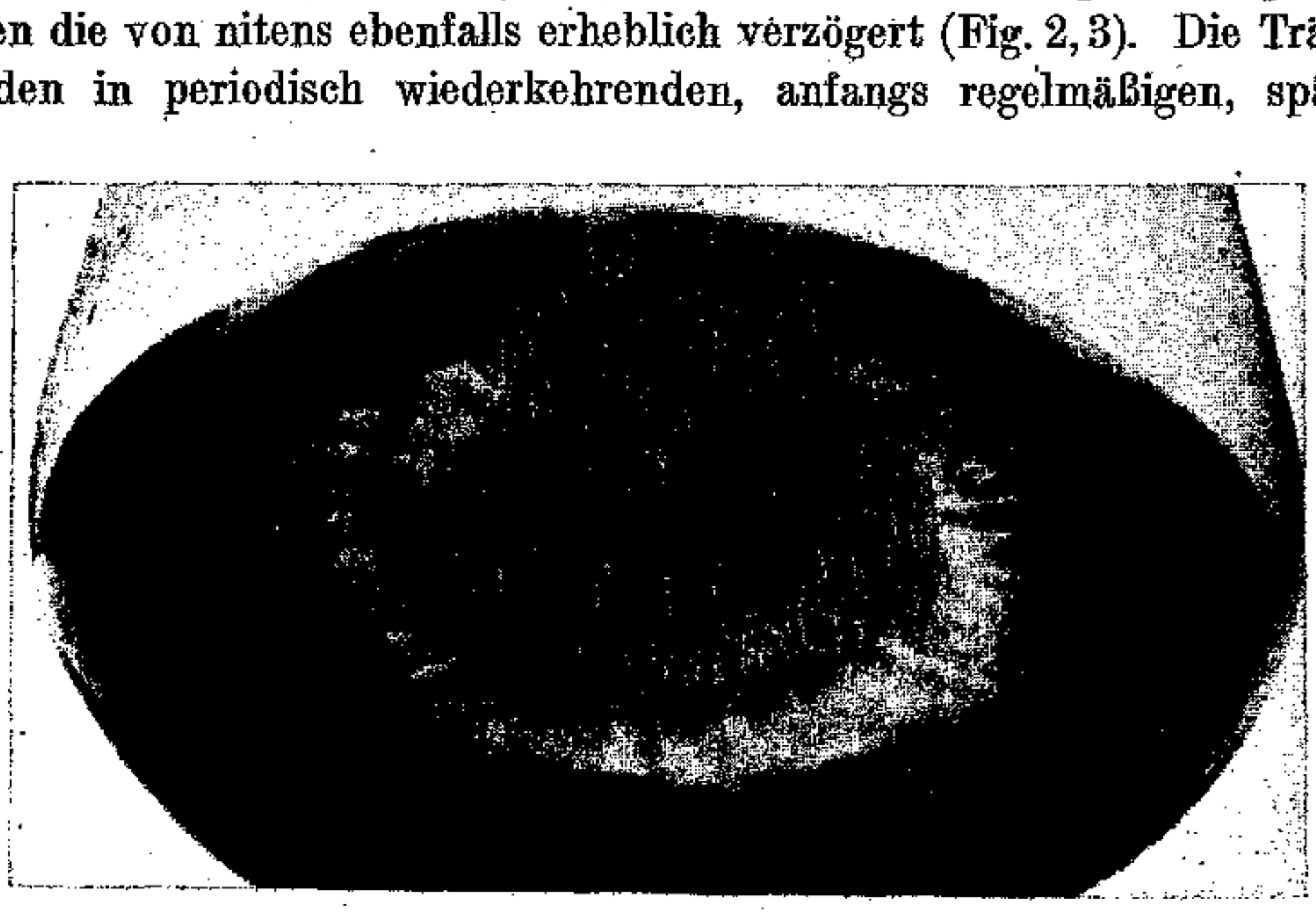


Fig. 4. Var. plicans III, *x*, 7 Tage alt.

unregelmäßigen Ringen erzeugt (Fig. 4). Die Sporangienträger besitzen eine mehr oder weniger ausgeprägte Anschwellung ein oder mehrere Millimeter unter dem Kopfe, die sich in ein dünnes Stielchen verschmälert,

auf welchem dieser aufsitzt (Fig. 6). Gewöhnlich entsteht nach der Ausbildung des Kopfes unter diesem ein neuer Träger, der unter seinem Sporangium den gleichen „Kropf" aufweist (Fig. 7).

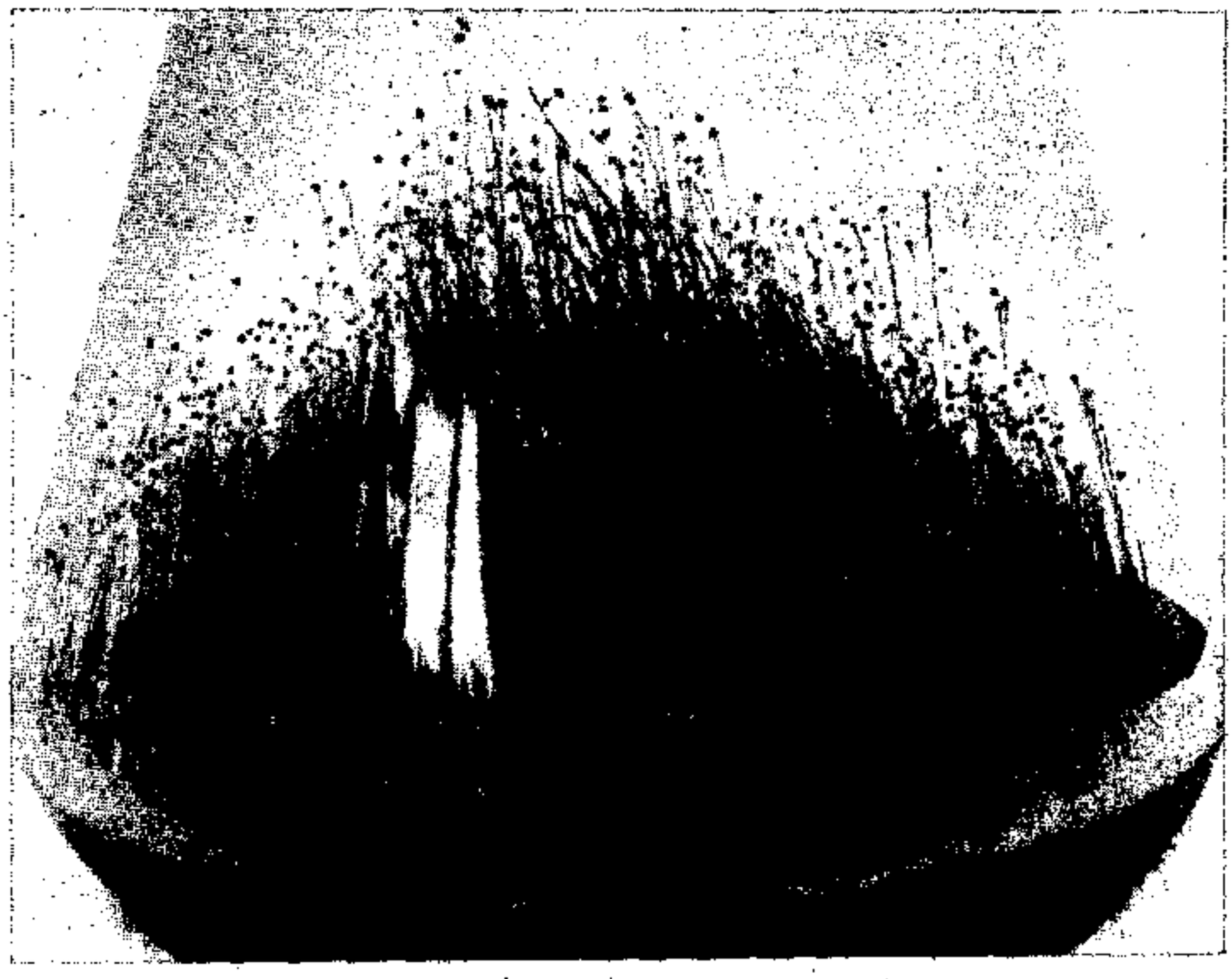


Fig. 5. Var. plicans III, *x*, 11 Tage alt.

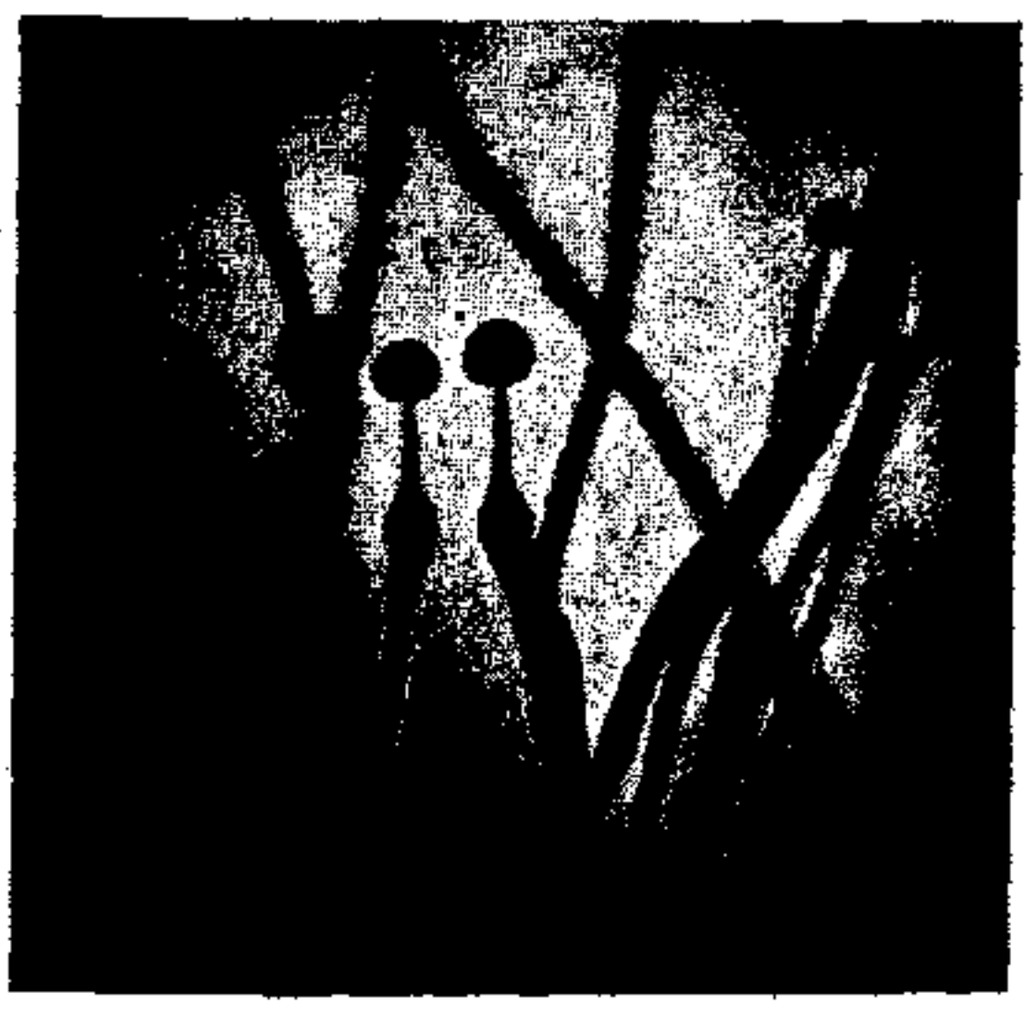


Fig. 6.

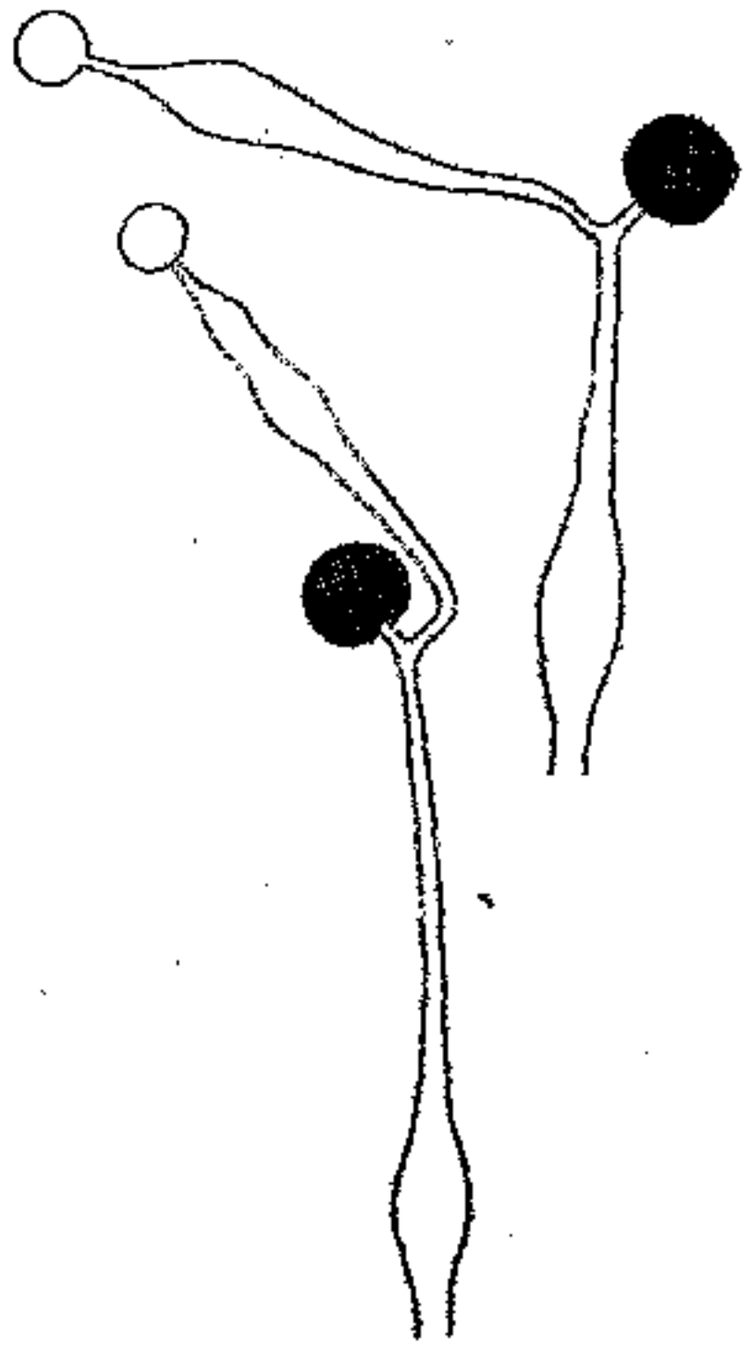


Fig. 7.

Fig. 6. Sporangienträger der Var. plicans.

Fig. 7. Sympodial verzweigt.

Die im Sporangium entstehenden Sporen sind vollkommen rund und gleichen den bei nitens in den Pseudophoroidsporangien[1]) gebildeten. Sie keimen bereits in mineralischer Nährlösung oder in Leitungswasser, worin sich nitens-Sporen nicht verändern.

Verfolgt man die Entwicklung eines aus einer Spore eines plicans-Sporangiums stammenden Mycelindividuums eine längere Zeit, indem man ihm etwa in einem Erlenmeyerkolben ein dauerndes Wachstum ermöglicht, so bemerkt man gegen Ende des Wachstums der Kultur bei den zuletzt gebildeten Sporangienträgern eine deutliche Abnahme des plicans-Typus und eine Annäherung an nitens. Die Träger werden länger und entbehren schließlich der charakteristischen Verdickungen (Fig. 5). Ehe das Wachstum der Kultur völlig eingestellt wird, kann sie einen nitens sehr weitgehend ähnelnden Habitus angenommen haben (Fig. 8). Diese Umformung tritt zuweilen schon nach etwa 10 Tagen auf (Fig. 5), sie erfolgt aber bei langsamer wachsenden Mycelien viel später; die Schnellig-

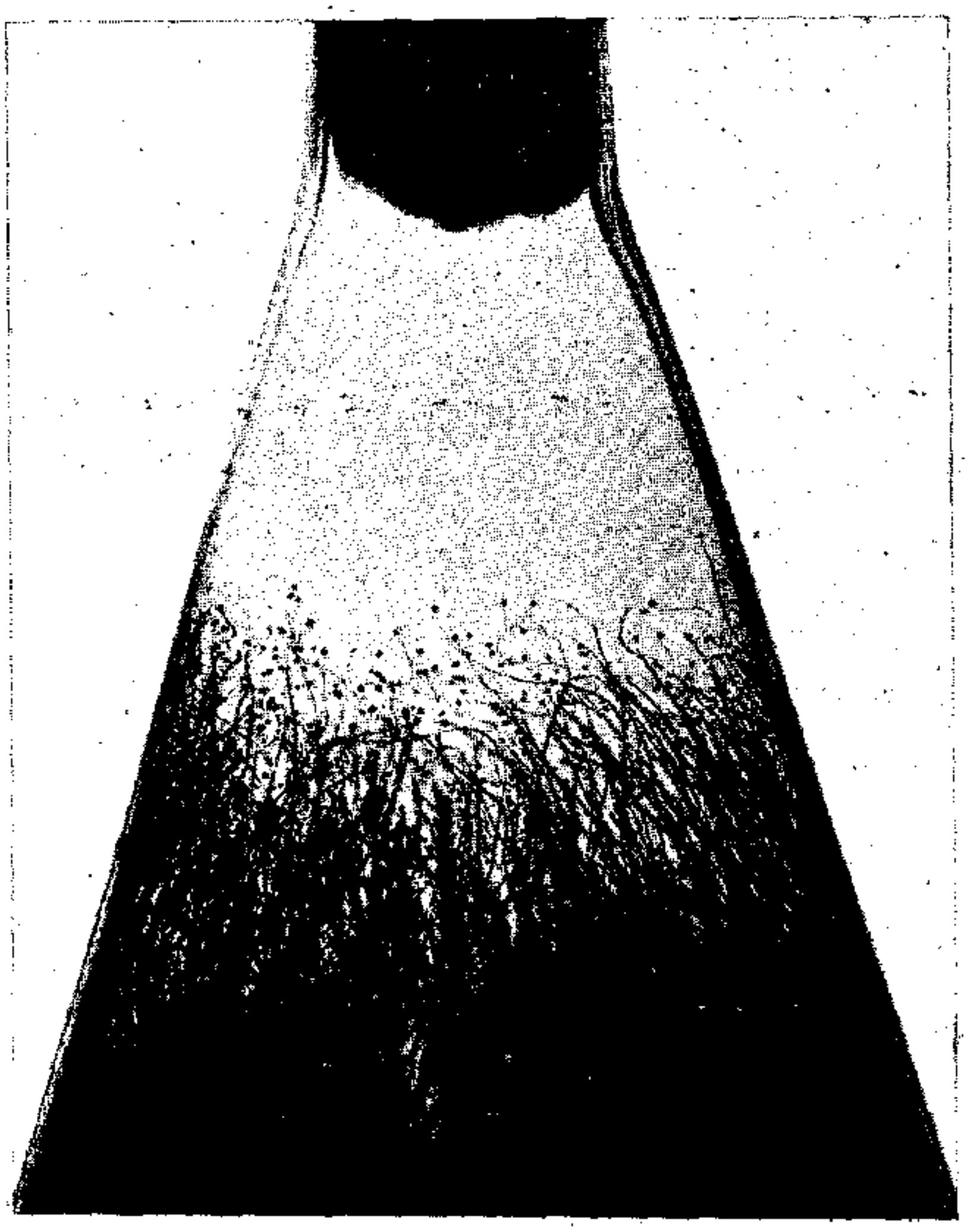


Fig. 8. Alte Plicans-Kultur in Erlenmeyer-Kolben.

1) So nenne ich die 200—500 μ langen, mit Köpfen von 50—100 μ Durchmesser versehenen Sporangien, die an alten Kulturen auf oder in der Nähe des Substrats vorkommen.

keit ihres Eintretens kann als der Wachstumsgeschwindigkeit der Variante direkt proportional bezeichnet werden.

Zuweilen zeigen sich analoge Erscheinungen, die durch ihr spontanes Auftreten noch mehr zu denken geben. So kommt es vor, daß an irgend einer Stelle einer typischen plicans-Kultur ein Bündel normaler *nitens*-Sporangien auftritt, das der Kultur ein besonders charakteristisches Bild verleiht (Tafel XV, Fig. 1).

Sowohl bei der normalen langsamen Umformung des plicans, wie im letzten Fall bei dem fast explosiven Auftreten von nitens kann man von einer Rückschlagserscheinung reden.

Deutlicher als am vegetativen Mycel zeigen sich solche bei der Sporenbildung. Sät man die Sporen eines charakteristischen plicans-Sporangiums aus, so erhält man nach der Isolierung einzelner Keimmycelien (die Isolierung der einzelnen Sporen ist technisch weniger bequem) eine Anzahl absoluter Reinkulturen, die nur zum Teil den plicans-Typus repräsentieren. Neben Übergangsformen treten reine nitens-Mycelien auf. Es hat also bei der Sporenbildung ein Rückschlag zur Stammform stattgefunden.

Sät man statt der des plicans-Sporangiums Sporen eines an einem plicans-Mycel entstandenen nitens-Sporangiums aus, so zeigen sich bei getrennter Kultur der Individuen eine relativ größere Zahl von nitens-Mycelien als Rückschläge, daneben aber noch Übergangsformen und reine plicantes.

Die Erklärung dieser Vorgänge liegt nahe, wenn man sie mit den cytologischen Verhältnissen bei der Sporenbildung in Beziehung setzt. Die im jungen Kopf des Sporangiums durch die Plasmazirkulation durcheinander gemischten Kerne des polyenergiden Mycels werden bei dem zwecks Entstehung der Sporen erfolgenden Zerfall des Protoplasmas in einzelne Portionen nach den Gesetzen des Zufalls auf die einzelnen Sporen verteilt. Machen wir jetzt die allerdings unbewiesene Annahme, daß die Eigenschaften des plicans-Typus in den Kernen fixiert sind, und zwar nicht in allen, sondern nur in einer gewissen Anzahl von ihnen, so können wir in demselben Mycel jetzt das Vorhandensein von plicans- neben nitens-Kernen voraussetzen. Wir haben unter Zuziehung einer zweiten Annahme, nämlich der, daß sich die nitens-Kerne rascher teilen und vermehren als die plicans-Kerne — entsprechend dem Wachstum der plicans- und der nitens-Form des Pilzes — eine Arbeitshypothese, die uns alle bisher geschilderten Verhältnisse verstehen läßt:

1. Allmählicher Rückschlag eines plicans-Mycels zu nitens. In der Spore sind überwiegend plicans-Kerne vorhanden. Die zunächst wenig zahlreichen nitens-Kerne vermehren sich während des Wachstums des Mycels rascher als sie. Es tritt ein Gleichgewichtszustand und endlich ein Überwiegen von nitens ein. Das Resultat ist die Ausbildung eines nitens-ähnlichen und endlich reinen nitens-Typus mit den entsprechenden Sporangien.

2. Spontanes Herausspalten der Stammform an einer Stelle der Kultur erklärt sich durch die Möglichkeit, daß in eine Seitenhyphe des Mycels überwiegend nitens-Kerne gelangen, deren Mischung mit den Kernen des übrigen Mycels aus irgendeinem Grunde erschwert sein könnte.

3. Auftreten von Rückschlagsformen unter den Sporen des Sporangiums der Variante, wird verständlich durch die zufällige Verteilung der Kerne auf die einzelnen 6-, 7-, 8-, 9- oder 10kernigen Sporen. Nitens-Übergangs- (plicans- & nitens-) und plicans-Sporen entstehen, je nachdem eine Kernsorte überwiegt oder der anderen das Gleichgewicht hält.

Theoretisch müßten dann auch Sporen auftreten, die mit nur einheitlichen plicans-Kernen eine konstante Variante darzustellen hätten. Es lag also nahe, eine Selektion der Sporen resp. Keimmycelien vorzunehmen und während einer Reihe von Sporengenerationen durchzuführen, zumal man annehmen konnte, daß bei selektionsloser Übertragung von jeweils ausgesäten Sporen die plicans-Form in Anbetracht der langsamen Vermehrung ihrer Kerne hätte verloren gehen können.

Um diese gleichkernige oder **homokaryotische** aus der ungleichkernigen oder **heterokaryotischen** Form abzuleiten, wurde folgendermaßen verfahren. Sporen eines plicans-Sporangiums wurden in sterilisierter mineralischer Nährlösung oder sterilisiertem Leitungswasser auf Bierwürzagar in Petrischalen ausgesät. Nach 2 Tagen (bei nitens nach einem Tage) wurde die Oberfläche des Agars unter dem binokularen Mikroskop durchmustert und die Keimmycelien miteinander verglichen. Typische, langsam wachsende plicans-Keimmycelien wurden in Röhren mit Bierwürzagar übertragen. In ähnlicher Weise wurde auch die Nachkommenschaft von nitens-Rückschlägen untersucht, nur daß hier natürlich eine Selektion beim Aussuchen der auszupikierenden Mycelien unterblieb.

Zur besseren Charakterisierung der Zwischenstufen zwischen nitens und plicans und einer noch über plicans hinausgehenden Form des plicans extremus seien hier die einzelnen, meist durch alle Übergänge verbundenen Formen in kurzer Diagnose angeführt.

1. nitens. Lange Sporangien ohne Anschwellung unter den Köpfen (Kröpfe), rascher Wuchs des Mycels.
2. cymonitens (erst von der vierten Generation an unterschieden). Wie nitens, aber mit mehr oder weniger regelmäßiger sympodialer Verzweigung der Sporangienträger. Köpfe sehr dick, Träger unter ihnen ohne Kropf, Wuchs langsamer, als bei nitens (entspricht etwa nitens & plicans der ersten Generationen).
3. plicans & nitens (resp. cymonitens). Sporangien teilweise mit plicans-Kropf und sympodial verzweigt, andere ohne Kropf, verzweigt oder unverzweigt. Wuchs langsamer als cymonitens.
4. plicans. Alle Sporangien der jungen Kultur mit Kröpfen, mehr oder weniger verzweigt. Wuchs sehr langsam.
5. plicans-extremus. Meist aus aberrativen Keimmycelien entstehend. Wuchs noch langsamer als bei plicans. Dichtes Mycelpolster mit Hemmungslinien des Wachstums. Träger meist ohne Köpfe, wenn solche vorhanden nur als Rückschlagsformen nach plicans oder cymonitens.
6. Aberrative Mycelien. („ab. Mycel"). Spore abnorm groß, kugelig oder normal. Mycel sehr stark verzweigt, erweist sich als nicht wachstumsfähig und stirbt wenige Tage nach der Keimung ab, ohne einen den Bruchteil eines Millimeters überschreitenden Durchmessers zu erreichen. Zuweilen wächst ein solches ab. Mycel zu einem Mycel von plicans-extremus oder zu einem plicans-Mycel aus. Eine besondere Form aberrativer Mycelien bilden die Blasenmycelien, an denen relativ große, sich nach der Anlage schwärzende Bläschen auftreten, die vielleicht den Mycelbläschen der Stammform homolog sind.

Zu den folgenden Kulturprotokollen, deren Anführung sich nicht umgehen läßt, ist folgendes zu bemerken. Die hinter dem Namen plic. (plicans) stehende römische Ziffer bezeichnet bei ihnen wie im Stammbaum die Sporengeneration; die hinter ihr stehende arabische Ziffer das betreffende abgeimpfte Sporangium, deren mehrere meist verschiedenen Kulturen und damit Individuen angehören. Die Betrachtung des Stammbaums dürfte das Verständnis der Zusammenhänge erleichtern.

Kulturprotokolle der Varietas plicans.

plic. 0. Am 22. XI. 1911 aus Cl. + als Spore isoliert.

plic. I, 1 aus plic.-Sporangium von plic. 0. Ausgesät Anfang Dezember; 15 junge Mycelien pikiert, davon 3 aus besonders dicken kugeligen

Sporen; die Beobachtung der ausgewachsenen Mycelien ergibt: 1 nitens, 9 plicans, 1 plic.-extremus & plicans, 1 plic. extremus & nitens, 3 plic.-extremus aus dicken Sporen; letztere bilden nur einige Sporangienträger ohne Köpfe; einer regeneriert, abgerissen, wieder plic.-extremus.

plic. II, 1: Sporen eines nitens-Sporangiums von nitens aus plic. I, 1, ausgesät am 11. XII. 11. Keimung regelmäßig, unter ca. 500 Stück nur 2 aberrierende Keimmycelien. 18. XII. Erste Beobachtung: 15 nitens, 1 nitens & plicans, 2 plicans. 22. XII. Zweite korrigierte Beobachtung: 5 nitens & plicans (einzelne Träger, sympodiale Verzweigung mit einzelnen unverdickten Ästen), 9 plicans & nitens (meist plic.-Sporangien, einzelne nitens-Sporangien, gelegentlich mit plic.-Ästen, hoher Wuchs), 4 plicans (alle Träger dick und tief gekröpft, Wuchs niedriger und sehr langsam). 8. I. 12. Dritte Beobachtung: Sporangienträger vertrocknet.

plic. II, 2: Sporen eines nitens-Sporangiums von plic.-extremus aus plic. I, 1, ausgesät am 11. XII. 11. Keimung etwas unregelmäßig. Keimmycelien am 13. XII. 0,5—1—1,5 mm Durchmesser. Keine aberrativen Mycelien. 18 Stück pikiert. 18. XII. Erste Beobachtung: 8 nitens (& plicans?), 9 plicans, zum Teil extremus. 22. XII. Zweite korrigierte Beobachtung. 5 nitens & plicans; 2 plicans & nitens, 2 plicans-extremus & nitens (mit je 1—2 normalen feinen nitens-Sporangien an langem Träger), 8 plicans-extremus. 8. I. 12. Sporangienträger in den Kulturen vertrocknet, ausgenommen einige des plicans extremus.

plic. II, 3: Sporen eines plicans-Sporangiums von plicans aus plic. I, 1, am 11. XII. 11 ausgesät. Keimung unregelmäßig. Zahlreiche ungewöhnlich große kugelige Sporen, die aberrative Mycelien liefern. 13. X. 11. 18 Mycelien pikiert. 18. XII. Erste Beobachtung: 1 plicans (nitens-ähnlich), 12 plicans, 5 plicans-extremus. 22. XII. Zweite korrigierte Beobachtung: 1 plicans & nitens, 10 plicans (teilweise mit besonders großen Köpfen), 7 plicans-extremus (ohne normale Sporangienträger). 8. I. 12. Träger in den Kulturen ausgetrocknet, nur bei plicans-extremus noch jüngere am Leben.

Die von plicans 0 abstammende Generation plic. I, 1 zeigt eine große Mannigfaltigkeit von den vorher beschriebenen Variationsstufen des plicans, wobei nicht immer die aufeinander folgenden Variationsstufen in demselben Individuum vertreten sein müssen, so kann aus plicans-extremus direkt ein nitens-Sporangium abspalten. An den Aus-

saaten von Sporen der nächsten Generation läßt sich indessen sehen, daß die Herkunft eines solchen nitens-Sporangiums doch einen Einfluß auf die in ihm entstandenen Sporen besitzt. So entstehen aus dem Sporangium des aus plic. 0 als Spore isolierten nitens-Mycels plic. I, 1 nur 4/18 reine plicans-Mycelien; aus dem aus plic.-extremus I, 1 aber 8/17 plicans-extremus. In beiden Fällen ist jedoch die Zahl der nitens-ähnlichen Formen größer als bei der in zweiter Generation aus einem plicans-Sporangium abgeimpften plic. II, 3-Aussaat, die auf 17 scheinbar reine plicans und plicans-extremus nur noch eine stark nitens-haltige Spore besaß.

Diese drei Serien der zweiten Generation wurden nicht weiter kultiviert, statt dessen wurde noch einmal bei plic. 0 begonnen mit der Absicht, durch fortgesetzte Auswahl reiner plicans-Sporangien einen womöglich konstanten plicans zu erzeugen, was nach den bisherigen Feststellungen möglich schien.

plic. I, 2: Sporen vieler plicans-Sporangien aus plic. 0. Aussaat 11. XII. 11. Keimung etwas unregelmäßig. Mycelien nach 30 Stunden 0,5—1—2 *mm* Durchmesser. Wenige aberrative Mycelien aus großen blasigen Sporen. 14. XII. unter etwa 80 Mycelien 10 raschwachsende nitens-Mycelien auf der Platte. 13. XII. 25 Mycelien pikiert. 18. XII. Erste Beobachtung: 2 nitens, 7 nitens & plicans, 12 plicans (& nitens?), 4 plicans-extremus. 21. XII. Zweite korrigierte Beobachtung: 2 nitens & plicans (Fig. 9, *1*), 7 plicans & nitens (Fig. 9, *2*), 12 plicans (Fig. 9, *3, 4*), 4 plicans-extremus (Fig. 9, *5—8*). 8. I. 12 Dritte Beobachtung: Träger vertrocknet, nur plicans-extremus noch mit jungen Trägern.

plic. II, 4: Sporen eines plicans-Sporangiums aus plic. I, 2. Aussaat am 19. XII. Am 20. XII. vorhanden überwiegend plicans-Mycelien (runde Sporen und starke allseitige Verzweigung der Keimmycelien). Normale (nitens-) Mycelien auch aus runden Sporen, aber von rascherem Wuchs und gewöhnlicher Form der Verzweigung. 21. XII. Extreme plicans-Keimmycelien mit Blasen lösen sich häufig in weniger extreme auf. Echte plicans-Mycelien haben 2—4 mm Durchmesser. 8. I. 12. Von 18 am 20. XII. 11 auspikierten Keimmycelien sind 15 gewachsen: 10 plicans & nitens, 5 plicans.

plic. III, 1: Sporen eines etwas eingetrockneten plicans-Sporangiums aus plic. II, 4. Am 11. I. 12 Aussaat. 12. I. Höchstens $^1/_{10}$ plicans-Keimmycelien, meist aberrative Mycelien mit degenerierenden Ästen. 12. I. 3 langsam wachsende Mycelien mit gesunden Ästen.

1 2 3 4 5 6 7 8

Fig. 9. Var. plicans I, 2; Individuen 1—8, Erklärung p. 273,

und 8 rascher wachsende Mycelien pikiert. 23. I. 12 1 nitens & plicans, 6 plicans & nitens, 3 plicans (1 in Erlenmeyer-Kolben, Fig. 4 u. 5, photographiert am 19. und 23. I. 12).

plic. IV, 1: Sporen eines plicans-Sporangiums von plic. III, 1. Aussaat am 18. I. 12. Am 19. I. Sporen gleichmäßig etwas oval, keimen zum Teil mit nitens-ähnlichen Mycelien, daneben kommen echte plicans-Mycelien und einige wenige aberrative vor. Nur plicans-Mycelien pikiert (18). 31. I. 1 plicans & nitens, aber mit besonders starker sympodialer Verzweigung und sehr dicken Köpfen. Für diese Form wird der Ausdruck cymonitens eingeführt. 17 plicans verschiedener Schnelligkeit des Wuchses. 7 davon hatten am 23. I. Träger mit Köpfen. Diese werden weiterhin (7. II.) immer mehr nitens-artig. Auch die echten plicans spalten einzelne cymonitens-Träger ab. Die typischen primären plicans-Sporangien enthalten unvollkommen ausgebildete Sporen, die in den luftfeuchteren Erlenmeyer-Kulturen in den Sporangien keimen und diese mit Hyphen umwachsen lassen. In den trockneren Röhrenkulturen verlieren diese Sporen ihre Keimfähigkeit (vgl. plic. V, 2), so daß die Nachkommenschaft von einem cymonitens-Sporangium (plic. V, 1) zur Weiterkultur der Variante verwandt werden muß.

Mit plic. IV, 1 befindet sich der Gang der Selektion an einem Wendepunkt. Von plic. 0 bis plic. IV, 1 ist immerhin eine, wenn auch schwache Steigerung des plic.-Charakters zu bemerken gewesen. Bei plic. IV, 1 scheint diese Steigerung am Ende zu sein. Die erzeugten plicans-Formen sind nicht mehr in genügendem Maße fortpflanzungsfähig. Die reine konstante plicans-Form scheint nicht für sich selbst existenzfähig, sondern nur mit nitens gemischt sich durch Sporen fortpflanzen zu können. Da eine Weiterkultur durch Mycelübertragung unfehlbar zu nitens führt, muß jetzt von der weniger weitgehenden plicans & nitens-Mischform „cymonitens“ abgeimpft werden.

plic. V, 1: Sporen eines cymonitens-Sporangiums aus plic. IV, 1, ausgesät am 31. I. Am 1. II. Mycelien auf der Platte überwiegend aberrativ. 7. II. aus 19 normalen langsamen Mycelien erhalten: 9 cymonitens, 2 plicans & cymonitens, 8 plicans; aus 9 aberrativen: 1 cymonitens, 6 plicans; 2 nicht gewachsen.

plic. VI, 1: Am 12. II. Sporen eines plicans-Sporangiums aus plic. V, 1 ausgesät. 15. II. 3 Stück in Erlenmeyer pikiert. 25. II. 12. Typische plicans mit am Rande der Kultur abspaltendem cymonitens.

plic. VII, 1: Am 1. III. Aussaat von Sporen eines plicans-Sporangiums von plic. VI,1 (relativ alte Erlenmeyer-Kultur!). 2. III. ca. 1000 Mycelien auf der Platte, davon ca. 20% aberrativ. 9 Stück pikiert. 5. III. Fast nur nitens-Sporangien auf der Platte, wenig plicans. 15. III. in den Röhren erhalten: 6 cymonitens, 3 plicans & cymonitens.

plic. VIII, 1: Am 18. III. Aussaat eines dicken cymonitens-Sporangiums aus plic. VII, 1. Am 20. III. 8 Stück pikiert. Keimung der Sporen war unregelmäßig. Viele extrem aberrative und steckenbleibende Mycelien; viele scheinbar charakteristische plicans-Mycelien; wenige nitens-ähnliche; alle verlangsamten Wuchses. 23. III. Fast ausschließlich cymonitens auf Aussaatschale. 2. IV. In den Röhren 8 Stück fast reine nitens, nur etwas stärker gekräuselt und mit etwas dickeren Köpfen.

plic. IX, 1: Am 11. IV. Aussaat der Sporen eines cymonitens-Sporangiums aus plic. VIII, 1. Am 13. III. Keimung unregelmäßig, etwa die Hälfte aberrative Mycelien. Nur aberrative Mycelien mit „durchwachsenden" Ästen auspikiert. Resultat am 18. IV.: 1 cymonitens, 4 plicans & cymonitens, 3 plicans.

Bei den Generationen V u. VI scheint sich der plicans-Charakter noch zu erhalten. Bei VII wird er bedeutend schwächer, bei VIII scheint die Variante bereits verloren, da nur fast reine nitens aus den pikierten Mycelien hervorgehen. Bei IX gelingt es, aus weitgehend aberrativen Mycelien, die an einer Seite auswachsen (durchwachsende Mycelien) wieder plicans zu erhalten.

Wegen einer Ende April und Anfang Mai unternommenen Reise konnte die Selektion nicht weitergeführt werden. Die nach der Rückkunft 49 Tage alten Kulturen ergaben nur noch reine nitens-Mycelien. Der plicans-Charakter trat nicht einmal mehr in der cymonitens-Form auf. Die bei den Aussaaten noch hin und wieder beobachteten aberrativen Mycelien sind reine Blasenmycelien, die nicht auswachsen; die übrigen nitens-Keimmycelien ergeben in mehreren weiteren Generationen

plic. X (20. V.) bis **plic. XII** (6. VI.) nur reine nitens mit normalen länglich-ovalen Sporen.

Die Hoffnung, die Var. plicans aus Zygoten mit dem Cl. — Mycel zu erhalten, erwies sich als trügerisch. Plicans kopulierte mit Cl. — nur in einzelnen Fällen und lieferte einige wenige Zygoten. Von diesen wurde nach halbjähriger Ruhe eine einzige zur Keimung gebracht. 28. VI. 12. Die Sporen eines normalen nitens-Keimsporangiums lieferten alle dünne, wenig verzweigte Mycelien, welche, ohne Träger oder gar Köpfe zu be-

kommen; zugrunde gingen. Eine Ähnlichkeit mit der verlorenen Varietas plicans wiesen sie nicht auf.

Stammbaum der Var. plicans.

plic. 0 aus Cl + als Spore isoliert (22. XI, 11) ..... { plic. I, 1 / plic. I, 2 / plic. I, 3

plic. I, 1 (Anfang Dezbr.) plicans-Sporangium) { 1 nit. ..... plic. II, 1 / 9 plic. ..... plic. II, 3 / 1 plic.-extr. & plic. / 1 plic.-extr. & nit. ..... plic. II, 2 / 3 plic.-extr. (aus dicken Sporen)

(Sporangientr. regeneriert, plic.-extr.

plic. II, 1 (11. XII) (nitens-Sporangium) ..... { 5 nitr. & plic. / 9 plic. & nit. / 4 plic.

plic. II, 2 (12. XII.) (nitens-Sporangium) ..... { 5 nit. & plic. / 2 plic. & nit. / 2 plic.-extr. & nit. / 8 plic.-extr.

plic. II, 3 (12. XII.) (plic.-Sporangium) ..... { 1 plic. & nit. / 10 plic. / 7 plic.-extr.

plic. I, 2 (11. XII.) (plic.-Sporangium) ..... { 2 nit. & plic. (Fig. 9, *1*) / 7 plic. & nit. (Fig. 9, *2*) / 12 plic. ..... plic. II, 4 (Fig. 9, *3*, *4*) / 4 plic.-extr. (Fig. 9, *5*—*8*)

plic. I, 3 (11. XII.) (plic.-Sporangium) ..... 1 Spore in Erlenmeyer-Kolben phot. 19. XII.

plic. II, 4 (19. XII.) (plic.-Sporangium) ..... { 10 plic. & nit. / 5 plic. ..... plic. III, 1

plic. III, 1 (11. I. 12) (plic.-Sporangium) ..... { 1 nit. & plic. / 6 plic. & nit. / 3 plic. ..... plic. IV, 1

plic. IV, 1 (19. I.) (plic.-Sporangium) ..... { 1 cymonit. ..... plic. V, 1 / 17 plic. ..... plic. V, 2

plic. V, 1 (31. I.) (cymonit.-Sporang.) { Normale Keimmycelien. { 9 cymonit. / 2 plic. & nit. / 8 plic. ..... plic. VI, 1 ; Aberrative Mycelien.... { 2 nicht gewachsen / 1 cymonit. / 6 plic.

plic. V, 2 (31. I.) (plic.-Sporangium) ..... Sporen keimen nicht

plic. VI, 1 (12. II.) (plic.-Sporangium) ..... 3 plic. ..... plic. VII, 1

plic. VII, 1 (1. III.) (plic.-Sporangium).....	6 cymonit. 3 plic. & cymonit... plic. VIII, 1
plic. VIII, 1 (18. III.) (cymonit.-Sporangium)...	8 cymonit. & nit..... plic. IX, 1
plic. IX, 1 (11. IV.) (cymonit.-Sporangium).....	1 cymonit. 4 plic. & nit. 3 plic. ..... plic. X, 1
plic. X bis plic. XII (20. V.—6. VI.).....	alles nitens.

IV. Varietas piloboloides. (Taf. XV, Fig. 2.)

Allgemeines.

Unter einer größeren Zahl von abweichenden Keimmycelien der Claußenschen +-Kultur, die einzeln in Röhren auspikiert waren, entstand aus einem Mycel eine Variante, die den Namen piloboloides erhielt. Die Wichtigkeit, die diese Form im Laufe meiner Arbeit erhielt, macht eine besonders eingehende Beschreibung nötig. Als Typus sei hier die hochselektionierte, aber noch nicht ganz rückschlagsfreie (also noch heterokaryotische) Form beschrieben, die bereits nach wenigen Generationen bestimmt gerichteter Selektion entstand und von der homokaryotischen, die später aus der auf geschlechtlichem Wege erhaltenen Nachkommenschaft hervorging, nicht im wesentlichen abweicht.

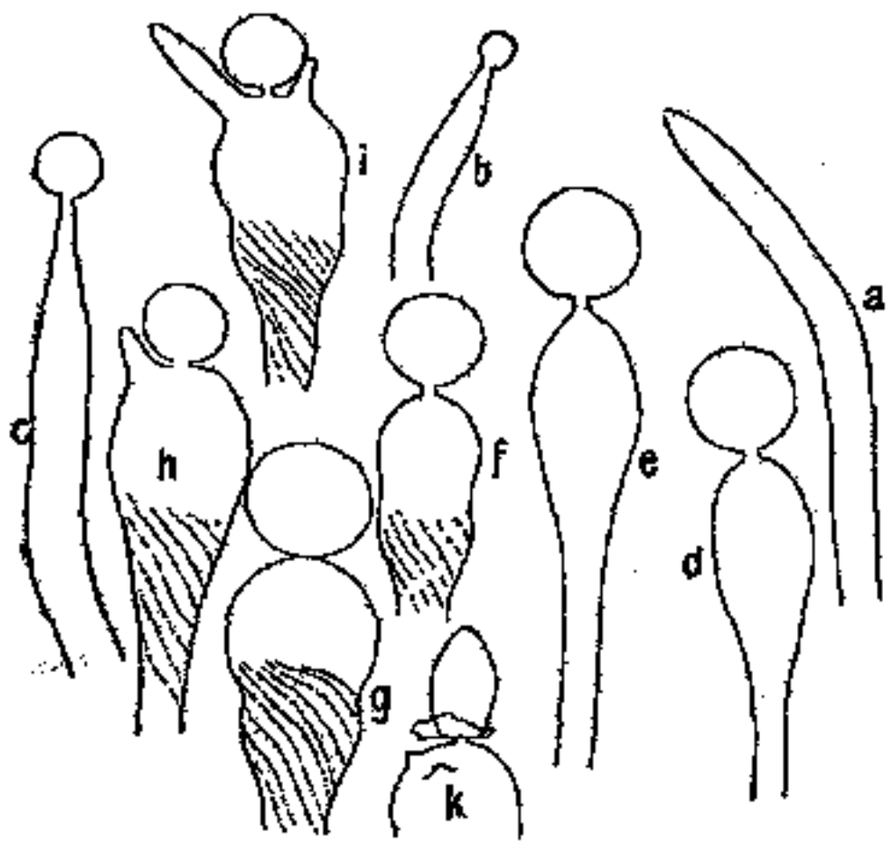


Fig. 10. Entwicklung der piloboloides-Träger, Erklärung p. 279. *a* Träger vor der Sporangienbildung; *b*, *c* Träger mit jungen Sporangien; *d*, *e* Träger mit Kröpfen kurz nach der Ausbildung; *f* Träger mit älterem in der Mitte eingeschnürtem Kropf; *g* Sporangium ohne Stiel auf dem Kropf aufsitzend; *h*, *i* Beginn der sympodialen Verzweigung des Träger; *k* Columella.

Die Sporen des piloboloides sind normal gestaltet und verhalten sich physiologisch bei der Keimung wie die von nitens. Die aus ihnen entstehenden Keimmycelien lassen sich von denen des nitens manchmal habituell unterscheiden, doch gestatten die Unterschiede, die in der etwas schwächeren Verzweigung und in dem etwas größeren Durchmesser der Hyphen des piloboloides bestehen, nicht immer eine sichere Diagnose.

Die Wuchsgeschwindigkeit war bei der eben isolierten Variante etwas geringer, als bei dem + Mycel der Ausgangskultur. Im Laufe der Kultur steigerte sie sich. Bei piloboloides XXI ist sie um ein unbedeutendes größer als die von Cl +.

Die Sporangienbildung der Var. piloboloides weicht nach zwei Richtungen von nitens ab, in der Form und in der Entstehungsfolge der Träger.

Während bei nitens nach dem in der Nacht erfolgten Ausreifen der Sporen im Kopfe des Sporangiums gegen Morgen eine längere Zeit anhaltende, auf intercalarem Wachstum beruhende Streckung des Sporangienhalses eintritt, setzt diese bei piloboloides aus, ein analoger Vorgang tritt an ihre Stelle: Es entsteht unter einer Dehnung der Membran eine blasige Anschwellung unter dem Sporangium, auf der der Kopf auf einem Stielchen, seltener auch direkt aufsitzt (Taf. XIV, Fig. 2; Fig. 10).

Während dieser Dehnung erleidet der blasig werdende Teil des Trägers eine Torsion von links nach rechts, die an den in ihm spiralig ausgespannten Plasmafäden sichtbar wird (Fig. 10).

Eine Streckung des Halses unterbleibt normalerweise vollkommen[1]). Mit der Bildung des „Kropfes" ist das Wachstum des Trägers aber noch nicht abgeschlossen, besonders wenn er relativ frühzeitig durch intensive Belichtung zur Fruktifikation gezwungen wurde. Meist entstehen am oberen Teil des Kropfes neben dem Sporangium (Fig. 10) 1—4 junge Träger, die, an ihm vorbei wachsend, gewöhnlich in kürzerem Abstand Köpfe ausbilden und ihrerseits eine dritte Serie von Sympodialästen erzeugen können (Taf. XIV, Fig. 3; Fig. 11). Jeder dieser Äste hat unter seinem Sporangium einen Kropf, der aber meistens etwas weniger regelmäßig ausfällt wie der des Hauptsporangiums.

Fig. 11. Piloboloides-Träger, cymös verzweigt, stärker vergrößert.

In der Zahl der Sympodialäste, ihrer Länge und der Art ihrer Bekropfung treten sowohl bei dem primären Pilobolus unter verschiedenen äußeren Bedingungen, als auch bei verschiedenen später zu beschreibenden, aus der Zygote stammenden piloboloides-Rassen unter gleichen Bedingungen Unterschiede auf.

Bei früh fruktifizierenden Trägern kann der Druck während der Dehnung des Kropfes so stark werden, daß dieser auf einer Seite platzt

1) Piloboloides verhält sich hier zu nitens wie Pilobolus zu Pilaira und Mucor (vgl. Brefeld, Schimmelpilze, IV, pag. 67). Von einer Torsion ist indessen bei Pilobolus nichts bekannt.

und der Kopf einseitig am Träger herunterhängt. Ein Abschleudern des Kopfes oder von Stücken der Sporenmasse konnte nie beobachtet werden. Hierzu müßte der Riß in horizontaler Richtung um den ganzen Hals herum erfolgen. Es handelt sien also wohl bei diesem Prozeß um einen rein pathologischen.

Die Sukzession der Sporangien ist nitens gegenüber eine stark modifizierte. Impft man, wie es zu vergleichenden Kulturen am günstigsten ist, auf den in der Röhre horizontal erstarrten Agar ein Mycelindividuum, so daß ihm nur eine kreisförmige Oberfläche von 17—18 mm Durchmesser zur Verfügung steht, so bedeckt sie sich in den ersten 3 Tagen mit einer zuerst lockeren, später dichten Myceldecke. Am Ende des 3. und am 4. Tage erfolgt die Trägerbildung; es entsteht eine Trägerserie, die, wenn man den unteren Teil der Röhre verdunkelt, gerade aufwärts wächst, ohne Köpfe auszubilden. Auf die tägliche, wenn auch schwache Beleuchtung von oben reagieren die Träger, besonders solange sie kurz sind, durch periodische Verkrümmungen ihrer Spitzen, die den Tageszuwachs an den Trägern leicht erkennen lassen. Die Ausbildung der Köpfe ist nitens gegenüber stark, häufig um viele Tage verzögert. Sie tritt als Reaktion auf die tägliche Beleuchtung erst ein, wenn die Spitzen der wachsenden Träger in größere Nähe des Randes des die Kulturen unten bedeckenden schwarzen Papieres und damit in größeren Lichtgenuß kommen, was erst 8—14 Tage nach der Aussaat der Fall sein kann. Gewöhnlich zeigen sich nachmittags die ersten Kopfanlagen, meist an einem kleineren Teil der Träger. Am folgenden Tage sind sie geschwärzt und bekropft. Die Hauptmasse der Träger bildet dann Köpfe, die um eine Tageslänge höher zu stehen kommen. Ein dritter Teil kann seine Köpfe am 3. Tage noch um eine Etage höher schieben.

Der Hauptwuchs der Kultur ist damit beendet. Nur wachsen noch einzelne neue Träger von unten auf, die den „Nachzüglern“ bei nitens entsprechen und die an immer höherer Stelle zur Fruktifikation kommen. Die große Trägerserie des piloboloides muß im Vergleich zu nitens als die zweite bezeichnet werden, da sie dieser in der Zeit der ersten Entstehung am Ende des 3. Tages entspricht. Das ist um so naheliegender, als auch bei nitens die erste Trägerserie bei Kulturen mit Durchmessern unter 40 mm häufig ausbleibt und auch bei piloboloides in seltenen Fällen einzelne, meist sehr frühzeitig fruktifizierende und kurz bleibende Träger erster Ordnung vorkommen.

Regelmäßig erscheinen sie bei dichten Sporenaussaaten auf der Platte (Fig. 12).

Die Hauptunterschiede bei der Träger- und Kopfbildung beider Formen am Licht liegen also, um es noch einmal kurz zusammenzufassen, darin, daß nitens mindestens zwei Trägerserien erzeugt, die nacheinander an aufeinander folgenden Tagen zur Fruktifikation kommen, piloboloides nur eine einzige, der zweiten des nitens entsprechende, deren Träger viel später fraktioniert, an verschiedenen Tagen Köpfe ausbilden, so daß man hier von Kopfserien[1]) sprechen kann. Kompliziert wird das Verhalten des piloboloides noch durch die Entstehung der Sympodialäste der Köpfe der einzelnen Serien, die gewöhnlich erst mehrere Tage nach dem Hauptkopf fruktifizieren.

Was das Verhalten des piloboloides im Dunkeln betrifft, so soll es hier nur ziemlich summarisch geschildert werden, handelt es sich doch noch um den zwar hochselektionierten, aber immer noch heterokaryotischen piloboloides, der nicht so entschieden auf die Verdunkelung reagiert wie die homokaryotische Form. Die Folgen des Wuchses im Dunkeln bei nitens sind schon besprochen. Bei piloboloides tritt nun die Vermehrung der Träger, ihre Verdünnung und ihr Etiolement in viel höherem Grade auf; die Variante kommt erst sehr spät zur Fruktifikation und erzeugt winzig kleine, an Mucor mucedo erinnernde, aber mit schwachen Kröpfen versehene Köpfe. Fig. 13 zeigt piloboloides + und nitens Cl. +, hell und dunkel kultiviert[2]).

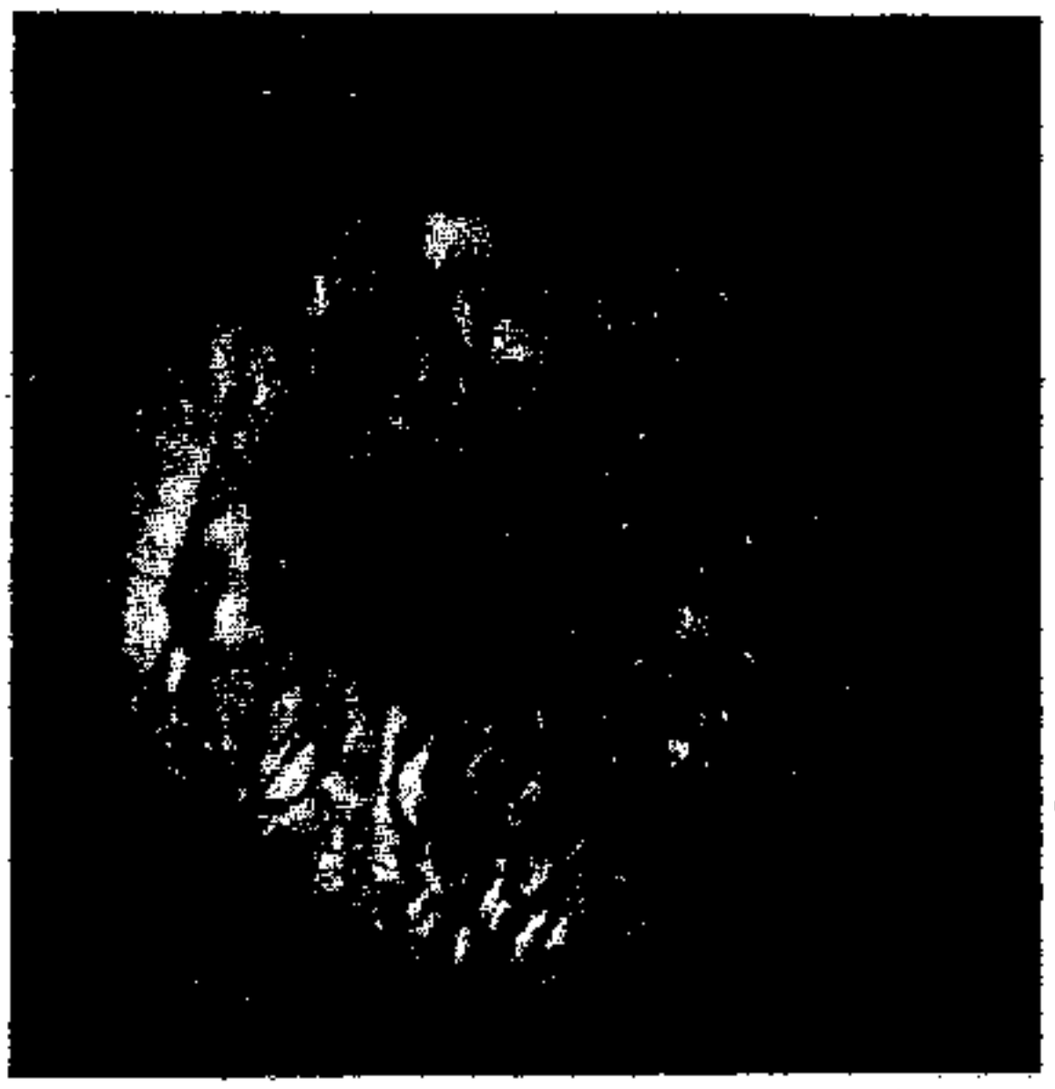


Fig. 12. Bild einer dichten Plattenaussaat von piloboloides mit der ersten Trägerserie und in der Mitte eingeschnürten Kröpfen.

Die Erscheinung der Heterokaryose ist bei piloboloides wie bei plicans vorhanden. Es macht aber keine Schwierigkeiten, den piloboloides in Kultur zu halten, da ein gänzliches Aufgehen eines Mycels in nitens

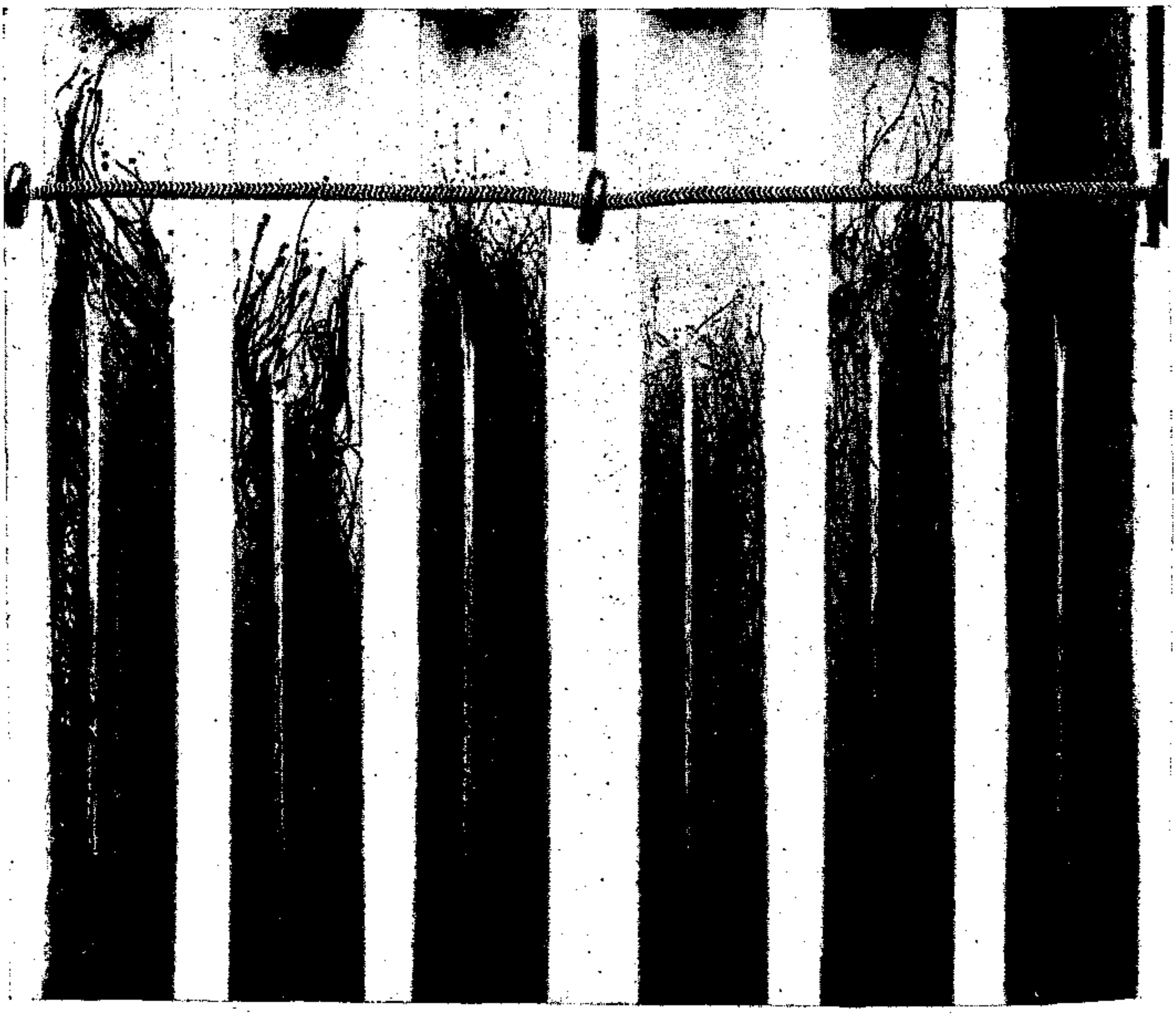
---

1) Auch bei nitens können an Trägern, die aber hier der zweiten Serie nachfolgen, Kopfserien an verschiedenen Tagen in verschiedener Höhe auftreten (vgl. pag. 262).

2) Die Aufnahme ist eine der ersten und nicht besonders günstig. Die Kulturen sind so weit am Licht nicht regelmäßig von oben beleuchtet und wiederholt gedreht worden, woraus sich der unregelmäßige Wuchs erklärt.

nie vorkommt. Fig. 14 und Taf. XVI stellen eine Kulturserie unreinen piloboloides dar, deren Mycelindividuen in den einzelnen Röhren Nachkommen eines piloboloides-Sporangiums sind (pil.' IX, 1).

Die Mycelien sind - entsprechend ihrem nitens-Gehalt verteilt, links scheinbar reiner piloboloides, rechts scheinbar reiner nitens.



a *a* *b* *b* *c* *d*

Fig. 13. Var. piloboloides: *a*, *a* Individuen am Licht; *b*, *b* Individuen dunkel; *c* nitens am Licht; *d* nitens im Dunkeln.

Die Kulturen a und b spalten keine nitens-Sporangien mehr ab. Die Kopfbildung beginnt gerade. Ihr verhältnismäßig frühes Auftreten dürfte durch die in dem Mycel noch enthaltenen nitens-Kerne veranlaßt sein. Kultur c enthält ein Individuum von höherem Wuchs, 2 Tage

später herausgespaltene nitens-Träger. Die Mycelien d und e erzeugen schon am 6. Tage nitens- neben piloboloides-Trägern. f ist rein nitens, bei Fig. 14 ist die zweite Trägerserie schon gestreckt (die erste, die aus wenigen Trägern besteht, nicht mehr erkennbar), die dritte kurz, aber schon mit Köpfen. Bei Taf. XVI ist auch die dritte gestreckt.

Bei den nitens & piloboloides- und den piloboloides & nitens-Individuen kommen intermediäre Sporangien vor (Taf. XVI *c*), die trotz einer deutlichen Streckung nach der Kopfanlage einen merklichen, aber verlängerten Kropf aufweisen, jedoch sind diese verlängerten Kröpfe niemals geschwärzt. Sympodialäste von pilo-

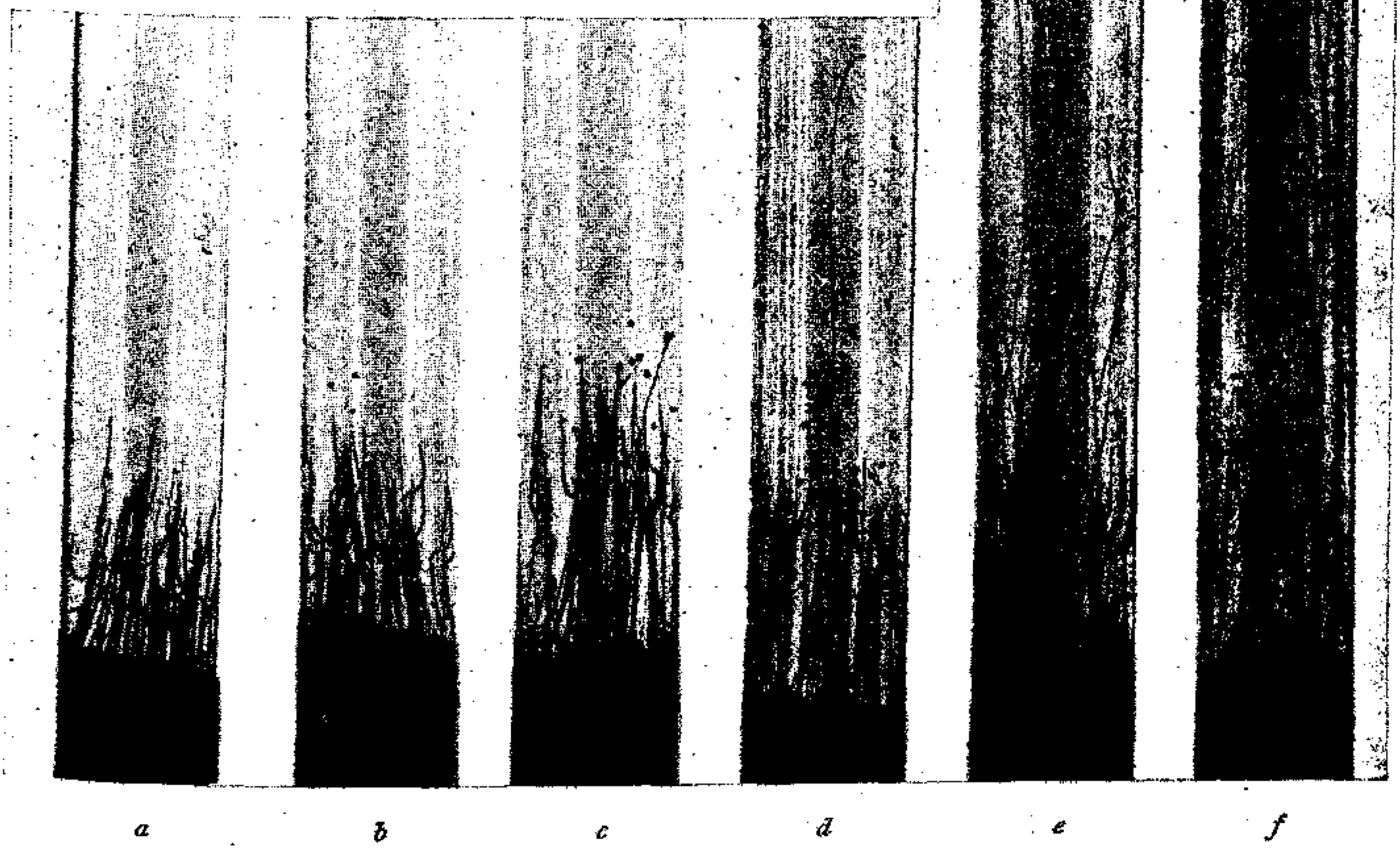


Fig. 14. Var. piloboloides' IX, *x* Heterocaryotische Individuen in verschiedenen Graden der piloboloides-Mischung mit nitens. Erklärung p. 282, 283; 6 Tage alt.

boloides-Trägern können als nitens-Träger auswachsen. Der nitens-Charakter der gemischten Individuen (Zahl der nitens-Kerne) nimmt, wenigstens scheinbar mit dem Alter der Kultur zu, jedoch nur in so geringem Grade, daß die Anwendung der bei plicans gegebenen Erklärung der rascheren Teilung der nitens-Kerne hier bei piloboloides gewagt wäre.

Während der später zu beschreibenden Selektionsversuche, die durch Abimpfen typischer piloboloides- resp. nitens-Sporangien während 34 absoluter Reinkulturgenerationen vorgenommen wurden, sind eine Reihe von Modifikationen der Variante aufgetreten, denen einige Zeilen gewidmet werden müssen.

Es kommen vor:

1. Dünne Mycelien, d. h. Sporen, die nach Ausbildung eines kurzen Keimschlauches absterben oder, wenn sie auswachsen, scheinbar reine nitens-Mycelien ergeben.

Fig. 15. Var. piloboloides IV, 3: „piloboloides - nanus", Mycelien von langsamem plicans-ähnlichem Wachstum. Kulturen mit erster Trägerserie (etwa 10—12 mm lang) und reifen Sporangien, dazwischen die nicht fruktifizierenden Träger der zweiten Serie und Sympodialäste der Träger der ersten.

2. Nitens-Mycelien, deren Nachkommen wieder einen gewissen Prozentsatz piloboloides oder Mischmycelien ergeben.

3. Nitens & piloboloides- und

4. piloboloides- & nitens-Mycelien, je nach dem Überwiegen der einen oder anderen Form: also piloboloides mit überwiegend piloboloides-Sporangien und einigen nitens-Köpfen und nitens - Individuen mit wenigen piloboloides-Köpfen.

5. Piloboloides-Mycelien, scheinbar reine Formen ohne nitens-Sporangien auch in alter Kultur, die durch die unter ihren Nachkommen auftretenden nitensähnlichen Individuen als unrein erkannt werden können. Ihre Charaktere sind bereits geschildert bis auf einen, der als Reaktion auf die Wasserabnahme im Nährboden einzutreten pflegt: die elongaten Kröpfe. Sie entstehen meist an den letzten Trägern der Kultur; wie bei den Trägerverzweigungen kommt es hier meist nicht mehr zur Ausbildung eines regelmäßigen Kropfes. Das Wachstum hört nach der Reife der Sporen nicht völlig auf, sondern wird interkalar und ruft unregelmäßig aufgeblähte, langgezogene Kröpfe hervor, die zum Unterschied von ähnlichen nitens-piloboloides-Mischkröpfen (pag. 283) immer stark schwarz pigmentiert erscheinen.

Bei später zu besprechenden Untervarietäten des reinen piloboloides wird uns diese elongate Kropfform weiter beschäftigen. Sie stellt keinen

nitens-Übergang dar, sondern ihre Sporangien enthalten Sporen von dem der ganzen Kultur entsprechenden Reinheitsgrad im Gehalt von piloboloides-Kernen.

6. Piloboloides-nanus-Mycelien (Fig. 15) werden zuweilen aus abweichenden Keimmycelien erhalten. Sie stellen nanistische Hemmungsformen dar, die in ihrem Sporangien keine normalen Sporen erzeugen, und entsprechen bei plicans den plicans-extremus.

7. Aberrative und Blasenmycelien (Fig. 16) erinnern stark an die Bildungen, die Pilzsporen auf saurem Substrat erzeugen[1]), sind aber hier von dem Stand der Alkaleszenz des Substrates unabhängig. Nach Ausbildung der auf Fig. 16 sichtbaren Blasen bleiben die Mycelien vollkommen stationär; nur schwärzt sich meistens der Inhalt der Blasen, die dann eine äußerliche Ähnlichkeit mit kleinen Azygosporen haben. Eine Keimung dieser Gebilde unter Entstehung normaler Mycelien konnte nie erzielt werden.

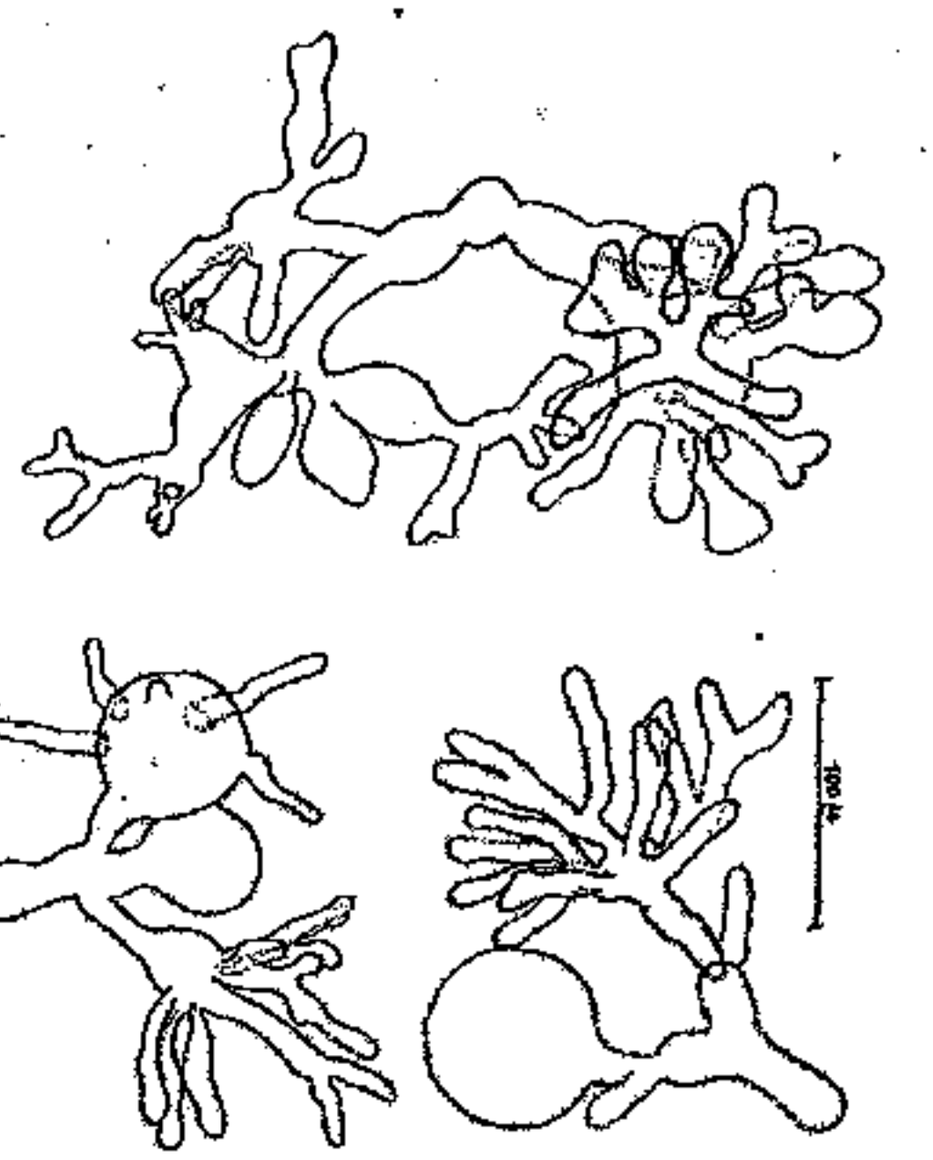


Fig. 16. Blasenmycelien des piloboloides.

Die Deszendenz dieser sieben Formen auseinanderwird ausfolgendem von Text und Stammbaum begleiteten Protokoll hervorgehen:

Protokolle zu piloboloides.

pil. 0: Aus Cl + als Spore isoliert Anfang Dez. 1911.

pil. I, 1: Anfang Dez. 1911 erzeugen 3 Sporen einer Aussaat 2 piloboloides, 1 piloboloides & nitens.

pil. I, 2: Sporen eines pil.-Sporangiums am 11. XII. ausgesäet. Am 12. XII. Keimung nicht ganz gleichmäßig, Durchmesser der jungen Mycelien nach 28 Stunden 1,5—2 *mm*. 18 Mycelien auspikiert, darunter 2 aberrative. 14. XII. Ziemlich zahlreiche nitens-Sporangienträger auf der Platte. 18. XII. Die auspikierten Mycelien ergeben: 2 nitens, 4 nitens & pil., 2 pil. & nitens, alle mit zahlreichen Sporangien, 8 pil. und 1 aberratives Mycel noch ohne Sporangien, das zweite nicht gewachsen. 21. XII. Köpfe bei piloboloides gebildet. 8. I. 12 Sporangienträger vertrocknet.

---

1) Vgl. Ritter, Jahrb. f. wiss. Bot., 1913, Bd. LII.

pil. II, 1: 11. XII. Sporen eines nitens-Kopfes von pil. & nitens-Individuum aus pil. I, 1 ausgesät. 12. XII. Keimung sehr regelmäßig, keine aberrativen Mycelien. Mycelien nach 28 Stunden mit 2—3 mm Durchmesser. 17 Mycelien auspikiert. 18. XII. 6 nitens, 2 nitens & pil., 4 pil. & nitens mit Sporangien, 5 pil. noch ohne Sporangien. 21. XII. pil. mit Sporangien. 8. I. 12. Träger bis auf die letzten von piloboloides vertrocknet.

pil. II, 2: Am 11. XII. Sporen eines pil.-Sporangiums von pil. & nitens-Individuum aus pil. I, 1 ausgesäet. 12. XII. Keimung gleichmäßiger wie pil. I, 2. Mycelien nach 28 Stunden mit 2—3 mm Durchmesser. 14. XII. Ziemlich zahlreiche nitens-Träger auf der Platte. 18. XII. Von 16. auspikierten Mycelien sind: 1 nitens & pil., 4 pil. & nitens, mit Sporangien, 1 pil. mit einzelnen Sporangien, 10 pil. ohne Sporangien. 21. I. 12. Sporangien bei pil. gebildet. 8. I. Träger vertrocknet.

pil. II, 3: Am 19. XII. Sporen eines pil.-Sporangiums von pil.-Individuum Nr. 1 aus pil. I, 1. Am 20. XII. Keimung sehr unregelmäßig. Etwa die Hälfte aller Sporen gibt Blasenmycelien mit teilweise platzenden Blasen. 8. I. 12. 13 auspikierte Mycelien ergaben: 5 nitens & pil., 3 pil. & nitens, 5 pil.

pil. II, 4: Am 19. XII. Aussaat von Sporen eines pil.-Sporangiums von pil.-Individuum Nr. 2 aus pil. I, 1. Keimung unregelmäßig, zahlreiche Blasenmycelien. 21. XII. gezeichnet (Fig. 16). pil.-Mycelien haben in 43 Stunden 5—8 mm Durchmesser. 31. XII. 20 auspikierte Mycelien ergeben: 2 pil. & nitens, 18 pil. (darunter zwei Kulturen mit besonders dicken Köpfen und wenig verzweigten Trägern. Eine nach der Richtung dieser Eigenschaften durch mehrere Generationen fortgeführte Selektion hatte keinen Erfolg.

In einer Kultur aus pil. I, 1 (pil. & nitens) entstand auf eine nicht näher beobachtete Weise (wohl durch irgend eine mechanische Beeinflussung der wachsenden Spitze des Trägers, wie sie gelegentlich die Reibung an der Wand der Kulturröhre mit sich bringt) eine Dichotomie. Ein Ast lieferte ein piloboloides-, der andere ein langes nitens-Sporangium. Die Deszendenz der beiden Sporangien pil. II, 1 (nitens) und pil. II, 2 (piloboloides) entspricht der Form der Mutterspor angien. pil. II, 1 besteht hauptsächlich aus nitens und nitens-ähnlichen, pil. II, 2 vorwiegend aus piloboloides und pil.-ähnlichen Mycelien (vgl. auch Stammbaum). Eine Abimpfung der Originalkultur pil. 0 (pil. I, 2) ist ungefähr intermediär. Abimpfungen scheinbar reiner piloboloides-Mycelien aus pil. I, 1 (pil. II, 3 und pil. II, 4) ergeben einen ungleich

höheren Prozentsatz scheinbar reiner piloboloides. Die aus diesen Verhältnissen abzuleitende Regel läßt sich folgendermaßen formulieren: Ein heterokaryotisches, aus Stammform und Variante zusammengesetztes Mycel erzeugt Sporangien, deren Form durch die in ihnen jeweils überwiegende Kernart bestimmt wird. Auf die Deszendenz kann bis zu einem gewissen Grade aus der Form der Sporangiums geschlossen werden, wenn der Gesamtcharakter des Muttermycels berücksichtigt wird.

So ist es nicht einerlei, ob ein abgeimpftes nitens-Sporangium aus einer nitens- & pil.-Kultur oder aus einer pil. & nitens-Kultur stammt. Im ersteren Fall wird die Deszendenz mehr nach nitens, im letzteren mehr nach piloboloides fallen.

Diese Feststellungen an den Generationen pil. 0 bis pil. II, 4 ließen eine Selektion zum absoluten piloboloides, d. h. einem nur pil.-Kerne enthaltenden, homokaryotischen Mycel möglich erscheinen. Es wurde daher in der Folge immer von charakteristischen pil.-Sporangien abgeimpft. Die Sporen ergaben in fast jedem Falle die scheinbar reine Variante. Zur Kritik des Selektionsgrades mußten daher die einige Hunderte bis Tausende von Mycelien enthaltende Aussaatplatte, resp. die auf ihr entstehenden Sporangien dienen. Daß die Schätzung der Sporangienzahl auf der Platte ungefähr der der Mycelien entspricht, geht daraus hervor, daß die einzelnen Mycelien bei genügend dichter Aussaat nur je ein primäres Sporangium erzeugen. Nitens ist dabei durch seine frühzeitige Sporangienbildung begünstigt und auch wegen der die pil.-Sporangien weit überragenden Träger nicht zu übersehen.

pil. III, 1: Am 8. I. Aussaat von Sporen eines besonders großen Sporangiums von pil. II,4. Am 9. I. Keimung regelmäßiger, wie bei pil. II,4. Blasenmycelien seltener. Am 12. I. Aussaatplatte mit Sporangien. Einige Mycelien mit nitens-Trägern. Von den am 9. I. pikierten 32 Mycelien wird die eine Hälfte im diffusen Tageslicht, die andere dunkel kultiviert.

Am Licht:	Dunkel:
12. I. Einzelne primäre Träger mit Köpfen.	Bei einigen Kulturen einzelne primäre Träger mit Köpfen.
14./15. I. Erste Kopfserie der sekundären Träger.	Nur einzelne Köpfe.

Am Licht:	Dunkel:
16. I. Zweite Kopfserie an den dicken wenig zahlreichen Trägern.	An sehr zahlreichen langen und dünnen Trägern wenige Köpfe. 1 Mycel noch ohne solche.
23. I. Endresultat: Zahlreiche sehr dicke, meist nicht verzweigte, stark pigmentierte Träger, meist mit dicken Köpfen. 18 pil. (Fig. 13 *a*).	Sehr zahlreiche, sehr dünne und stark verzweigte, schwach pigmentierte Träger mit sehr kleinen Köpfen. 15 pil. (Fig. 13 *b*).

23. I. Um das Resultat einer Mycelabimpfung zu prüfen, werden die am Licht gewachsenen 18 pil.-Mycelien durch ausgestochene Mycelstücke in neue Röhren übertragen. Dabei keimen auch zahlreiche mit übertragene Sporen, so daß sich um die ausgestochenen Stücke der Muttermycelien ein feiner Filz von Sporangien bildet. Das Resultat ist ein fast allgemeiner Rückschlag zu nitens-ähnlicher Form:

Am 9. II.: 18 pil. & nitens und 2 piloboloides-Kulturen.

pil. III, 2: Am 9. 1. Aussaat eines (kleinen) pil.-Sporangiums von pil. II, 3, verläuft genau wie pil. III, 1 (und erzeugt eben so große Sporangien wie diese Generation). Resultat: 32 piloboloides.

pil. IV, Vorkultur: Sporangien aus 5 Mycelien von pil. III, 1 abgeimpft und ausgesät. Mycelien: a, b, d, e, f.

25. I. b und f wenig, e sehr wenig, a, d viel aberrative Mycelien.

26. I. Sporangien gebildet.

a) 9 nitens-, viele Tausend pil.-Sporangien auf der Platte.
b) Einige 100 nitens, viele Tausend pil.-Sporangien.
d) Etwa 100 nitens, viele Tausend pil.-Sporangien.
e) Einige 1000 nitens, mehrere 1000 pil.-Sporangien.
f) 6 nitens-, 1000—2000 pil.-Sporangien.

pil. IV, 1 (a): Am 26. I. Aussaat der Sporen eines pil.-Sporangiums aus pil. III, 1a. Am 27. I. Wenig aberrative Mycelien. Am 29. I. Auf dichter Plattenaussaat sehr wenig nitens-Träger. Am 7. II. 9 piloboloides aus 9 auspikierten Mycelien.

pil. IV, 1 (f): Am 26. I. Aussaat von Sporen eines pil.-Sporangiums aus pil. III, 1, Mycel f. Am 27. I. ca. 1400 Mycelien auf der Platte, davon etwa 20 % aberrative. Am 30. I. 1 normales nitens-, 2 Übergangssporangien, sonst nur pil.-Sporangien. Am 27. I. 9 normale und

9 aberrative Mycelien auspikiert. Normale Mycelien ergeben 9 pil. Aberrative (3 nicht auswachsend, Blasenmycelien), 2 pil., 4 piloboloides-nanus (Fig. 15).

pil. IV, 3: Aussaat von Sporen eines pil.-Sporangiums von pil. III, 1. 20. I. 4 Sporen in Erlenmeyer-Kolben pikiert: 4 piloboloides (Taf. XV, Fig. 2).

pil. V, 1: Am 16. II. Aussaat eines pil.-Sporangiums aus pil. IV, 2. Eine vorher ausgeführte Sporenstrichkultur hatte sehr wenig nitens-Sporangien ergeben. Am 17. II. ca. 4500 Mycelien auf der Platte, davon 70—80% aberrativ. Am 20. II. Nur wenige nitens-Träger an besonders dichter Stelle der Aussaat. 9 Mycelien auspikiert, ergeben 9 piloboloides.

pil. V, 2: Am 16. II. Sporen eines pil.-Sporangiums aus pil. IV, 2 (b) (Strichkulturen von pil. IV, 2 b hatte fast keine nitens-Sporangien). Am 17. II. ca. 6500 Mycelien auf der Platte. Keimung regelmäßig, nur etwa 5% averrative. Am 20. II. Kulturschale ganz ohne echte nitens-Träger; nur mit wenigen nitens-ähnlichen Trägern mit am Grunde verdicktem Schaft (elongate Form?); 9 piloboloides pikiert.

Folgt ein Versuch der Selektion nach nitens:

pil. VI, 1: Am 26. II. Aussaat der von Sporen von 25 Stück solcher oben-erwähnter nitens-ähnlicher Sporangien auf eine Schale. Resultat: ca. 1400 echte pil.-Träger und 29 echte nitens-Träger.

pil. VI, 2: Am 26. II. Sporen eines Sporangiums von pil. V, 2 (a) gemischt mit Sporen von St.— ausgesät. 2. III. Zygoten gebildet.

pil. VI, 3: Aussaat am 1. III. von Sporen eines Sporangiums von pil. V, 2 (b). 6. III. pil.-Träger auf der Platte. Keine nitens- oder nitens-ähnlichen Träger mehr; 6 piloboloides auspikiert.

pil. VII, 1: Aussaat am 18. III. von Sporen eines Sporangiums von pil. VI, 3. Relativ regelmäßige Keimung, wenig aberrative Mycelien. Keine nitens-Träger auf der Platte, nur wenig nitens-ähnliche an dichter Stelle der Aussaat; 6 pil. pikiert.

Während der Generationen pil. III bis pil. VII ist die Selektion von piloboloides mit Erfolg fortgeführt worden. Die Methode, die ausgepikierten Mycelien durch Strichkulturen ihrer Sporen vor der definitiven Abimpfung auf die Reinheit ihrer Deszendenz zu prüfen, hat sich bewährt. Trotzdem ist die Selektion zum absoluten piloboloides noch nicht gelungen. Die Generationen pil. V, 2 und pil. VI, 1 zeigen deutlich, daß die Selektion nach der umgekehrten Richtung, nach nitens, sofort Erfolg

hat. Wenn bei pil. VI, 3, unter 600 Trägern, keine nitens-ähnlichen mehr auftreten, so liegt das nur an der relativ geringen Zahl der auf der Platte vorhandenen Mycelien.

Die Abimpfung der aberrativen Mycelien, deren Prozentsatz unter den einzelnen Saaten stark schwankt, ergab in einigen Fällen, wo sie auswuchsen, den piloboloides-nanus, den man als eine der Var. plicans-extremus ähnliche Hemmungsform betrachten kann. Ihre Kultur wurde nicht fortgesetzt, weil die Sporangien keine keimfähigen Sporen enthielten. Daß piloboloides-nanus vielleicht die gesuchte homokaryotische piloboloides-Form darstellen könnte, ist aus später zu erörternden Gründen sehr unwahrscheinlich. Vielmehr scheinen neben gesunden auch degenerierte piloboloides-Kerne vorzukommen, die durch die in dieser Richtung zufällige Auswahl der Sporangien in größerer oder kleinerer Zahl auftreten können. Von der möglichen Qualität der echten Blasenmycelien wird später zu sprechen sein.

In der Folge wurde der Versuch weiterer Selektion des piloboloides mangels einer Unterscheidungsmöglichkeit der mehr oder weniger nitens-freien Formen (reine nitens-Sporangien traten nicht mehr auf und nitens-ähnliche sind kaum von elongaten pil.-Sporangien zu unterscheiden) aufgegeben und die Variante in der bisherigen Form durch Abimpfen und Aussäen je eines Sporangiums und Auspikieren von je 6 Keimmycelien weiter erhalten.

pil. VIII, 1 (11. IV.) bis **pil. XIII, 1** (? VI. 12) vgl. Stammbaum.

Pil. VIII bis pil. XIII ergeben nichts Neues. Neben pil.-Mycelien entstehen $^1/_8$—$^1/_5$ aberrative, die aber von nun an nie mehr auswachsen, sondern stets Blasenmycelien ergeben. An dichten Stellen der Aussaaten treten zuweilen einige nitens-ähnliche Träger auf. pil. IX, 1 mußte, weil sich an der eingetrockneten Kultur kein einzelnes Sporangium mehr abimpfen ließ, einmal durch Mycel übertragen werden.

pil. XIV, 1 (24. VI.) bis **pil. XVII, 1** (26. XI. 12) vgl. Stammbaum.

Die Periode pil. XIV bis pil. XVII ist charakterisiert durch das in drei Reihen beobachtete Anwachsen des nitens-Charakters, resp. der Vermehrung der nitens-Kerne, die dadurch zum Ausdruck kommt, daß bei pil. XV, 1 und pil. XVII, 1 wieder richtige Mischmycelien unter den wenigen auspikierten auftreten. Von einer ausführlichen Angabe der Protokolle konnte abgesehen werden, da nichts prinzipiell Neues be-

obachtet wurde. Die wesentlichen Angaben sind dem Stammbaum beigegeben. Auffallend ist die hohe Zahl der bei den Aussaaten vorgefundenen Blasenmycelien, die bei pil. XVI, 1 auf ¾ der Gesamtzahl stieg. Die Deszendenz von pil. XVI, 1, pil. XVII, 1 produziert nichtsdestoweniger Mischmycelien. Es zeigt sich hier, wie auch anderen Orts, daß die Zahl der auftretenden Blasenmycelien der Selektionshöhe des piloboloides nicht jeweils proportional ist.

pil. XVII, 1 (26. XI. 12) bis **pil. XXVII, 2** (14. II. 14) vgl. Stammbaum.

Nachdem die Kultur pil. XVI, 1 etwa 3 Monate nach einmaliger Mycelabimpfung (20. VIII. 12) geruht hatte, wurde mit pil. VII, 1 ein neuer Selektionsversuch begonnen. Von pil. XVII, 1 wurden zum erstenmal trockene Sporen vieler Sporangien ausgesät, wodurch eine Reinigung der Rasse eintrat. Die Zahl der Blasenmycelien sank bei pil. XVIII,1 auf ca. $^1/_5$ der Gesamtmenge der keimenden Sporen.

Bei pil. XXI bis pil. XXVI traten wieder einmal keine nitens-Mycelien mehr auf. Diese Generationen wurden fast immer von trockenen Sporen abgeimpft, ausgesät und auspikiert, aber anderer dringender Arbeiten wegen nicht mehr protokolliert und nur auf den Röhren selbst mit fortlaufenden Generationszahlen versehen. Mit den ihnen folgenden Generationen wurden wieder einige Versuche angestellt, so mit pil. XXV, 1 (13. V. 13), bei dem festgestellt wird, daß die Mycelien auf dem gewöhnlichen nicht neutralisierten Bierwürzagar etwas stärker verzweigt erscheinen als auf genau neutralisiertem. Auf die Blasenmycelien hat aber der geringe Unterschied in der Alkaleszenz keinen Einfluß. Bei pil. XXVII, 1 (aus frischem Sporangium einer Mycelabimpfung von pil. XXVI) (14. II. 14) treten an dichter Stelle der Aussaat einige nitens-Sporangien auf. Blasenmycelien etwa 10%; 5 auspikierte Mycelien sind piloboloides. Von pil. XXVII, 2 (aus zweitem frischen Sporangium einer Mycelabimpfung von pil. XXVI) (14. II. 14) finden sich keine Blasenmycelien, dafür hat die Aussaatplatte etwa 20% nitens-Träger und 7 auspikierte Individuen ergeben (23. II.), 1 nitens & pil., 1 pil. & nitens, 5 piloboloides[1]).

1) Eine zweite Selektionsreihe nach piloboloides begann ich am 27. VII. 12. In 10 Generationen konnte keine etwa der pil. XXII in ihrer Reinheit nahekommende Form erzielt werden. In zwei Serien wurde dabei der Versuch gemacht, einerseits immer von normalen pil.-Sporangien, andererseits von elongaten Endsporangien der Mycelindividuen abzuimpfen. Die Nachkommenschaft der zwei Reihen blieb sich aber gleich. Elongate Endsporangien und normale pil.-Sporangien sind also in ihrer

Erfahrungen mit heterokaryotischen Mycelien der 1. Zygotengeneration veranlaßten mich, die bisher nach Analogie mit plicans angenommene Reinheit der im Anfang der Selektion herausgespaltenen nitens-Mycelien in Zweifel zu ziehen und, mit pil. XXVIII beginnend, durch fortlaufendes Abimpfen der nitens-Sporangien eine Selektion nach nitens, also in umgekehrter Richtung, zu versuchen.

pil. XXVIII, 1, 2, 3: aus pil. XXVII, 2 (nitens-Sporangien). Am 8. III. 1914 ausgesäet, am 9. pikiert; am 15. vorhanden.:

1. 6 pil.
2. 7 pil.
3. 3 pil., 1 pil. & nit., 2. nit. & pil.

pil. XXIX, 1, 2: aus pil. XXVIII, 3 (nitens-Sporangien). Am 22. III. ausgesät; am 23. pikiert. Am 24. bei regelmäßiger Keimung auf der Platte 1:$^1/_8$—$^1/_{10}$ der Mycelien auffallend dünn, wenig verzweigt. Am 29. etwa die Hälfte nitens-Sporangien. Platte 2: etwa $^1/_{20}$ der Mycelien dünn und wenig verzweigt. Am 29. etwa die Hälfte nitens-Sporangien. Am 30. sind an auspikierten Mycelien vorhanden:

1. 10 pil., 3 pil. & nit., 2 nit. & pil., 1 nitens.
2. 5 pil., 7 pil. & nit., 9 nit. & pil.

pil. XXX, 1: aus pil. XXIX, 1 (nitens-Sporangium des nitens-Individuums). Ausgesät am 30. III. Mycelien auf der Platte nicht klassifizierbar, weil (in zu feuchter Aussaat?) direkt ins Substrat wachsend. Am 12. IV. vorhanden: 3 pil. & nit., 2 nit. & pil. (je 1 pil.-Sporangium), 1 nitens.

pil. XXXI, 1, 2, 3: aus pil. XXX, 1 (nitens-Sporangien der nitens-Kultur). Ausgesät am 12, IV, pikiert am 13.

1. Dicke und dünne Mycelien auf der Platte schwer unterscheidbar, wahllos auspikiert. Am 24. IV: 2 pil. & nit., 1 nit. & pil., 6 nitens.
2. Überwiegend dünne Mycelien auf der Platte von dicken beim Auspikieren unterschieden. Am 24. vorhanden: 6 dicke Keimmycelien: 3 pil. & nit., 3 nitens. 11 dünne Keimmycelien: 1 pil. & nit., 2. nit. & pil., 8 nitens. Summa: 4 pil. & nit., 2 nit. & pil., 11 nitens.

Deszendenz identisch. Die Beobachtung wird später bei den reinen piloboloides bestätigt werden.

Aus der Nachkommenschaft eines Sporangiums des unreinen pil.' IX, 1 : pil.' X, 2 wurden eine Anzahl Individuen photographiert (19. II. 13 und 21. II. 13), um das Auseinanderspalten von nitens und pil. zu illustrieren (Fig. 14; Taf. XVI). Die Kulturen sind bereits besprochen (vgl. pag. 282, 283).

3. Dicke und dünne Mycelien schwer unterscheidbar ohne Wahl auspikiert: am 24.: 2 pil. & nit., 3 nit. & pil., 3 nitens.

pil. XXXII, 1, 2: aus pil. XXXI, 2. Am 24. IV. ausgesät, am 25. pikiert.

1. Mycelien sehr scharf unterschieden: dicke stark verzweigt, dünne schwach. Daneben zahlreiche dünne Mycelien nach Entwicklung eines kurzen Keimschlauches absterbend. Zählung: 50 dicke, 105 intermediäre und dünne, nicht gerechnet die abortiven.

   Am 3. V. vorhanden:

   Dicke Mycelien: 3 pil. & nit., 2 nit. & pil., 1 nitens.

   Dünne Mycelien: 1 nit. & pil., 7 nitens.

2. Keimung regelmäßig, wenig abortive Mycelien. Alle stark verzweigt, dicke und dünne schwer unterscheidbar, deshalb wahllos pikiert. Am 3. V. vorhanden: 4 nit. & pil., 9 nitens.

pil. XXXIII, 1, 2, 3, 4: aus pil. XXXII, 1. Am 3. V. ausgesät, am 4. pikiert.

1. Dicke und dünne Mycelien gut unterscheidbar, auf 12 dicke 50 dünne und etwa ebensoviel stecken bleibend. Auspikiert:

   Dicke Mycelien: 1 pil. & nit., 2 nit. & pil., 1 nitens.

   Dünne Mycelien: 1 nit. & pil., 7 nitens, 2 nicht gewachsen.

   Summa: 1 pil. & nit., 3 nit. & pil., 8 nitens, 2 nicht gewachsen.

2. Auf 50 dicke 34 dünne, nicht pikiert.
3. Auf 34 dicke 50 dünne, nicht pikiert.
4. Dicke und dünne schwer unterscheidbar, nicht pikiert. 2, 3, 4 mit zahlreichen steckenbleibenden Mycelien.

pil. XXXIV, 1, 2: aus pil. XXXIII, 1. Am 25. V. ausgesät, am 26. pikiert.

1. Dicke und dünne Mycelien schwer unterscheidbar. 6 nit. & pil., 6 nitens.
2. Dicke und dünne Mycelien schwer unterscheidbar. 2 pil. & nit., 7 nit. & pil., 9 nitens.

Die im vorhergehenden geschilderte Selektion nach nitens verläuft also ganz ähnlich, wie die nach piloboloides; allerdings gelingt es nur, die nitens-Form im Einzelindividuum scheinbar rein zu erhalten. Auf Aussaatplatten sind die nitens-Sporangien immer wieder mit einer relativ großen Anzahl von pil.-Sporangien gemischt. Eine Schätzung der Aussaatplatten auf ihren piloboloides-Gehalt ist wegen des besseren Wachstums der pil.-Mycelien und ihres Überwiegens den „dünnen" nitens-Mycelien gegenüber wertlos. Es muß das Resultat abgewartet werden,

das sich aus den Zahlen der auspikierten Einzelindividuen ergibt. Zwischen einzelnen scheinbar reinen nitens-Individuen ist eine Selektion nur in der Weise möglich, daß man von ihnen Aussaaten herstellt (Sporenstrichkulturen sind aus denselben Gründen, wie die Aussaatplatten mit Sporangien nicht unterscheidbar), an denen es manchmal möglich ist, das Verhältnis der „dünnen" Mycelien zu den „dicken" festzustellen. Die dünnen Mycelien ergeben, wie es besonders bei pil. XXXI, 2 und pil. XXX, 1 sichtbar ist, fast stets nitens-Individuen, die dicken piloboloides-Mischungen, wenn auch fast nie mehr reine, piloboloides. Außerdem scheint es mit der Selektion der dünnen Mycelien und des nitens zum selben Ende zu führen, wie bei der des hochselektionierten piloboloides mit Hilfe der Aussaatplatten. Auch hier treten aberrative Mycelien auf, die abortiven, die nach Ausbildung eines kurzen Keimschlauches stationär werden. Sie entsprechen den Blasenmycelien auf der anderen Seite, ihre Anzahl steht ebenfalls in keinem direkten Verhältnis zur Reinheit des nitens, wie das jener zu der des piloboloides.

Überblickt man die vorher geschilderten Selektionsversuche, so ergeben sich unter Voraussetzung der dauernden Identität der nitens und piloboloides-Kerne — die Möglichkeit der Mutation von nitens aus piloboloides mag als ausgeschlossen gelten — eine Reihe von Folgerungen, die hier, obgleich teilweise erwähnt, zusammengestellt seien:

Die einfachen Mischungen pil. & nitens und nitens & pil., sowie das Abspalten scheinbar reiner nitens- und pil.-Mycelien ergeben sich einfach aus der Annahme der Heterokaryose des Mycels. Im folgenden Kapitel werden Analoga an künstlich heterokaryotischen Mycelien geschildert werden. Schwieriger ist die Frage nach dem Nichtauftreten des homokaryotischen piloboloides und nitens. Ein geringer Unterschied in der Schnelligkeit des Wachstums schien anfangs bei piloboloides, nitens gegenüber, vorhanden. Piloboloides wuchs etwas langsamer. Leider versäumte ich die Größe des Unterschiedes genau festzustellen. Für die jüngeren Generationen gilt das Verhältnis aber nicht mehr. Bei pil. XXI ist die Wachstumsgeschwindigkeit sogar etwas größer als bei nitens[1]).

Es ist nicht sicher, ob der eben aus der Claussen'schen Kultur isolierte, langsamer als nitens wachsende piloboloides noch wie die plicans fähig war, reine nitens abzuspalten. Wäre das der Fall, und sein langsameres Wachstum sprach dafür, so wäre der ursprüngliche labile piloboloides in eine stabil-heterokaryotische Form übergegangen.

Das Nichtauftreten der reinen Formen könnte nun mit der Bildung der beiden Formen von abortiven Keimmycelien (Blasenmycelien bei

1) Siehe Note pag. 295.

piloboloides und „dünne“ Mycelien bei nitens) in Zusammenhang stehen. Sollten sie nicht etwa die herausspaltenden homokaryotischen piloboloides und nitens darstellen, die eben in der reinen Form nicht existenzfähig wären? Dafür spräche die Tatsache, daß die Blasenmycelien bei stärker mit nitens gemischten piloboloides ebensowenig wie die dünnen Mycelien bei mehr mit piloboloides gemischtem nitens auftreten und die größten Grade ihrer Häufigkeit bei relativ hochselektionierten Formen erreichen.

Diese Erklärung klingt sehr plausibel, doch spricht gegen sie die außerordentliche Unregelmäßigkeit im Prozentsatz der Abortivmycelien, der nur sehr schwer mit dem Gehalt des Muttermycels an nitens- und piloboloides-Kernen in Beziehung zu setzen wäre. Unsere bereits pag. 290 gegebene Erklärung aus der zufälligen und ungewollten Mitselektion sekundärer Charaktere in gewissen degenerierten Kernen würde den Tatsachen wohl mehr entsprechen.

Wir müssen also damit rechnen, daß bei der heterokaryotischen piloboloides-Form andere Verhältnisse vorliegen, als bei der ebenfalls heterokaryotischen Var. plicans. Insbesondere stellt sich uns die Frage vor, ob nicht eine Art von Anziehung zwischen den piloboloides- und nitens-Kernen existiert, die der Selektion nach der piloboloides- und der nitens-Seite entgegenwirkt. Eine solche Anziehungskraft müßte sich mit der Ungleichheit der Mischung beider Kernsorten steigern und mit ihrer Gleichheit eine Ruhelage einnehmen. Man könnte versucht sein, in diesen Verhältnissen eine Art von Symbiose zu sehen.

Trotz alledem bin ich zu einer konstanten und augenscheinlich homokaryotischen Form des piloboloides gelangt, und zwar auch ohne die Variante durch die Zygote zu führen, also auf vegetativem Wege.

---

1) Versuch, angestellt am 11. I. 13, 10 Uhr.

Von Aussaaten werden einzelne Mycelien auf Petrischale in die Mitte pikiert.

		Durchmesser der Kulturen in mm: 12. I. 13 10 Uhr	13. I. 13 10 Uhr	14. I. 13. 10 Uhr	
pil. XXI, 1	am Licht	30	60	91	
pil. XXI, 1	dunkel	32	61	90	
St. — III	am Licht	27	57	88	(Stufenwachstum)
St. — III	dunkel	28	57	89	(Stufenwachstum)
Cl. + III	am Licht	29	59	87	
Cl. + III	dunkel	30	61	87	

(Am 14. I. ist das Wachstum der Kulturen in der Nähe des Randes der Petrischalen teilweise schon verzögert. Am stärksten bei Cl. +, schwächer bei St —, fast nicht bei piloboloides.)

Diese von piloboloides etwas abweichende Varietas piloboloides-elongatus wird später besprochen werden, wenn die Versuche bekannt sind, die zu ihrer Entstehung führten, aber anderes zum eigentlichen Ziel hatten.

Stammbaum der Var. piloboloides.

pil. 0 (Aus Cl + als Spore isoliert Anf. Dez. 1911) .. { 1 pil. ... pil. I, 1 ; 1 pil. ... pil. I, 2

pil. I, 1 (Anf. Dez. 1911). { 1 pil. ... pil. II, 3 ; 1 pil. ... pil. II, 4 ; 1 pil. & nit. ... { (nit.-Spor.) .. pil. II, 1 ; (pil.-Spor.) .. pil. II, 2

pil. I, 2 (11. XII. 11) ... { 2 nit. ; 4 nit. & pil. ; 2 pil. & nit. ; 8 pil. ; 1 aberratives Mycel

pil. II, 1 (11. XII. 11) (nitens-Sporangium) .. { 6 nit. ; 2 nit. & pil. ; 4 pil. & nit. ; 5 pil.

pil. II, 2 (11. XII. 11) (pil.-Sporangium) .. { 1 nit. & pil. ; 4 pil. & nit. ; 11 pil.

pil. II, 3 (19. XII. 11) .. { 5 nit. & pil. ; 3 pil. & nit. ; 5 pil.

pil. II, 4 (19. XII. 11) .. { 2 pil. & nit. ; 18 pil. ... { pil. III, 1 ; pil. III, 2

pil. III, 1 (8. I. 12) ..... 33. pil. ... { pil. IV, 1 ; pil. IV, 3

pil. III, 2 (8. I. 12) ..... 32 pil. ... pil. IV, 2

pil. IV, 1 (26. I. 12) .... { normale Keimmycelien ... 9 pil. ; aberrative Keimmycelien . { 3 nicht gewachsen ; 2 pil. ; 4 pil.-nanus

pil. IV, 2 (26. I. 12) .... 9 pil. ... { pil. V 1 ; pil. V, 2

pil. IV, 3 (26. I. 12) .... 4 pil.

pil. V, 1 (16. II. 12) .... 9 pil.

pil. V, 2 (16. II. 12) ..... 9 pil. ... { pil. VI, 1 ; pil. VI, 2 ; pil. VI, 3

pil. VI, 1 (26. II. 12) .... 6 pil. [Platte ca. 1400 pil., 29 nit.]

pil. VI, 2 (26. II. 12) .... Sporen + Sporen von St —: Zygoten am 2. III. 12

pil. VI, 3 (26. II. 12)	6 pil.	pil. VII, 1
pil. VII, 1 (18. III. 12) ..	6 pil. [Platte wenig nitens-ähnliche Träger]	pil. VIII, 1
pil. VIII, 1 (11. IV. 12) ..	6 pil.	pil. IX, 1.
pil. IX, 1 (? IV. 12)	6 pil. — pil. IX, 1 (Mycelabimpfung)	pil. X, 1
pil. X, 1 (20. V. 12)	6 pil.	pil. XI, 1
pil. XI, 1 (? V. 12)	6 pil.	pil. XII, 1
pil. XII, 1 (6. VI. 12) ...	6 pil.	pil. XIII, 1
pil. XIII, 1 (? VI. 12) ...	6 pil.	pil. XIV, 1 pil. XIV, 2 pil. XIV, 3
pil. XIV, 1 (24. VI 12) ..	6 pil. [Platte mit einigen nitens-ähnlichen Trägern. ¼—⅕ Bl.-Myc.]	pil. XV, 1
pil. XV, 1 (12. VII. 12) ..	6 pil. & nit. [Platte mit sehr zahlreichen nitens-Trägern]	
pil. XIV, 2 (24. VI. 12) ..	6 pil. [Platte mit einigen nitens-Trägern, sehr wenige Bl.-Myc.] ...	pil. XV, 2
pil. XV, 2 (12. VII. 12) .	6 pil. [Platte mit zahlreichen nitens-ähnl. Trägern, ½ Bl.-Myc.]	pil. XVI, 1
pil. XVI, 1 (16. VII. 12).	6 pil. [¾ Bl.-Myc.]	pil. XVII, 1
pil. XIV, 3 (24. VI. 12) ..	6 pil. [Platte mit einigen nitensähnlichen Trägern über ½ Bl.-Myc.] . .	pil. XV, 3
pil. XV, 3 (12. VII. 12) .	6 pil. [Platte mit ziemlich vielen nitens-ähnl. Trägern, ca. ½ Bl.-Myc.]	pil. XVI, 2
pil. XVI, 2 (16. VII. 12) ..	6 pil. [ca. ½ Bl.-Myc.] — Mycelabimpfung (20. VIII. 12)	pil. & nit.
pil. XVII, 1 (26. XI. 12) ..	3 pil.	pil. XVIII, 1
	1 pil. & nit. [zahlreiche nitens-Träger auf Platte]	
pil. XVIII, 1 (5. XII. 12) .	4 pil. [Platte ohne nitens]	pil. XIX, 1
pil. XIX, 1 (18. XII. 12) ..	[Platte mit wenigen nit.-Trägern]	pil. XX, 1
pil. XX, 1 (30. XII. 12) ..	[Platte mit wenigen nit.-Trägern]	pil. XXI, 1
pil. XXI, 1 (4. I. 13)	[Platte ohne nit.-Träger]	pil. XXII, 1
pil. XXII, 1 (16. I. 13) ..	6 pil.	pil. XXIII, 1
pil. XXIII, 1 (?)		pil. XXIV, 1
pil. XXIV, 1 (?)		pil. XXV, 1
pil. XXV, 1 (13. V. 13)		pil. XXVI, 1
pil. XXVI, 1 (?)	pil. XXVI, 1 (Mycelabimpfung)	pil. XXVII, 1,2
pil. XXVII, 1 (14. II. 14.).	5 pil. [einige nit.-Träger auf der Platte]	
pil. XXVII, 2 (14. II. 14.).	1 nit. & pil. ....(nit.-Sporang.)	pil. XXVIII, 1, 2, 3
	1 pil. & nit. [Aussaatplatte mit 20% nit.-Trägern.]	
	5 pil.	
pil. XXVIII, 1 (8. III. 14)	6 pil.	
pil. XXVIII, 2 (8. III. 14)	7 pil.	

pil. XXVIII, 3 (8. III. 14)	2 nit. & pil.	(nit.-Sporang.)	pil. XXIX, 1, 2
	1 pil. & nit.		
	6 pil.		
pil. XXIX, 1 (24. III. 14)	1 nit.	(nit.-Sporang.)	pil. XXX, 1
	2 nit. & pil.		
	3 pil. & nit.		
	1 pil.		
pil. XXIX, 2 (24. III. 14)	9 nit. & pil.		
	7 pil. & nit.		
	5 pil.		
pil. XXX (30. III. 14)	1 nit.	(nit.-Sporang.)	pil. XXXI, 1, 2, 3
	2 nit. & pil.		
	3 pil. & nit.		
pil. XXXI, 1 (12. IV. 14)	6 nit.		
	1 nit. & pil.		
	2 pil. & nit.		
pil. XXXI, 2 (12. IV. 14)	11 nit.	(nit.-Sporang.)	pil. XXXII, 1, 2, 3
	2 nit. & pil.		
	4 pil. & nit.		
pil. XXXI, 3 (12. IV. 14)	3 nit.	(nit.-Sporang.)	pil. XXXII, 4
	3 nit. & pil.		
	2 pil. & nit.		
pil. XXXII, 1 (24. IV. 14)	8 nit.	(nit.-Sporang.)	pil. XXXIII, 1, 2, 3, 4
	3 nit. & pil.		
	3 pil. & nit.		
pil. XXXII, 2 (24. IV. 14)	4 nit. & pil.		
	9 nit.		
pil. XXXIII, 1 (3. V. 14)	2 nicht gewachsen		
	8 nit.	(nit.-Sporang.)	pil. XXXIV
	3 nit. & pil.		
	1 pil. & nit.		

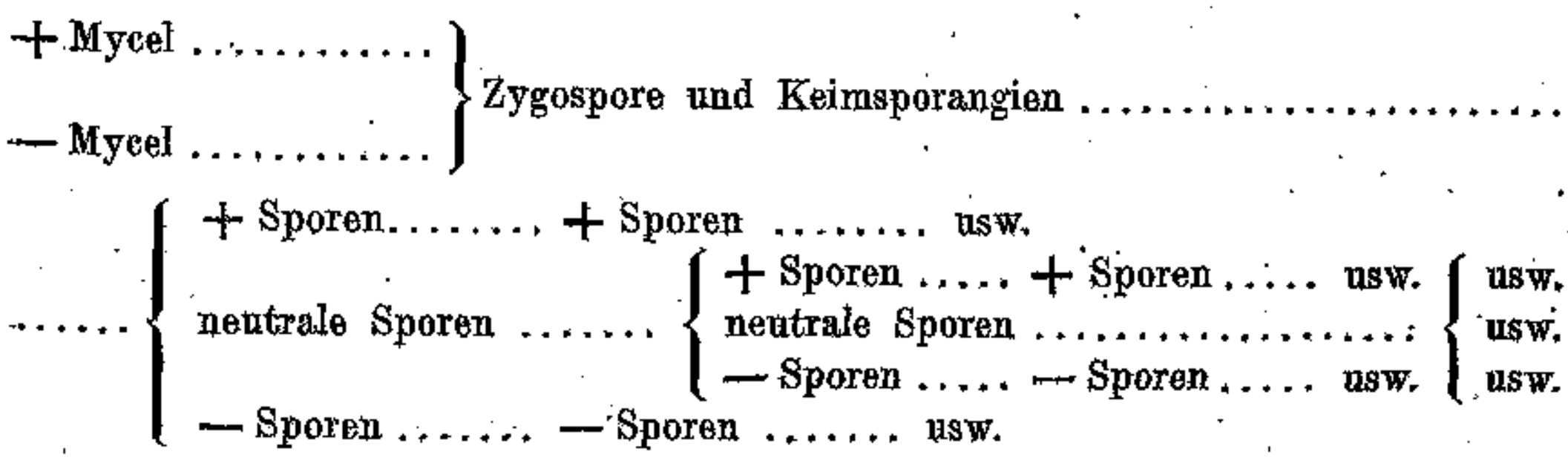
V. Künstliche Kombinationen von verschiedenen Mycelien zu heterokaryotischen Mixochimären und deren Resultate.

In den vorigen Kapiteln wurde aus den eigenartigen vegetativen Spaltungsverhältnissen der variablen Mycelien auf ihre Heterokaryose geschlossen. In dem Begonnenen soll versucht werden, den experimentellen Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung zu bringen. Wenn es gelingt, eine Plasmaportion mit Kernen aus einem Mycel in ein anderes, in einem Merkmal abweichendes zu übertragen, so muß die entstehende heterokaryotische Form in der Weise aufspalten, wie wir es bei den variierenden Mycelien gesehen haben.

Es liegt natürlich nahe, hier zunächst Mycelien auszuwählen, die nicht allein in der äußeren Form, sondern auch im Geschlechts-

charakter verschieden sind. Die + Form des Phycomyces mit der — Form zu kombinieren, müßte besonderes Interesse bieten, weil das Resultat für die Erklärung der eigenartigen, von Blakeslee beschriebenen sogenannten neutralen Mycelien bedeutsam ausfallen dürfte.

Die neben + und — Mycelien unter den Sporen des Keimsporangiums der Zygote auftretenden neutralen Mycelien spalten, wie Blakeslee feststellte, in ihren Sporangien + und — Sporen ab im Sinne folgenden Schemas.



Das Schema entspricht der Spaltung, wie wir sie bei den heterokaryotischen Varianten festgestellt haben, die Variante wäre dann homolog mit dem neutralen Mycel. Daß nur die eine der beiden möglichen Formen rein abgespalten (bei plicans) wird, braucht nicht wundernehmen, weil auch bei neutralen Mycelien zuweilen die eine Form also + oder — Sporen nicht abgespalten werden.

In seltenen Fällen kann sogar bei einem neutralen Mycel die Spaltung ganz unterbleiben und es kann während einer großen Anzahl von Generationen nur rein neutrale Sporen liefern. Wir werden einen solchen Fall später kennen lernen. Er ist für die Annahme einer die normale Entmischung zweier Kernsorten in einem Mycel hemmenden Anziehungskraft, die wir oben postulierten, mitbestimmend gewesen.

Entspricht das Herausspalten der + und — Sporen aus den Sporangien der neutralen Mycelien der Annahme seiner Heterokaryose, so tut dies noch mehr die allerdings seltene Form vegetativer Spaltung, die Blakeslee bei der Untersuchung der am neutralen Mycel gelegentlich auftretenden Zygoten, vorfand. Wenn an diesem Mycel eine Zygote entstehen soll, müssen zwei Hyphenäste in Berührung treten, die entgegengesetzten Sexualcharakter haben. Blakeslee hat diesen Schluß gezogen[1]). Wenn es gar vorkommt, daß an derselben Hyphe zwei Äste kopulieren, so muß die Geschlechtstrennung an demselben Ort erfolgt

1) Zygospore Germinations (Annal. Mycol. 1906, Tome IV, pag. 18).

sein[1]). Die Homologie dieser von einer Hyphe erzeugten Zygote mit unserem gespaltenen piloboloides-nitens-Träger ist evident (pag. 286).

Beide Fälle lassen sich unter Annahme der Anhäufung gleicher Kerne in je einem Mycelast leicht erklären.

Wenn ich nach diesen Überlegungen entsprechend zum Versuch der mechanischen Kombination des neutralen Mycels schritt, so war ich mir klar, daß ganz besondere technische Schwierigkeiten zu überwinden seien. Für sein Gelingen war eine scharfe Reaktion gegeben. Entsteht aus der Mischung von + und — Plasma mit Kernen ein neutrales Mycel, etwa als Spore in einem regenerierten Sporangium, so werden es seine abweichenden Eigenschaften sofort auch unter tausenden von normalen verraten. Die abortiven Kopulationsäste, Blakeslee's Pseudophoren, sind so charakteristische Bildungen, daß sie sich auf der Aussaatplatte nicht übersehen lassen.

Die Versuchsanordnung sei im folgenden gleich in ihrer vollkommenen Form geschildert.

Man läßt die zu mischenden Mycelien auf Petrischalen wachsen und erwartet den Moment, in dem eine größere Anzahl noch kopfloser 10—12 mm langer Sporangienträger vorhanden ist. Aus einer zweiten, mit Würzeagar oder anderem Substrat gegossenen Schale schneidet man je 2—3 qcm große Agarstücke heraus, die man entfernt, so daß an den Stellen, wo sie waren, eine feuchte Glasfläche zur Verfügung steht. Nun reißt man den Träger, der das fremde Plasma aufnehmen soll, ihn mit einer feinen Pinzette an der Basis erfassend, heraus. Dabei bleibt er turgescent, da die ihn mit dem Mycel verbindenden Hyphen anscheinend mit Plasma verstopft sind. Man legt den am besten etwas krummen Träger auf die feuchte Glasscheibe so auf, daß er womöglich mit dem unteren Teile etwas in die Luft ragt. Nun schneidet man den basalen Teil mit krummer Schere ab. Wenn die Schere scharf genug ist und beim Schneiden in einer schwer zu beschreibenden Weise vom Träger wegbewegt wird, erreicht man bei wiederholten Versuchen, daß ein Träger ohne an die Schere anzukleben, liegen bleibt. An der Schnittstelle, die nicht verklebt sein darf, tritt ein halbkugeliges Zellsafttröpfchen aus, dessen Oberflächenspannung dem verminderten Druck im Träger die Wage hält und ein völliges Kollabieren des Trägers verhindert.

Ein zweiter abgerissener Träger der anderen Komponente, deren Plasma mit dem der ersten gemischt werden soll, wird nun mit der dünnen Spitze in dessen Schnittöffnung so tief eingeführt, bis er, da er sich konisch

---

1) l. c. Tome I, f. 5, 6, pag. 15.

verdickt, die Öffnung abschließt. Er wird jetzt, ohne im ersten Träger zu starke Biegungen hervorzurufen, leicht auf die Unterlage gedrückt und dort losgelassen. Die bis zu diesem Stadium gediehene Situation ist aus den Zeichnungen ersichtlich (Fig. 17).

Nun folgt die schwierigste Prozedur: Es handelt sich darum, die innere Trägerspitze derart zu verletzen, daß sie ihr Plasma in den äußeren Träger ergießt. Nach manchen vergeblichen Versuchen wurde die Methode als die allereinfachste gefunden. Man drückt mit einer nicht zu scharfen Nadelspitze auf die Stelle der Wand des äußeren Trägers, unter der die Spitze der inneren liegt, bis diese, da sie von zärterer Struktur ist, platzt, ohne daß die Wand des äußeren Trägers beschädigt wird. Sofort nach diesem Ereignis bemerkt man eine starke Strömung aus dem inneren in den äußeren Träger, die jedoch nach wenigen Augenblicken zum Stillstand kommt. Nun heißt es, durch Auflegen eines Deckglases oder Deckglasfragmentes den Inhalt des inneren Trägers in den äußeren hinüberzuquetschen, wobei die Schnittwunde des äußeren unter das Deckglas zu liegen kommen muß. Durch den Druck wird der äußere Träger wieder turgeszent, überschüssiges Plasma entweicht durch die Schnittwunde nach rückwärts. Das Deckglas wird nun so lange fest aufgedrückt, bis kein Zurückströmen des Plasmas unter es erfolgt und die Mixochimäre ist fertig.

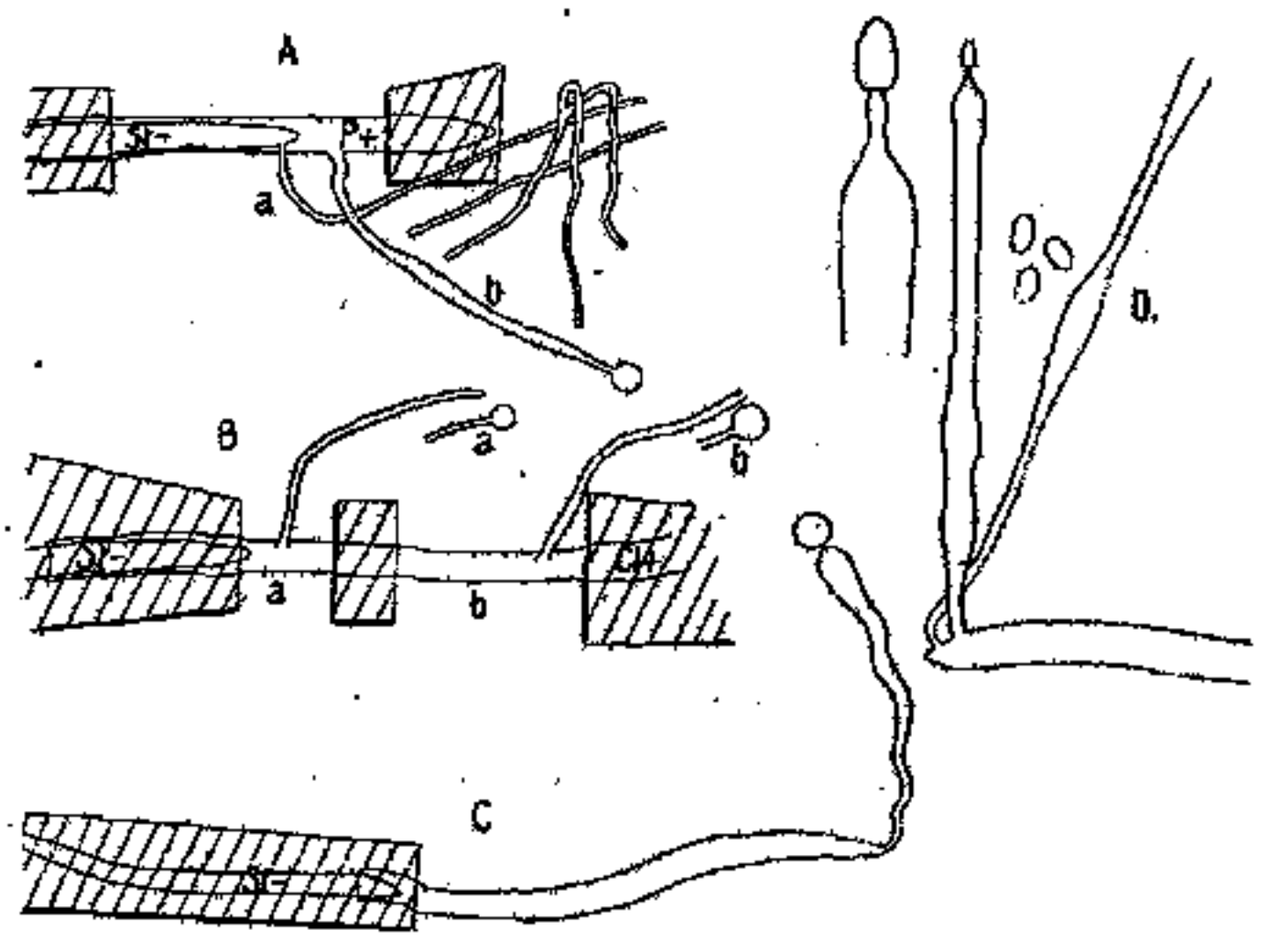


Fig. 17. Verschiedenen Schemata entsprechende Mixochimären.

Verschiedene Modifikationen sind noch ausführbar.

Schema I (wie Fig. 17 *A*). Man klemmt auch die Spitze des äußeren Trägers ab, besonders wenn er noch nicht vollständig turgeszent sein sollte. Die Spitze des inneren befindet sich zwischen den abgequetschten Stellen. Diese Form hat den Nachteil, daß die Regeneration auch aus den Resten des inneren Trägers erfolgen kann und das entstehende Regenerat *a* nur dessen Plasma enthält. Man kann also nur das Regenerat *b* verwenden.

Schema II (wie Fig. 17 *B*). Der äußere Träger wird so abgequetscht, daß die Spitze des inneren mit unter das Deckglas kommt. Die Spitze des äußeren Trägers wird ebenfalls zerstört. Legt man nun einen schmalen Deckglassplitter auf die Mitte des übrigbleibenden Teiles fest auf, so kann man eine Dosierung des Plasmas erreichen. Das Regenerat *a* wird mehr Plasma vom inneren Träger enthalten, das Regenerat *b* mehr vom äußeren.

Die Schemata I und II haben den Nachteil, daß der Träger häufig durch die etwas rohe Behandlung veranlaßt wird, nur sporangienlose Träger auszubilden oder das Regenerieren überhaupt zu unterlassen.

Eine ganz regelmäßige Regeneration wird bei Schema III (wie Fig. 17 *C*) erreicht. Man quetscht bis über die Spitze des inneren Trägers und läßt ganz einfach die Spitze des äußeren regenerieren.

Die Mischung der Protoplasten erfolgt nicht sofort. Zunächst entstehen an den Berührungsstellen der fremden Protoplasten Koagulationen von Plasma, die zeigen, daß sich die Plasmakörper durch Ausfallsmembranen gegeneinander abschließen. Ein Teil, aber meist nicht alle diese Plasmatropfen, werden nach wenigen Stunden gelöst. Die wiedereintretende Zirkulation bewirkt innige Mischung. Durch die Pressung zerstörte Trägerteile werden durch Membranen abgegliedert, und es erfolgt die Regeneration.

Bedeckt man die fertige Mixochimäre mit einem nicht zu dicken Agarstück, so regeneriert sie Mycel. Läßt man sie an der Luft, so regeneriert sie einen Träger mit Sporangium.

Im ersteren Falle zeigt das primäre Mycel, im zweiten die Träger einen zwischen beiden Komponenten mehr oder weniger intermediären Typus.

Im folgenden seien eine Reihe von Beispielen aufgeführt.

1. Nitens Cl. + in nitens St. —.

Am 13. II. 12 wurde die Plasmaübertragung nach Schema III vorgenommen. Die Mixochimäre enthält koaguliertes Plasma, das noch am Abend desselben Tages ganz hyalin wird. Zugleich regeneriert die Spitze des — Sporangienträgers neben zwei sterilen Fortsätzen einen dünnen Sporangienträger, dessen Sporangium am Abend des 14. II. abgeimpft werden kann. Die Sporen werden in der üblichen Weise in wenig sterilem Wasser auf Bierwürzagar ausgesät. Am 15. werden 32 Mycel-Individuen (die Mehrzahl der auf der Platte befindlichen)

isoliert und in Röhren pikiert. Die Platte, die noch etwa 20 Mycelien enthielt, gewährt am 19. II. folgendes Bild: Neutrale durch den Pseudophorenfilz kenntliche Mycelien in Mischung mit nicht neutralen. Zwischen beiden Formen scharfe Pseudophorenstriche, einzelne Zygoten am neutralen Mycel.

Von den auspikierten Mycelien sind:

17 rein neutral mit dichtem Pseudophorenfilz und fast alle ohne Sporangienträger[1]) (nur ein Mycel mit einem Träger);

18 nicht neutral ohne Pseudophoren und mit zahlreichen Sporangienträgern.

1 ist nicht gewachsen.

Die Mycelien werden zwecks Feststellung ihrer Sexualität auf Petrischalen neben Cl.+ und St.— ausgeimpft. Am 24. II. sind die Ränder der Mycelien zusammengewachsen und die Zygoten gebildet.

I. Generation.

Es sind:

a) 18 Mycelien — (Zygosporen mit Cl. +);
b) 1 Mycel neutral & — (viele Zygosporen mit Cl. +);
c) 4 Mycelien neutral & — (wenige Zygosporen mit Cl. +);
d) 1 Mycel neutral & + (viele Zygosporen mit St. —);
e) 3 Mycelien neutral & + (wenige Zygosporen mit St. —);
f) 8 Mycelien neutral (keine Zygosporen mit Cl. + und St. —).

Von jeder Kategorie wird nun eine Kultur herausgenommen und je ein Sporangium von jeder ausgesät. Einige der neutralen (b, f) werden mangels abimpfbarer Sporangien ganz mit sterilem Wasser aufgeschwemmt und dieses auf die Platte aufgegeben. Bei dieser Prozedur lassen sich genügend viele Sporen aus den Pseudophorensporangien erhalten. Am 25. II. wurden von jeder der 6 Aussaaten 18 Individuen in Röhren isoliert, die später mit Cl.+ und St.— geprüft wurden. Die Resultate dieser Prüfung, die wegen der geringen Zahl der auspikierten Mycelien der Korrektur durch die Bilder der aufgehobenen Aussaatschalen bedürfen, sind im folgenden zusammengestellt.

---

1) Rein neutrale Mycelien erschöpfen sich bei der Ausbildung von Pseudophoren und kommen nicht oder doch nur in geringem Maße zur Erzeugung von Trägern und Köpfen. Die Abimpfung läßt sich aber mit Hilfe der Pseudophorensporangien vornehmen, kleiner an den Pseudophorenenden entstehender Köpfchen mit runden resp. kugeligen Sporen (vgl. auch Blakeslee, l. c.).

II. Generation.

Plattenbilder:	Je 18 auspikierte Mycelien[1]):
a) Keine Pseudophoren, keine Zygosporen.	18 —
b) Gleichmäßiges Mosaik von pseudophorenlosen und pseudophorentragenden Mycelien. Keine Zygosporen.	17 —[2]).
c) (Muttermycel gab mit Cl. + auf 1,5 cm Berührungslinie 11 Zygosporen). Platte überwiegend neutral, d. h. fast ganz mit Pseudophoren bedeckt, an einigen Stellen Zygoten, an anderen (dünne) Sporangienträger.	12 — 4 neutral 1 neutral & +
d) Platte ganz mit Pseudophoren bedeckt (vgl. Anm. pag. 303) an einzelnen Stellen (kräftige) + Sporangienträger.	1 neutral 10 neutral & + 3 +
e) (Muttermycel gab mit St. — 7 Zygosporen). Platte überwiegend mit Pseudophoren bedeckt, zahlreiche, überall verteilte Zygosporen. Einzelne + Sporangienträger.	6 neutral 7 neutral & + 3 + 1 neutral & — 1 —
f) Platte fast ganz mit Pseudophoren bedeckt (vgl. Anm. pag. 303), relativ wenige, mit — Sporangienträgern bedeckte pseudophorenlose Stellen und einzelne Zygosporen.	18 —

1) Einzelne sind nicht gewachsen, deshalb die Ausfälle bei den folgenden Zahlen. Das Nichtwachsen kann von der Lebensunfähigkeit einzelner Mycelien herrühren, kann aber auch einfach dadurch zustande kommen, daß das Mycel beim Übertragen des kleinen Agarausstiches in die Röhre an der Platinnadel hängen bleibt und nicht in die Röhre gelangt.

2) Daß hier neutrale und nicht neutrale auf der Platte den gleichen Raum einnehmen und trotzdem nur 17 — Mycelien abgeimpft wurden, liegt in dem rascheren Wachstum der neutralen Mycelien, die einen ihrer Zahl nicht entsprechenden Raum einnehmen.

Aus dieser Zusammenstellung der zweiten Sporengeneration der Mixochimäre Cl.+ in St.— läßt sich die Regel ableiten, daß die Nachkommenschaft eines Sporangiums eines heterokaryotischen Mycels im allgemeinen dem Mischungsverhältnis der Protoplasten des Muttermycels entspricht. In einigen Fällen, so bei b und bei f scheint dieser Satz nicht bestätigt, die aus den in zu geringer Zahl auspikierten Mycelien gewonnenen Resultate bedürfen der Korrektur, die sich aus der Betrachtung der Plattenbilder mit Berücksichtigung der Tatsache des rascheren Wuchses der neutralen Mycelien herausziehen läßt. Der Fall f ist besonders instruktiv. Die aus dem Mixophimärensporangien stammende Spore war rein neutral, das aus ihr stammende Mycel kopulierte weder mit Cl. +, noch mit St. —. Von ihm wurden viele Sporangien abgeimpft und ausgesät. Der + Charakter dokumentiert sich scheinbar überwiegend durch die zahlreichen Pseudophoren der Aussaatschale und einige Zygosporen. Trotzdem sind die Sporen in weitaus der größten Zahl reine — Sporen, was auch dem Mischungsverhältnis der Protoplasten bei der Herstellung der Mixochimäre und der Zusammensetzung der bei der ersten Generation auspikierten Mycelien entspricht.

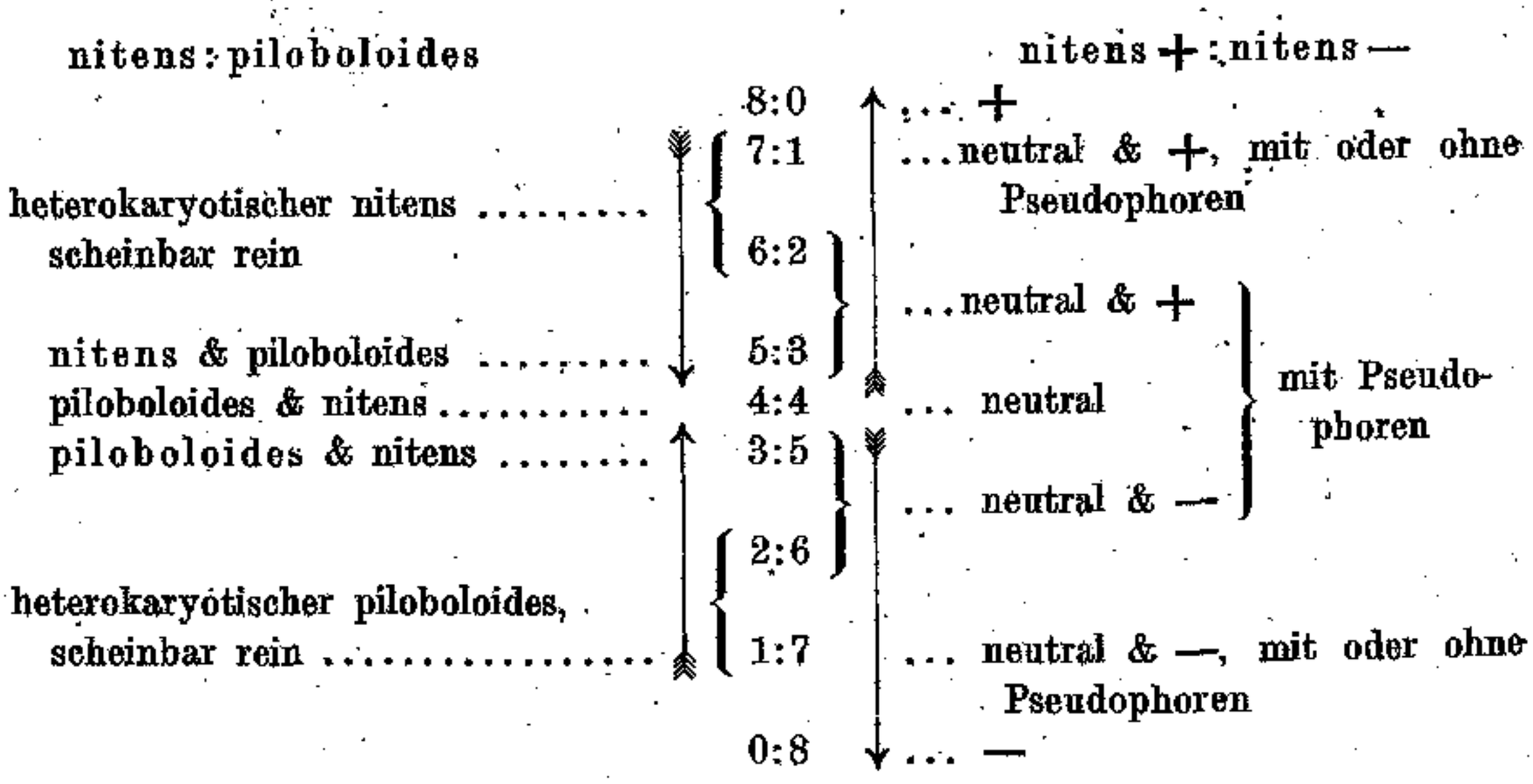
Die Gründe für das Verhalten des künstlichen neutralen Mycels werden klar, wenn wir es etwa mit der besprochenen Varietas piloboloides vergleichen. Diese wie jenes sind heterokaryotische Mycelien. Beide können zwei Formen abspalten, hier nitens und piloboloides, dort + und — Mycelien. Die nitens und piloboloides sind aber nur scheinbar rein und Mischungen, bei denen eine oder die andere Komponente überwiegt; sie haben die Tendenz das bei ihrer Bildung verschobene Mischungsgleichgewicht, das beim künstlichen neutralen Mycel nicht vorhanden ist, wieder herzustellen. Die von dem neutralen Mycel abgespaltenen + und — Mycelien sind meistens rein. Die Tendenz ist die umgekehrte, sie begünstigt die Entmischung der Komponenten + und —. Sporen aller Mischungsverhältnisse geben neutrale Mycelien mit Pseudophoren (wenn auch ein eine sehr ungleiche Mischung enthaltendes Mycel mit dem der größeren Komponente entgegengesetzten Charakter eines anderen Mycels kopulieren kann). Ein neutrales & +-, ein neutrales & —-Mycel entsprechen einem scheinbar reinen piloboloides und nitens.

Nehmen wir acht Kerne als Durchschnitt für die Spore an, so hätte die intermediäre, dem ganz neutralen Mycel entsprechende nitens-piloboloides Mischform in der Spore etwa 4 nitens und 4 piloboloides Kerne. Der nitens- oder der piloboloides-Gehalt kann nun sinken, es könnten

außer 4 : 4 etwa die Verhältnisse 5 : 3, 6 : 2, 7 : 1 auftreten, jedoch nicht 8 : 0, da infolge der auf die Erhaltung der Mischung gerichteten Tendenz die eine oder die andere Form nicht ganz ausfallen kann. Die Verhältnisse 6 : 2 und 7 : 1 wären etwa die scheinbar reinen Formen.

Beim neutralen Mycel treten außer diesen Formen auch die Grenzmöglichkeiten auf, und zwar nur wenige sehr ungleiche Mischungen sind nicht als neutrale Mycelien charakterisiert.

Folgendes Schema mag das Verhältnis von Formen und Stufen etwas illustrieren:



In Wirklichkeit sind die Verhältnisse natürlich viel unregelmäßiger wie im Schema. Die Kernzahl schwankt von 6—11. Wir wissen auch nicht wie viel Kerne jeder Sorte das äußerlich sichtbare Gleichgewicht ergeben. Es wäre ja auch möglich, daß eine Kernsorte in der Äußerung der von ihr induzierten Charaktere kräftiger ist. Die Zahl der unterschiedenen Zwischenformen stimmt ziemlich gut mit den theoretischen Möglichkeiten des Schemas.

Eine Anzahl der in der zweiten Generation der Mixochimäre Cl. + in St. — auftretenden Zwischenformen (Individuen von IIe) zeigt Taf. XVII. *a* ist ganz neutral, *b*, *c*, *d* sind neutral und + (+ in steigendem Maß beteiligt, Individuen dementsprechend mit immer weniger Pseudophoren und mehr Sporangienträgern). *e* ist rein +, *f* ist neutral & — (— stark beteiligt) und *g* ist rein —. Der Unterschied der + und — Mycelien ist hier auffallend deutlich[1]).

1) Die Kulturen sind während des Wachsens wiederholt gedreht worden und auch nicht nur von oben beleuchtet, deshalb der unregelmäßige Wuchs und die stark verwirrten Träger.

2. Nitens St. — in nitens Cl. +.

A. 3. II. 1912. Herstellung der Mixochimäre nach Schema II (modifiziert vgl. Fig. 17 *B*). Die Mixochimäre war durch ein Deckglasstückchen zerteilt, so daß ein Überwiegen von St.— im Teil *a*, ein solches von Cl. + im Teil *b* zu erwarten war. Die getrennten Stücke *a* und *b*

Fig. 18. Aussaatplatte des a-Sporangiums der Mixochimäre St. — in Cl. + mit neutralen Flecken, Pseudophorenlinien und an den nicht neutralen Stellen Sporangienträgern.

regenerieren bis zum 5. II. zwei reife Sporangien, deren Sporen an demselben Tage ausgesät werden.

a) I. Generation. Die Sporen sind zum Teil rund; stellenweise mit Dellen versehen und nicht lebensfähig, andere sehr klein, wieder andere normal ausgebildet. Die Aussaatplatte zeigt am 8. II. das von Fig. 18 dargestellte Bild. Sie enthält also eine kleine Anzahl neutraler Mycelien. 18 in Röhren auspikierte Mycelien sind alle

nicht neutral. Die am 13. II. abgeschlossene Prüfung ergibt ihren — Charakter.

Das hineingepreßte — Plasma hat also in dem unteren Teil des + Trägers, wie zu erwarten war, überwogen.

a) II. Generation. Eines der a I Mycelien gibt in a II reine — Nachkommenschaft (Aussaat 12. II.). Ein zweites ebenfalls pseudophorenloses, das mit Cl.+ etwas schwächer als die anderen kopulierte, erzeugt auf der Aussaatplatte eine kleine Anzahl neutraler Mycelien mit Pseudophoren unter etwa 450 pseudophorenlosen. Man hat den Fall, daß eine geringe Beimischung von + Kernen im Mycel nicht zur Pseudophorenbildung führt.

b) I. Generation. Von 10 auspikierten Mycelien sind am 13. II. 5 ohne und 5 mit Pseudophoren vorhanden. Die Prüfung ergibt folgendes:

α) 5 + Mycelien.

β) 2 neutrale & + Mycelien bilden je 10 Zygoten mit St.— haben viele Sporangienträger und wenig Pseudophoren.

γ) 3 neutrale & + Mycelien mit dichtem Pseudophorenfilz und spärlichen Sporangienträgern, bilden einzelne Zygoten und eine dichte Pseudophorenlinie mit St.—.

b) II. α. Sporangium aus b, I, α ausgesät am 12. II. Ca. 750 Mycelien auf der Platte. Am 17. II. zeigen sich 9 neutrale, d. h. mit Pseudophoren bedeckte Stellen auf der Platte, die ebensoviel neutralen Mycelien entsprechen. 8 auspikierte Mycelien sind rein +.

b) III, α. Zwei Sporangien dieser 8 + Mycelien, ausgesät am 20. II., ergeben reine + Aussaaten ohne neutrale Flecken.

b) II, β, 1. Sporen der einen Kultur aus b, I, β, ausgesät am 12. II. Am 13. II. werden 42 Mycelienindividuen in Röhren pikiert. Am 17. II. mit Cl.+ und St.— geprüft. Resultat am 29. II.:

8 nicht neutrale Mycelien mit zahlreichen Sporangien und ohne Pseudophoren.

10 schwach neutrale Mycelien mit vielen Trägern und wenigen Pseudophoren.

5 stärker neutrale Mycelien mit wenigen Sporangienträgern und vielen Pseudophoren.

5 ganz neutrale Mycelien, 2 ohne, 3 mit wenigen Trägern, alle mit dichtem Pseudophorenfilz. Ein Mycel davon trägt einige Zygoten an sich selbst (Blakeslee l. c.).
3 neutral & — Mycelien mit vielen Pseudophoren, 1 ohne Sporangien, 2 mit wenigen.
11 schwach neutral & — Mycelien mit vielen oder weniger Pseudophoren, 7 mit wenigen Trägern, 4 ohne solche.

Einige neutral & + Mycelien bilden auch mit Cl.+, einige neutral & — Mycelien auch mit St. — einzelne Zygosporen. Die Sporangienbildung ist bei den vorwiegend + Kerne enthaltenden neutralen Mycelien relativ stark, bei den mit vorwiegend — Kernen schwächer; in beiden Reihen vermindert sie sich mit der Annäherung an das rein neutrale Mycel, bei dem sie fast ganz verschwindet.

b) II, β, 2: Sporen einer zweiten Kultur aus b, I, β lieferten unter 37 auspikierten Mycelien:

1 +,
1 neutral & +,
4 neutral,
4 neutral & —,
27 schwach neutral & —.

Das Verhältnis von Sporangienträgern zu Pseudophoren und zum Grad der Neutralität ist dasselbe wie bei b, II, β, 1. Unter den 27 neutral & — Mycelien bilden nur 6 Sporangien aus. Das Überwiegen des — Anteils, wenn auch nicht in reiner Form, ist um so bemerkenswerter, als das Muttermycel ein typisches neutral & + Mycel war und mit St.— 10 Zygosporen ergab. Es scheint sich hier der + Bestandteil der Mixochimäre leichter zu emanzipieren, wobei an — Kernen angereicherte neutrale Mycelien übrig bleiben. Umgekehrt war die Sachlage bei der vorigen Mixochimäre (Cl. + in St. —) bei der der — Bestandteil in größerer Zahl rein auftrat; d. i. auffallenderweise in jedem Fall der Teil, dem die Trägerwand der ursprünglichen Mixochimäre angehört. Daß in dem a-Abschnitt der zweiten Mixochimäre der — Bestandteil stark überwog und auch rein abspaltete, liegt wohl in der durch die Art der Herstellung bedingten ganz ungleichen Mischung. Leider konnten die wenigen neutralen Mycelien des a-Sporangiums nicht untersucht werden.

B. Mixochimäre, hergestellt aus denselben Komponenten nach Schema III am 13. II. 12. Am 14. II. ist ein kurzer Träger regeneriert, das Plasma ist hyalin geworden. Die Mixochimäre wird samt dem noch

kopflosen Träger unter eine dünne Agarschicht gebracht. Am 15. II. wächst aus der Trägerspitze ein Mycel aus. Am 19. II. hat ein rein neutrales Mycel die Platte ganz überwachsen; es führt einen sehr dichten Pseudophorenfilz und nur an einer Stelle 11 Sporangienträger.

Wie sich aus + und — Mycel das neutrale heterokaryotische Mycel erzeugen läßt, so ist es auch möglich, aus der hochselektionierten, noch schwach heterokaryotischen (wenig nitens-Kerne enthaltenden) Variante und der Stammform Mixochimären herzustellen, die stark heterokaryotische Mycelien ergeben:

3. nitens Cl. + in piloboloides IV, 2.

A. Mixochimäre, hergestellt durch Einführen eines Cl + Trägers in einen Träger von piloboloiden IV, 2 nach Schema I, am 30. I. 1912 (Fig. 17 *A*). Am 2. II. ist die Regeneration eingetreten, der innere Träger hat einen langen dünnen, verzweigten, kopflosen, der äußere einen dickeren schwach aufgetriebenen Träger mit normalem Sporangium gebildet. Dieses wird abgeimpft und die Sporen ausgesät. Die Sporen waren von normaler Form aber meistens schwach lichtbrechend und tot erscheinend. Einzelne normale keimen und werden als junge Mycelien auspikiert. Die Aussaatplatte enthält am 6. II. vorwiegend nitens-Träger und einzelne zwar verlängerte, aber schwach bekropfte. Am 8. II. sind von 8 auspikierten Mycelien

4 nitens,
1 piloboloides & nitens,
3 piloboloides.

B. Mixochimäre, am 30. I. zwischen denselben Komponenten und in derselben Weise hergestellt wie bei A, aber nach Schema II. Am 2. II. ist das Regenerat als pil. & nitens-Sporangium (kurzer, an zwei Stellen aufgetriebener nitens-Träger) abgeimpft. Sporen meist kreisrund, ca. 8 μ breit, schwächer lichtbrechend, teilweise mit Kontusionen, auch einzelne normale, stark lichtbrechend, gestreckt 12—14 μ lang, 6 μ breit. Aussaatplatte am 6. II. wie bei A.

Von 12 auspikierten Mycelien sind am 9. II.:

1 nitens,
1 nitens & piloboloides,
2 piloboloides & nitens,
7 piloboloides,
1 aberratives schwarzes Mycel ohne Träger.

C. Mixochimäre, hergestellt wie vorher nach Schema II am 30. I. 12. Sporen des mit unregelmäßiger Verdickung versehenen kurzen Sporangiums am 2. II. abgeimpft. Sporen waren zum Teil etwas kontusioniert, 8 μ Durchmesser, kugelig. 6. II. Aussaatplatte enthält wenige Mycelien ziemlich reinen piloboloides. 11 auspikierte Mycelindividuen ergeben am 9. II.:

1 nitens & piloboloides,
1 piloboloides & nitens,
8 piloboloides.

Da bei der Aussaat der Ausgangskultur pil. IV. 2 unter ca. 1400 Mycelien nur 3 nitens-Sporangien auftraten, kann sie als fast rein betrachtet werden. Es ist also in allen 3 Mixochimären eine richtige Mischung der Kerne eingetreten, wie die zahlreichen Übergangsmycelien beweisen.

Auch die Kombination zweier Varianten wurde versucht.

4. plicans VI, 1 in piloboloides V, 1.

A. 17. II. 12 Kombination nach Schema III ausgeführt (Fig. 17 *D*). 19. II. Die Spitze des piloboloides-Trägers regeneriert unter den Agar gebracht Mycel, das ganz in einen Erlenmeyerkolben übertragen wird. Am 27. II. ist ein fast reiner piloboloides gewachsen, der aber niedriger von Wuchs ist und an der Impfstelle einzelne nitens-Träger abspaltet.

B. Dieselbe Kombination nach Schema III (17. II.) ausgeführt. 19. II. Mixochimäre hat regeneriert und zeigt 2 Sporangienträger, die sowohl den plicans, wie den piloboloides-Kropf besitzen (Fig. 17 *D*). Die Sporen sind normal, 7 μ breit, 12 μ lang. Sporen beider Sporangien werden am 19. II. ausgesät. Am 20. ist die Aussaatsplatte voll von Mycelien, unter denen keine aberrativen auftreten. 26 werden auspikiert. Resultat am 27. II.:

23 piloboloides,
1 piloboloides & nitens,
1 nitens & piloboloides,
1 nitens.

Aus dem letzten Versuch der Kombination von plicans und piloboloides läßt sich ablesen, daß die plicans-Kerne eigentlich nur in dem Regenerationssporangien der Mixochimäre eine formative Wirkung haben. Mit den plicans-Kernen gelangen aber eine relativ große Zahl

von nitens-Kernen in die Mixochimäre, deren Anwesenheit in der ersten Generation der Sporen und bei der ersten unter dem Substrat regenerierten Mixochimäre allein sich äußert.

Von größerer Wichtigkeit als die vorhergehenden Variantenkombinationen sind die einer Variante mit dem entgegengesetzten Geschlecht der Stammform. Sollten sich die Varianten nur durch Plasmaeigenschaften unterscheiden, die nicht irgendwie in den Kernen fixiert sind, so ist die Möglichkeit vorhanden, daß bei einer Mischung von Formen, die sich in zwei Eigenschaften unterscheiden, ein Austausch derart stattfindet, daß Neukombinationen entstehen.

5. nitens St. — in piloboloides +.

A. 2. III. 12. Ein St.— Träger wird nach Schema III in einen piloboloides VI, 3 Träger ausgeleert (Fig. 17 C). 4. III. Ein regeneriertes kurzes piloboloides-Sporangium wird abgeimpft, und die Sporen ausgesät. Sporen und Keimung waren normal und regelmäßig. Am 12. III. sind an auspikierten Mycelien vorhanden:

I. Generation.

30 neutrale piloboloides (12 mit 0—1, 14 mit wenigen, 4 mit vielen Trägern),
4 neutrale piloboloides & nitens (mit wenigen Sporangienträgern),
1 neutral und + piloboloides (mit St.— wenige Zygoten, zahlreiche Sporangienträger),
1 + piloboloides (viele Zygoten mit St. —).

18. III. Von einem neutralen piloboloides & nitens-Individuum wird je ein nitens und ein piloboloides-Sporangium ausgesät. Von jeder Aussaat 18 Mycelien auspikiert:

II. Generation (nitens-Sporangium):

12 nitens — (normal kopulierend mit Cl. +),
4 nitens — & neutral (viele Zygoten mit Cl. +),
1 neutral & nitens — (wenige Zygoten mit Cl. +),
1 neutral (ohne Träger und ohne Zygoten mit St. — und Cl. —).

II. Generation (piloboloides-Sporangium):

15 nitens —,
2 nitens — & neutral (viele Zygosporen mit Cl. +).

Trotz starken Überwiegens der Masse des piloboloides-Plasmas, in der Mixochimäre hat sich nitens in der Nachkommenschaft leichter emanzipiert. Eine zweite Mixochimäre gibt das umgekehrte Resultat:

B. Kombination der gleichen Komponenten wie bei A, aber nach Schema II ausgeführt am 2. III. Am 4. III. ist die Regeneration eines kurzen piloboloides-Sporangiums eingetreten. Das Sporangium wird am 6. III. abgeimpft und am 7. III. werden 32 Mycelindividuen isoliert. Resultat am 2. IV.:

9 piloboloides +,
5 piloboloides & neutral (viele Sporangienträger und wenige Zygosporen mit St. —),
22 piloboloides neutral (5 mit 0—1, 7 mit einigen, 10 mit vielen Trägern).

Bei beiden Mixochimären sind alle nitens —, alle piloboloides + Mycelien geblieben, eine Tatsache, die auf die Bindung der Eigenschaften an die Kerne schließen läßt.

VI. Varietas piloboloides-elongatus.

In einem einzigen Falle erhielt ich aus der Variante piloboloides ein Sporenindividuum, das ein von piloboloides ein wenig abweichendes, aber durch alle Generationen hindurch konstantes und deshalb wohl homokaryotisches Mycel ergab. Wenn seiner erst nach der Behandlung der Mixochimären Erwähnung getan wird, so liegt das daran, daß es gelegentlich der Aussaat des Regenerationssporangiums der Mixochimäre Cl. + in pil. IV, 2, b (pag. 310) entstand. Ein abweichendes, langsamer wachsendes und stärker verzweigtes Keimmycel nahm, auspikiert, eine sehr ungewöhnliche Entwicklung.

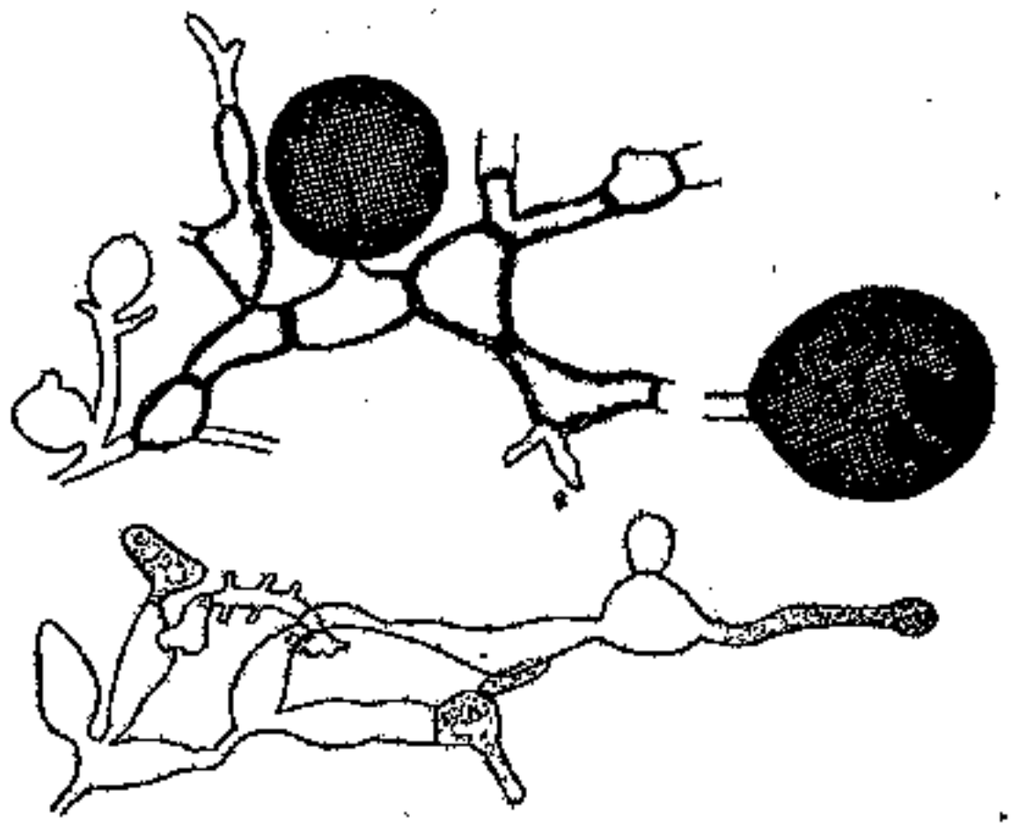


Fig. 19. Wandverdickte gemmenähnliche Zellen, Blasen und wachsende Mycelspitzen, des Urmycels der homokaryotischen Var. piloboloides-elongatus.

Das schwärzliche Mycel wuchs während dreier Wochen ohne Sporangienträger zu bilden und erzeugte neben zahlreichen bräunlichen Gemmen eine Anzahl schwarz pigmentierter Blasen (Fig. 19) im Substrat

oder an der Oberfläche. An der Luft über dem Substrat zeigte sich ein dichter Filz bräunlich gelber Lufthyphen. Der Durchmesser des Mycels betrug nach 3 Wochen etwa 12 mm. Nun trat eine vegetativ abgespaltene rascher wachsende Mycelform an der Peripherie auf, die zahlreiche Sporangienträger mit elongaten Kröpfen trug, welche hier aber besonders stark pigmentiert waren.

Von diesem Mycel (elongatus 0) wird am 27. II. 1912 das erste Sporangium abgeimpft und die Sporen ausgesät. Beim Auspikieren am 28. II. ergibt sich folgendes: Die Keimung der Sporen ist im Gegensatz zu piloboloides äußerst regelmäßig, nur wachsen die Mycelien verschieden rasch. Auf einem bestimmten Teil der Platte sind vorhanden:

40 Mycelien vom Aussehen normaler piloboloides-Mycelien,

44 ebensolche, aber stärker verzweigt und etwas langsamer wachsend.

4 Mycelien, sehr langsam wachsend und sehr stark verzweigt.

Von jeder Form wurden zwei geimpft. Alle ergeben die gleiche Form, nur sind sie von etwas verschiedener Wuchsgeschwindigkeit. Schwarze Blasen und andere Hemmungserscheinungen treten nicht mehr auf. Die Sporangienträger wachsen in der üblichen Weise in Zahl und Anordnung wie bei piloboloides und bekommen stark geschwärzte elongate Köpfe (Fig. 20). Auf der Aussaatplatte, wo sie in dichten Rasen stehen, sind sie normal bekropft und unterscheiden sich von denen des piloboloides nur durch die etwas schmäleren und längeren Kröpfe.

Fig. 20. Individuen der Var. piloboloides-elongatus.

Die Entstehungsbedingungen sind die gleichen wie bei den schon erwähnten elongaten Einzelsporangien des piloboloides. Auf etwas eingetrocknetem Boden werden sie am typischsten stark geschwärzt

und sehr lange und unregelmäßig bekropft. Verdunkelt man an Röhrenkulturen auf horizontal erstarrtem feuchtemSubstrat oder gar auf flüssiger Bierwürze den unteren Teil der Röhre, so bilden die Träger erst in einer größeren Lichtintensität, wenn sie den Rand des schwarzen Papiers erreichen ,ihre Köpfe aus, die nun piloboloides-Kröpfe erhalten, die sich nur durch einen etwas geringeren Durchmesser von denen des echten piloboloides unterscheiden.

Piloboloides-elongatus weist also nur Unterschiede quantitativer Art piloboloides gegenüber auf.

Zur Geschichte des piloboloides-elongatus ist wenig zu bemerken. Bei den ersten Aussaaten treten noch einige durch sehr langsamen Wuchs und starke Verzweigung charakterisierte abweichende Mycelien auf. Die fünfte Generation ist frei davon. Die Platte enthielt ca. 500 Mycelien von annähernd gleichem Durchmesser. Von der fünften Generation ab bleiben alle weiteren konstant. Ob die Sporen trocken nach Monaten oder vom frischen Sporangium abgeimpft werden, bewirkt in der Konstanz keine Änderung[1]).

Piloboloides-elongatus wurde seit seiner Entstehung am 30. I. 1912 bis zum 24. VII. 14 in 15 absoluten Generationen kultiviert. Alle Aussaatplattenbilder zeigten, ebenso wie die auspikierten Mycelien, die gleiche Form. Man darf daher den elongatus als eine homokaryotische Form des piloboloides betrachten, ich sage eine, denn ich werde später von anderen, aus der Zygote gewonnenen homokaryotischen Formen des piloboloides zu reden haben, die die Charaktere dieser Variante in reinerer Form besitzen.

Daß elongatus nicht bei bestimmt gerichteter Selektion entstand, sondern zufällig aus gequältem Mixochimärenplasma, berechtigt wohl zur Annahme, daß das zwischen piloboloides und nitens vorhandene Gleichgewichtsverhältnis durch den künstlichen Eingriff gestört und so ein Herausspalten der homokaryotischen Form ermöglicht wurde.

---

1) Bei der 15. Generation befinden sich eine Anzahl echte Blasenmycelien auf der Aussaatplatte.

Figurenerklärungen zu Tafel XIV—XVII.

Tafel XIV.

Fig. 1. Phycomyces nitens Cl. + 5 × 24 Stunden nach der Aussaat der Spore.
Fig. 2. Var. piloboloides, Träger schwach vergrößert.
Fig. 3. Piloboloides-Träger, cymös verzweigt.

Tafel XV.

Fig. 1. Var. plicans IV, *1*; spontanes Herausspalten von nitens.
Fig. 2. Var. piloboloides IV, *3*, *β*, 10 Tage alt.

Tafel XVI.

Var. piloboloides' X, *2*, dieselben Individuen wie auf Fig. 18, 8 Tage alt. *a*, *b*, piloboloides; *c*, *d*, pil. & nit.; *e*, nit. & pil.; *f* nitens.

Tafel XVII.

Homo- und heterokaryotische Mycelien der Mixochimäre Cl. + in St. —. *a* neutrales, *b*, *c*, *d* neutral und +-, *e* —-, *f* neutral und —-, *g* —- Mycel.

Zwei kleistokarpe Moose der bolivianischen Hochcordillere.

Von **Th. Herzog.**

(Mit 5 Abbildungen im Text.)

Die Versuche, die kleistokarpen Gattungen nach ihren übrigen Merkmalen, speziell nach der Ausbildung der vegetativen Teile im System einzuordnen, gehen weit zurück; schon Fürnrohr (1829) bezeichnete die Möglichkeit einer Aufteilung als wünschenswert und Hampe führte dieselbe 1837 praktisch durch. Doch hing man damals noch zu starr an der Meinung, daß irgendeinem einzelnen Merkmal eine ausschlaggebende Bedeutung in systematischer Hinsicht zukomme. Besonders Deckel und Haube waren sehr angesehene und für die Haupteinteilungen maßgebende Dinge. Man faßte das System zu äußerlich formell auf, statt darin der natürlichen Verwandtschaft Ausdruck zu geben, und scheute sich, Formen, die in der Entwicklungshöhe einander fern standen, systematisch in einer Gruppe zu vereinigen. So bedauerte Hampe schon 1860 seinen durchaus richtigen Schritt als Mißgriff und verzichtete im „Moosbild" 1871 ganz und gar auf den drei Dezennien früher gewonnenen Fortschritt.

Heute, da man eingesehen hat, daß natürliche systematische Gruppen nicht gleich hoch entwickelte Formen umfassen, sondern in ihrem Verwandtschaftskreis höher und niederer differenzierte Formen enthalten müssen, ist für jene starre Auffassung der Kleistokarpi als einer selbständigen systematischen Einheit kein Raum mehr. Goebel's Arbeiten haben hier Klarheit schaffen helfen. Im „Natürlichen Pflanzensystem" bringt nun Brotherus sehr mit Recht alle kleistokarpen Gattungen in den nach ihren vegetativen Teilen als verwandt anzusehenden stegokarpen Familien unter, wozu sich z. B. Limpricht in „Rabenhorst's Kryptog.-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz" noch nicht hatte entschließen können.

Über das verwandtschaftliche Verhältnis, z. B. zwischen Pleuridium und Ditrichum, oder zwischen Phascum, Mildeella und Pottia, zwischen Ephemerum und Funaria, Voitia und Splachnum kann man heute nicht mehr in Zweifel sein.

Abgesehen von der weitgehenden Übereinstimmung in den vegetativen Teilen, gibt es auch Tatsachen, welche den verwandtschaftlichen Zusammenhang dieser Gattungen direkt beweisen dürften.

Dahin gehört das Vorkommen rudimentärer Deckelanlagen bei verschiedenen Kleistokarpen, die den Unterschied zwischen kleistokarp und stegokarp verwischen. So zeigen die schiefen Spitzchen an den Pleuridium-Kapseln noch deutlich ihre ursprüngliche Deckelnatur und bei Mildeella ist die Trennungsschicht zwischen Deckel und Urne, also die Ringzone, noch deutlich differenziert — ohne aber zu funktionieren —; selbst ein Peristom wird hier angelegt, doch kommt es, da der Deckel nicht abfällt, nicht zur vollen Ausbildung.

Hierher gehören auch die kleistokarpen Arten der Gattung Ditrichum, welche Limpricht gegen seine sonstige Anschauung von der Selbständigkeit der kleistokarpen Moose trotz Fehlens eines abfallenden Deckels bei Ditrichum beläßt.

Bei diesen zwei Ditrichum-Arten, D. Breidleri und D. astomoides ist auch die Vermutung ausgesprochen worden, es liege Bastardierung zwischen einer kleistokarpen Art und einer stegokarpen Art der Gattung Ditrichum vor. Ein Beweis dafür ist einstweilen nicht erbracht. Aber die Wahrscheinlichkeit ist sehr groß, da beide Arten in ihren Merkmalen ziemlich genau die Mitte halten zwischen den in unmittelbarer Nähe wachsenden vermutlichen Eltern, nämlich Pleuridium alternifolium oder Pleuridium subulatum einerseits und Ditrichum pallidum andererseits. Limpricht selbst drückt sich über die Wahrscheinlichkeit ihrer Bastardnatur sehr widersprechend aus. Bei Ditrichum astomoides sagt er: „Zweifelsohne ist unsere Pflanze keine hybride Form, sondern eine ähnliche Hemmungsbildung von Ditrichum pallidum wie Physcomitrium Hampei von Physcomitrium sphaericum.“ Wenn wir aber bei Physcomitrella Hampei, wie er weiter vorn im gleichen Band dieses Moos nennt, nachlesen, so steht dort: „nach meiner Auffassung spricht alles, was ich gesehen habe, für die Bastardnatur.“

Man kann sich dazu nur den Vers machen, daß Limpricht nicht an seinem eigenen System rütteln wollte, und da ja die Bastardnatur der beiden nicht experimentell nachgeprüft war, es vor-

zog, die unbequemen Formen als Mißbildungen, Hemmungen zu bezeichnen.

Es soll nun durchaus nicht in Abrede gestellt werden, daß Kleistokarpie gelegentlich durch Mißbildung entstehen kann. Solche Fälle sind bei Tortella tortuosa und anderen bekannt; ich habe auch ganz merkwürdig veränderte kleistokarpe Exemplare bei Haplodontium gefunden. Aber die Natur der Mißbildung ist in diesen Fällen auch durch das ganz vereinzelte Auftreten und die sonstige anormale Ausbildung der Kapsel, bei Haplodontium sogar durch das Fehlen normaler Sporen ausgedrückt. Bei Physcomitrella Hampei aber, die man zwischen ihren vermutlichen Stammeltern fand, wie auch für die obengenannten Ditrichum-Arten, ist die Wahrscheinlichkeit einer Bastardierung doch sehr groß. Daß allerdings ähnliche Formen auch gelegentlich als Hemmungsbildungen auftreten können, scheint aus neueren Beobachtungen von L. Loeske hervorzugehen.

Liegt nun wirklich Bastardierung vor, so wäre das ein Beweis für die nahe Verwandtschaft der Eltern. Handelt es sich dagegen um Hemmungen, bei welchen sonst keine Anomalie, z. B. der Sporen, vorkommt, so wird auch auf diese Weise die Grenze zwischen kleistokarpen und stegokarpen Moosen verwischt.

Wie dem nun sei, die vorliegenden Fälle hatten zu Zweifeln an dem systematischen Wert der Kleistokarpie berechtigten Anlaß gegeben.

Aber immer noch hielt man wenigstens an der Meinung fest, daß das Merkmal der Kleistokarpie wenigstens zur Abgrenzung von Gattungen ausreiche. Es schien dafür die Tatsache zu sprechen, daß bei den bisher bekannten Formen außer der Kleistokarpie auch die vegetativen Teile so viel Unterschiede gegenüber der nächst verwandten stegokarpen Gattung aufwiesen, um eine generische Trennung zu rechtfertigen.

Dagegen konnte zunächst nicht viel eingewendet werden. Um nun auch dieses letzte Bollwerk, hinter das sich die im Wert so sehr gesunkene Kleistokarpie versteckte, zu nehmen, handelte es sich darum, zwei Formen oder Arten zu finden, welche in allen ihren Teilen oder wenigstens den wichtigsten als generisch übereinstimmend gefunden werden, obgleich sie sich nach ihrer Sporogonausbildung als kleistokarp und stegokarp unterschieden. Außerdem mußten diese Formen in genügender Menge vorhanden und der Nachweis ihrer normalen Ausbildung möglich sein, um den Zufälligkeitsfaktor aus der Betrachtung mit gutem Gewissen entfernen zu können.

Ich hatte nun auf meiner Reise in den bolivianischen Hochkordilleren das Glück, gleich zwei solcher Fälle außerordentlich geeigneter Moose zu finden, an denen ich die Unbrauchbarkeit der Kleistokarpie auch als generisches Merkmal nachweisen kann.

Der erste Fall betrifft die Gattungen Tristichium und Tristichiopsis, welche bisher beide nur äußerst spärlich von Lorentz im argentinischen Hochgebirge gefunden worden waren. C. Müller beschrieb zwei Arten, die eine als Tristichium Lorentzii, eine typisch kleistokarpe Art, und Tristichiopsis mirabilis, eine typisch stegokarpe Art. Das Material, welches nach Europa gelangte, war viel zu spärlich, um daran irgendwie vergleichende Studien anknüpfen zu können. Mein eigenes, auf Höhen zwischen 4000 und 5000 m gesammeltes Material ist dagegen vollkommen ausreichend, um eine befriedigende Antwort auf die gestellte Frage zu geben. Denn es lieferte mir sogar eine ganze Formenreihe, wie man sie nicht schöner wünschen kann. Auf der einen Seite steht Tristichiopsis mirabilis mit langer Seta und bedeckelter, beringter Kapsel, auf der anderen eine neue extreme Varietät des Tristichium Lorentzii mit stielloser, abfallender kleistokarper Kapsel — als var. apodum von mir beschrieben —, während zwischen diesen beiden noch zwei kleistokarpe Formen sich einschieben, nämlich das typische T. Lorentzii mit kurzer gebogener Seta und dick kugeliger Kapsel und eine forma intermedia mit längerer, geschlängelt aufrechter Seta und schmälerer, mehr elliptischer Kapsel.

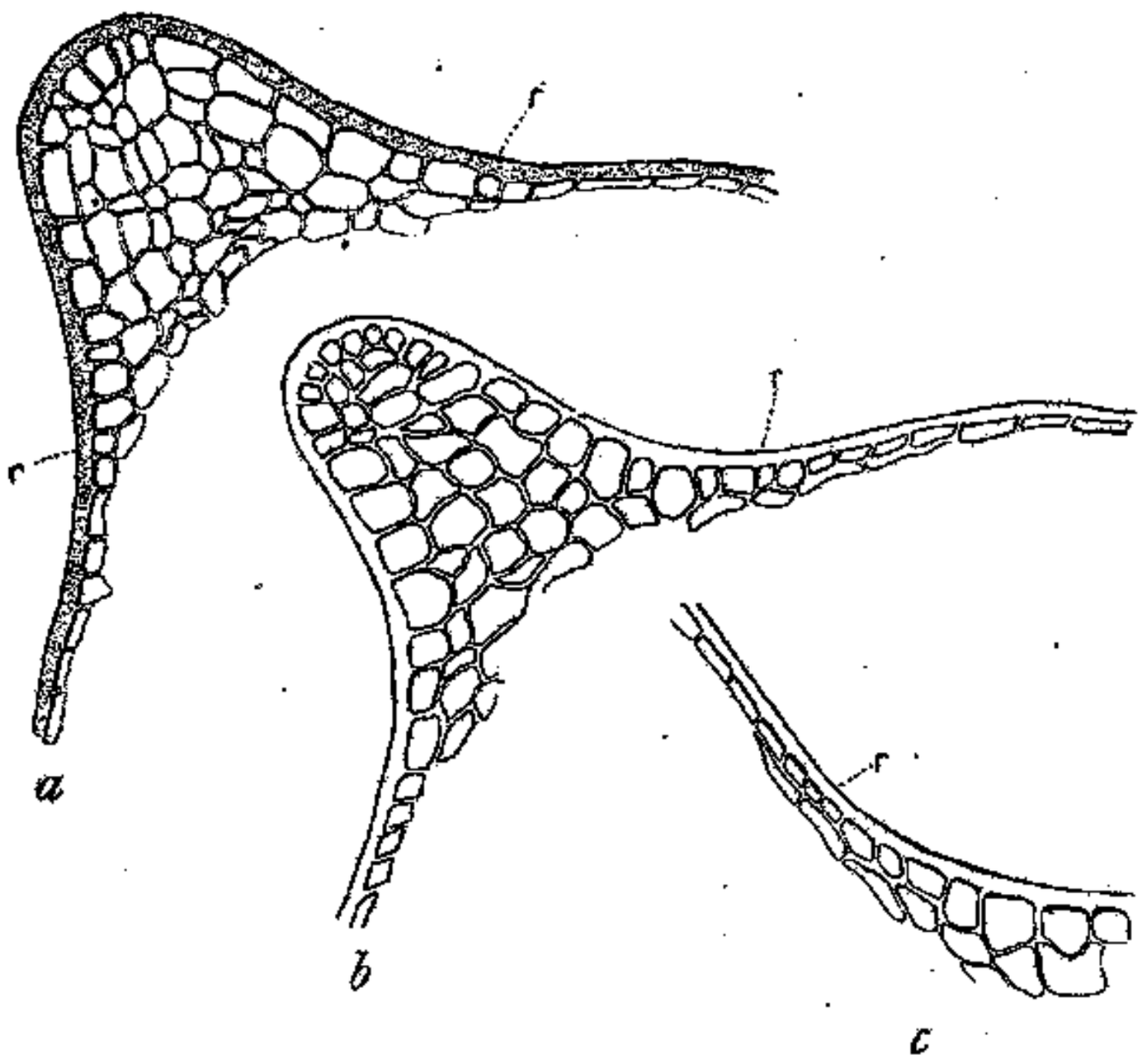


Fig. 1. Tristichium Lorentzii. Längsschnitte durch die Deckelpartie der Kapsel. *r* Ringzone.

Die einzigen Unterschiede dieser vier Formen liegen in ihrer Kapsel, resp. deren Fähigkeit, entweder einen Deckel abzuschnüren oder dauernd

geschlossen zu bleiben, und der Länge der Seta, also in rein biologischen Momenten. Die vegetativen Teile, denen die höchst charakteristische Dreizeiligkeit der Blätter einen durchaus eigentümlichen Zug verleiht, wodurch sie von jedem anderen Moos sofort zu unterscheiden sind, bleiben bei allen vier Formen ziemlich gleich, also Blattform, Zellen und Rippenstruktur.

Wir ziehen daraus zunächst die rein systematische Nutzanwendung: die Gattung Tristichiopsis muß eingezogen werden; sie hat keine Berechtigung.

Natürlich drängt sich nun von selbst die Frage nach dem phyletischen Zusammenhang dieser Formen auf. Man kann freilich mit der Lösung solcher Fragen nicht vorsichtig genug sein; denn die Antwort, ob aufsteigende oder absteigende Reihe ist meist nicht leicht zu finden.

Wenn man zwei Moose mit Peristomen vergleicht und an diesen Peristomen eine sehr charakteristische Skulptur findet, so darf man wohl das einfachere von beiden als abgeleitet von dem komplizierteren betrachten. Denn man wird wohl ohne weitere Rechtfertigung die Skulptur einer Membran als das Sekundäre, die Membran selbst als das Primäre ansehen dürfen. Die Skulptur wird sich also erst an einer relativ wohl entwickelten Membran herausgebildet haben. Ist aber eben diese spezielle Skulptur an einem unvollkommen ausgebildeten Peristom vorhanden, so ist die Ableitung desselben von einem vollkommenen, also der Weg der Rückbildung ziemlich sicher.

Bei peristomtragenden Moosen werden demnach solche Fragen zuweilen relativ leicht zu entscheiden sein.

Anders liegt der Fall bei Tristichium, wo wir dieses wichtige Kriterium von vornherein vermissen. Auch die anderen Anhaltspunkte sind sehr unsicherer Natur. Die Blätter der beiden Arten sind nahezu identisch und die Länge wie die Biegung der Seta können vorwärts wie rückläufig in der Entwicklung gedeutet werden. Hätten wir nur die Linie T. Lorentzii f. typica — T. mirabile, so wüßte ich nur den Weg des indirekten Schlusses aus der geographischen Verbreitung, welchen ich aber lieber nur zur Vervollständigung des auf andere Weise gewonnenen Resultates benützen will.

Hier kommt uns die extreme Ausgestaltung der Varietät apodum zu Hilfe. Diese Varietät, bei welcher der unter den Moosen sehr seltene Fall einer Ablösung der reifen Kapsel vorkommt, also eine Trennung zwischen Sporenkapsel und Fuß, ist unter keinen Umständen primitiv und nur als Anpassung zu erklären.

Sie ist aber, wenn wir die Formenreihe, bei T. mirabile beginnend, verfolgen, der äußerste Abschluß einer schrittweise erfolgenden Umbildung, die von der bedeckelten langstieligen Form zur deckellosen, kurz gestielten und schließlich zur stiellosen, sich loslösenden Kapsel führt.

Und nun können wir auch das geographische Moment heranziehen. Diese extremste, stiellose Form mit der eigenartigen Ablösung der Kapsel ist die ausgesprochenste hochandine Form, von Gipfelhöhen um 4600 m, während T. mirabile allein von den vier Formen auch an der Waldgrenze vorkommt.

Wir dürfen aber wohl annehmen, daß nicht die Kampfzone und Höhengrenze aller pflanzlichen Wesen ein eigenes Schöpfungszentrum bilde, sondern daß die bis dorthin vordringenden Arten Abkömmlinge aus tieferen Lagen darstellen, sich eigenartig an die veränderten Lebensbedingungen anpassend. Und damit also, daß die stiellose Form nicht etwas Primitives, sondern eine abgeleitete Form sei. Morphologie und geographische Verbreitung sprechen gleicherweise für die Auffassung.

Schließlich könnte es interessieren, das relative Alter dieser hochandinen Form festzustellen. Dafür kann nur das Gewicht der Unterschiede zwischen Stammart und Neuart herangezogen werden.

Bei Tr. Lorentzii var. apodum ist eine Trennzone zwischen Deckelabschnitt und Urnenteil der Kapsel nicht mehr deutlich nachzuweisen, nur eine Reihe unbedeutend kleinerer Zellen an der Basis des soliden Kapselspitzchens könnte vielleicht als Andeutung einer Ringzone aufgefaßt werden. Da wir aber nicht wissen, wie rasch sich solche Merkmale verwischen, so ist damit nicht viel anzufangen. Mehr Aussicht auf Lösung dieser Frage bieten die Größenverhältnisse der Sporen, welche ich durch viele Untersuchungen wenigstens in ihren Mittelwerten als zuverlässig kennen gelernt habe. Selbstverständlich dürfen nur wohlausgebildete Sporen zur Vergleichung herangezogen werden.

Aus einer Vergleichung von Ephemerum mit seinen Verwandten, den höherstehenden Funariaceen, von Pleuridium mit Ditrichum, von Acaulon mit Pottia usw. sehen wir, daß jeweils die kleistokarpen Gattungen größere Sporen hervorbringen als die verwandten Stegokarpen, unter denen wieder eine Abstufung nach dem Entwicklungsgrad des Peristoms unverkennbar ist. Auf die biologische Bedeutung dieser Tatsache wäre an anderer Stelle einzutreten.

So ist z. B. die Sporengröße der Arten von Funaria mit vollentwickeltem Peristom 13—26 μ, bei denjenigen mit unvollständigem innerem Peristom bis 32 μ, bei Entosthodon mit rudimentärem bis fehlendem Peristom 28—35 μ, bei den ganz peristomlosen weitmündigen Physcomitrien 26—45 μ, bei den kleistokarpen Gattungen Ephemerum 50—80 μ und Ephemerella 35—50 μ.

In einem anderen Verwandtschaftskreis: bei Ditrichum (peristomführend) 8—18 μ, bei der vermutlich hybriden Art D. astomoides 22 μ, bei der kleistokarpen Gattung Pleuridium 21—30 μ.

Bei den peristomführenden Arten von Pottia 18—25 μ (eine Hochgebirgsspezies bis 40 μ), bei den peristomlosen Arten 24—38 μ und bei Acaulon, einer kleistokarpen Gattung dieser Verwandtschaft, 35—50 μ.

Die Unterschiede und Beziehungen sind nicht zu verkennen.

Wenn wir nun an diesem Maßstab die Verwandtschaft von T. Lorentzii mit T. mirabile messen, so zeigt sich deutlich das jugendliche Alter der kleistokarpen Art. Sie unterscheidet sich mit Sporengröße 20 μ nur unwesentlich von T. mirabile mit einer durchschnittlichen Sporengröße von 16 μ. In der gleichen Richtung weist die normale Ausbildung der Columella, welche auch bei der extremen var. apodum noch im reifen Sporogon erhalten ist und die ganze Kapsel durchzieht. Ferner stimmen damit die anatomischen Befunde im Blattbau und den übrigen Teilen überein, welche auch ohne die vorhandenen Zwischenformen die Unterbringung beider Arten in einer Gattung fordern würden.

Nach alledem könnte man nun sogar versucht sein, die beiden Arten zu einer einzigen zusammenzuziehen. Aber es erscheint mir richtiger, von der neuen, werdenden, oder vielleicht schon konstant gewordenen, erblich fixierten Art des Hochgebirges durch einen besonderen Namen Notiz zu nehmen, als sie bei der Art T. mirabile unter einem Varietätennamen zu verstecken. Nach den ganzen Lebensverhältnissen dieser neuen Art mit ihrer abgekürzten Vegetationsperiode und dem extrem rauhen und trockenen Klima ihres Standortes ist ohne weiteres mit der Fixierung des gut angepaßten kleistokarpen Charakters zu rechnen.

Wir dürfen dies um so mehr, als ich in den gleichen Hochgebirgslagen der Anden eine zweite kleistokarpe Art entdeckt habe, die eine überraschende Parallele zu dem oben geschilderten Fall bildet.

Es ist eine kleistokarpe Art der Gattung Conostomum, also eine Bartramiacee. In dieser großen Familie war bisher Kleistokarpie nicht bekannt. In der neuen Art C. cleistocarpum erblicken wir nun

die nächste Verwandte des in den äquatorialen Hochanden wohl verbreiteten, in Bolivia wenigstens sehr häufigen C. aequinoctiale. Ich fand sie in Höhen nahe an 4700 m in der Quimzacruzkordillere.

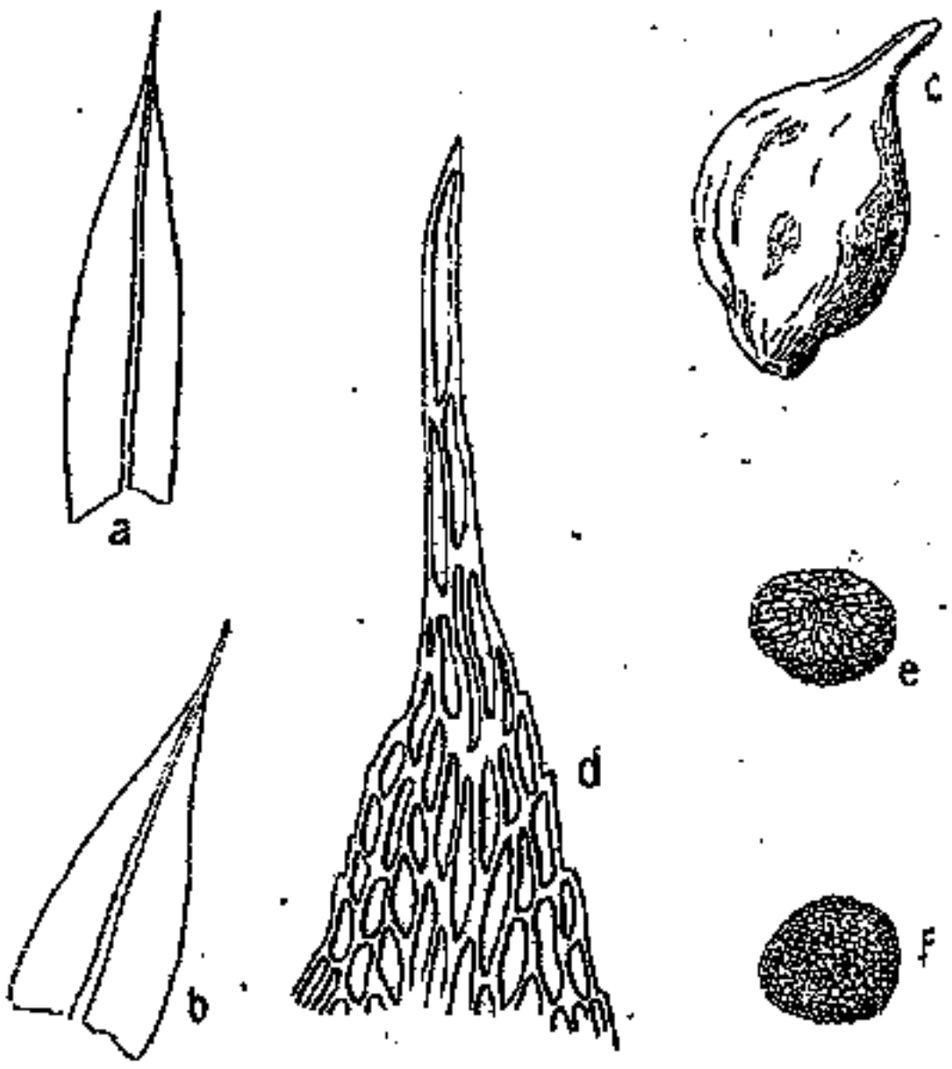


Fig. 2. Conostomum cleistocarpum. *a*, *b* Blätter; 25:1. *c* Kapsel; ca. 11:1. *d* Blattspitze; 125:1. *e*, *f* Sporen; 125:1.

Hier scheint ein ganz junges Produkt vorzuliegen; denn die sehr charakteristischen, großen, nierenförmigen genabelten Sporen mit der eigenartig netzig-pusteligen Skulptur sind bei beiden verwandten Arten sowohl in Größe (bei C. cleistocarpum 52 μ, bei C. aequinoctiale durchschnittlich 52—56 μ), als Form und Skulptur nicht oder kaum voneinander zu unterscheiden; bei C. aequinoctiale kommen sogar Formen mit Sporen von 80—88 μ im längeren Durchmesser vor, die also merkwürdigerweise diejenigen der kleistokarpen Art an Größe noch übertreffen (ob eine eigene Lokalrasse?). Aber die Neuart C. cleistocarpum ist extrem kleistokarp mit sehr kurz gestielter, an der Basis sich loslösender Kapsel. Die Trennzone an der Spitze der Seta ist an ihren zartwandigen, verkürzten Zellen deutlich zu erkennen. Die Columella

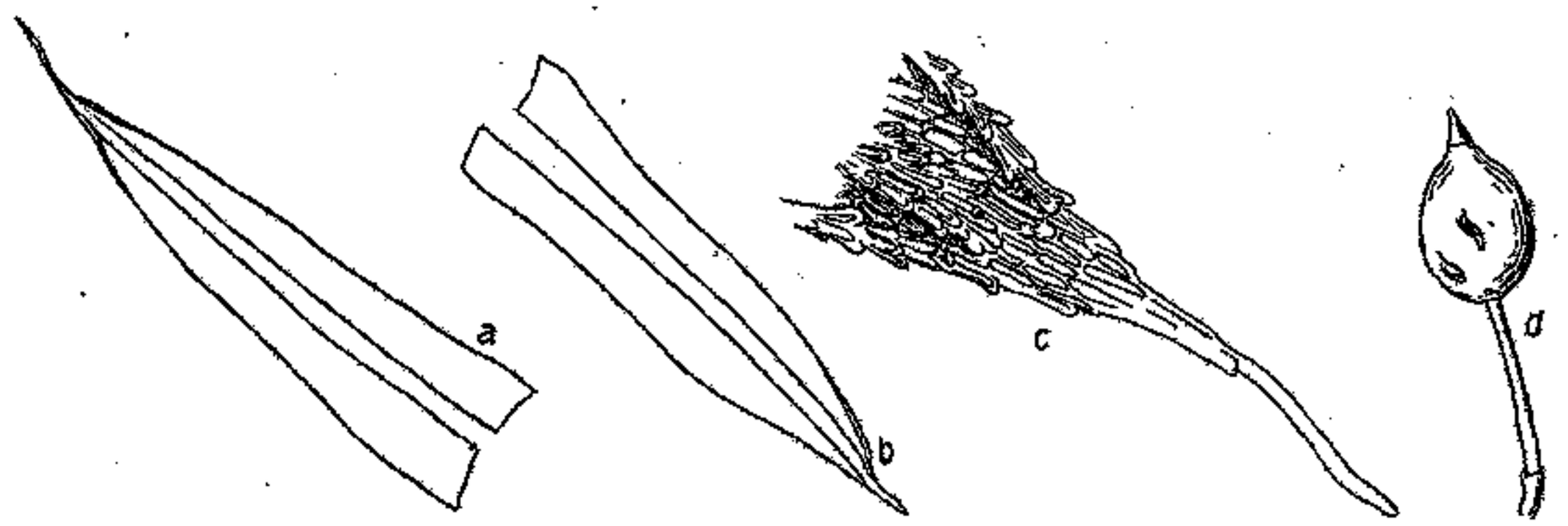


Fig. 3. Conostomum aequinoctiale forma breviseta. *a*, *b* Blätter; 31:1. *c* Blattspitze; 125:1. *d* Kapsel; 6:1.

ist in der reifen Kapsel zerdrückt. In der Ringzone der Kapsel sind die Exotheciumzellen etwas differenziert, kürzer, aber wenig tiefer als die gewöhnlichen Wandzellen, jedoch weniger tief als die Deckelzellen.

Die mit den reifen, aus dem Perichätium ausgefallenen Kapseln bedeckten Räschen machen den Eindruck, als ob die Sporenverbreitung auf die Vermittlung von Insekten, etwa Verschleppung der ganzen Kapseln durch Erdspinnen, eingerichtet sei. Beobachtungen in dieser Richtung habe ich allerdings nicht gemacht.

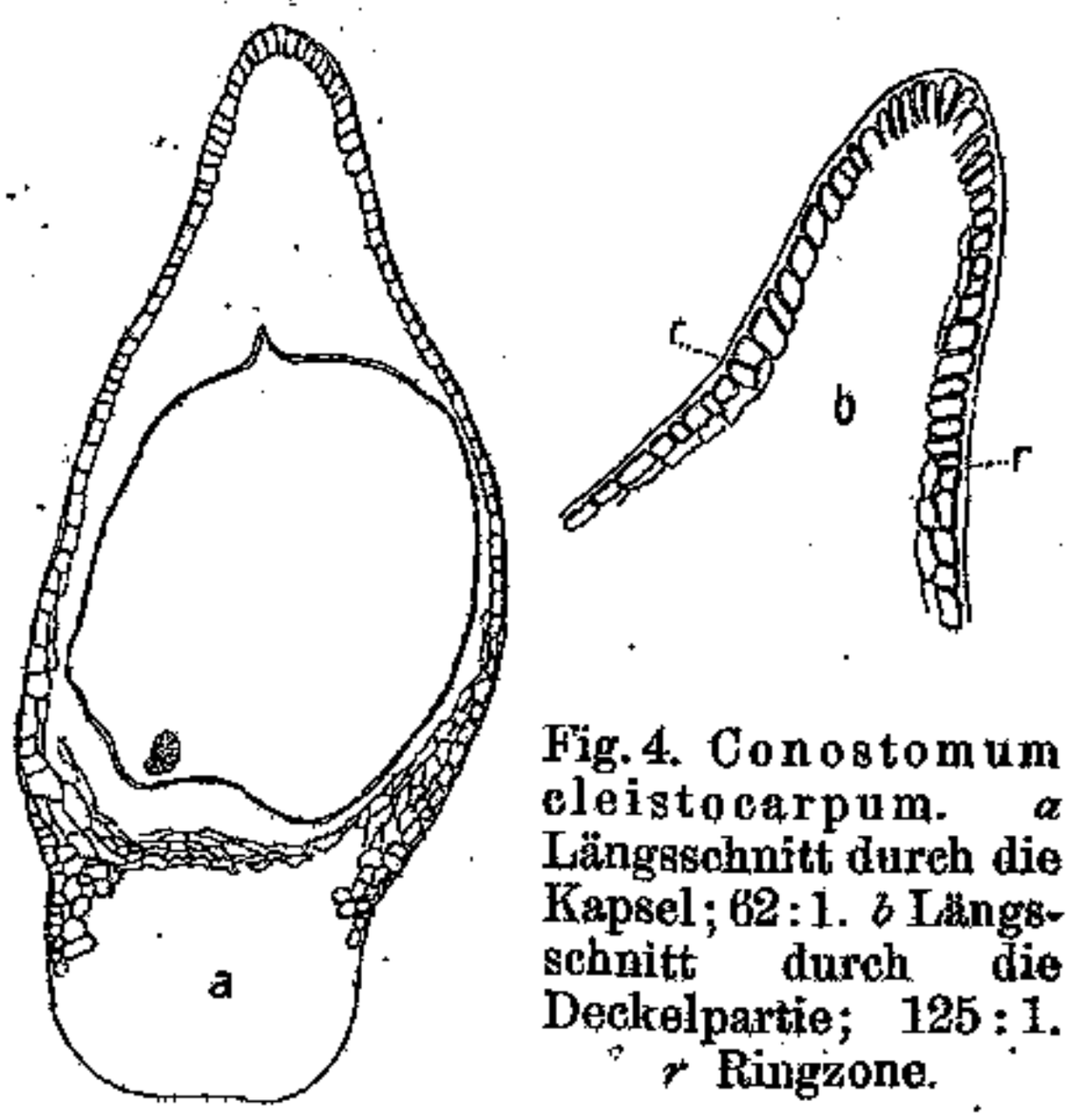


Fig. 4. Conostomum cleistocarpum. *a* Längsschnitt durch die Kapsel; 62:1. *b* Längsschnitt durch die Deckelpartie; 125:1. *r* Ringzone.

Jedenfalls ist so viel an der vorliegenden Pflanze zu erkennen, daß sie engstens verknüpft und generisch untrennbar mit Conostomum verbunden ist, obwohl sie den extremsten Grad der Kleistokarpie erreicht hat. Eine Forma breviseta von C. aequinoctiale (Nr. 3198/a meiner bolivianischen Sammlung) stellt wohl den ersten Schritt der Umbildung gegen C. cleistocarpum dar, läßt aber im Peristom keinen wesentlichen Unterschied von C. aequinoctiale erkennen.

Vielleicht wäre noch zu erwähnen, daß sowohl bei C. cleistocarpum wie bei der Var. apodum von Tr. Lorentzii reichliches Mate-

Fig. 5. Conostomum cleistocarpum. Längsschnitte durch die Kapselbasis und die Seta, bei *b* die Trennzone; 31:1. *c* 125:1.

rial vorlag. Es handelt sich also nicht etwa um einzelne, zwischen anderen Moosen herausgezupfte Stengel, wobei man Gefahr laufen würde, zufällige Mißbildungen zu erhalten, sondern um ausgedehnte Räschen,

mit zahlreichen vollentwickelten Sporogonen, deren Sporen durchweg normal ausgebildet waren. Versuche über die Keimfähigkeit derselben stehen zwar noch aus, sollen aber in nächster Zeit angestellt werden. Für bemerkenswert halte ich noch, daß unter den zahlreichen Individuen eines Räschens nie irgendeine Mittelform auftrat. Sie verhielten sich durchwegs gleichartig und in ihren biologischen Merkmalen konstant. Nur in den Räschen von Llavetal fand sich Tristichium Lorentzii f. typica und f. intermedia miteinander vermischt, aber auch hier in zwei scharf unterschiedenen, nicht durch Übergänge miteinander verbundenen Formen; in der Nähe wuchs, jedoch in reinen Räschen, T. mirabile. Dieses Aufsteigen ins Hochgebirge von T. mirabile, welches auch in tieferen Lagen vorkommt, ist ja eine Voraussetzung für den oben dargelegten Gang der Umbildung zu T. Lorentzii und dürfte sogar darauf hindeuten, daß diese Umbildung noch heute vor sich geht.

Wie dem nun in den Einzelheiten sei, jedenfalls besitzen wir hier zwei kleistokarpe Arten, über deren Entstehung aus stegokarpen Arten kein Zweifel mehr herrschen kann.

Beiträge zur Kenntnis der Blattentwicklung einiger phanerogamer Pflanzen.

Von **Friedr. Herrig.**

(Mit 26 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Während bei den Kryptogamen durch eine Reihe eingehender Arbeiten eine Analyse des Wachstums und der Zellteilungsvorgänge in der Sproßspitze und in den Blattanlagen gelungen ist, haben die bei den phanerogamen Pflanzen angestellten Untersuchungen bislang nicht zu dem gleichen Erfolge geführt. In ihren zu Anfang der 70er Jahre veröffentlichten Arbeiten über die Entwicklung der Stammscheitel der Phanerogamen gehen v. Hanstein, Russow, Schmitz und andere in der Hauptsache nur auf die Sonderung des Urmeristems in Dermatogen, Periblem und Plerom und die Differenzierung des letzteren in Grund- und Leitbündelgewebe ein.

Schmitz gibt allerdings in seiner Habilitationsschrift: „Beobachtungen über die Entwicklung der Sproßspitze der Phanerogamen" eine etwas genauere Untersuchung über die Entstehung der seitlichen Ausgliederungen mehrerer Dicotylen aus den verschiedenen Zellagen des Urmeristems, doch konnte er mit den damaligen Hilfsmitteln die einzelnen Teilungsschritte bei Anlage der jugendlichen Blätter und Sprosse nicht verfolgen. Immerhin sah er bereits, daß das Mesophyll des Blattes samt den in ihm liegenden Blattbündeln aus dem Periblem allein hervorgeht.

Mitte der 80er Jahre glaubte man bei den Phanerogamen ein dem der Kryptogamen entsprechendes Scheitelzellwachstum gefunden zu haben. Ich nenne die Arbeiten von Dingler: „Scheitelwachstum der Gymnospermen" und Korschelt: „Zur Frage über das Scheitelwachstum bei Phanerogamen", in denen die Ansicht vertreten wird, daß es sich bei den Phanerogamen um ein Wachstum mit einer Scheitelzelle handle. Dieser Ansicht trat Percy Groom, ein Schüler Strasburger's, in seiner 1885 erschienenen Mitteilung: „Über Vegetationspunkte der Phanerogamen" entgegen, aber zu einer überzeugenden Lösung des Problems kam er nicht.

Erst die neuere Zeit brachte wieder einzelne Untersuchungen auf diesem Gebiet, so diejenigen Haberlandts über die Sproßentwicklung bei Ceratophyllum demersum, in denen ausgeführt wird, daß im Sproßscheitel dieser Pflanze Dermatogen, Periblem und Plerom mit eigenen Initialen wachsen, und zwar das Plerom mit einer dreischneidigen Scheitelzelle, während die Zahl der Periblem- und Dermatogenzellen durch anti- und perikline Teilungen der Scheitelinitialen sich vermehrt.

Die letzten Arbeiten, die auf unser Thema Bezug haben, rühren von Léon Flot her. Sie führen den Titel: „Recherches sur la naissance des feuilles et sur l'origine foliaire de la tige." Eine genaue Analyse der Wachstumsweise der Sproßscheitel und der jungen Blattanlagen führt der Verfasser nicht durch.

Die Anregung zu den Untersuchungen, über die in dieser Arbeit berichtet wird, erhielt ich durch Herrn Geheimrat Haberlandt, in dessen Institut meine Arbeit entstand, und durch Herrn Professor Baur, für dessen Theorie der Periklinalchimären eine genauere Kenntnis der Blattentwicklung von größter Bedeutung ist.

Ich habe an einer Reihe von Objekten die Frage zu beantworten versucht. wie ihre Sproßscheitel aufgebaut sind, wie sie wachsen, aus welchen Elementen, und wie sich ihre Blattanlagen entwickeln.

Naturgemäß begann ich mit einfachsten Objekten. Um einen Überblick zu bekommen, welche Pflanzenscheitel geeignet seien, welche nicht, prüfte ich eine Anzahl Vegetationsspitzen auf ihre Brauchbarkeit für die beabsichtigte Untersuchung. Es waren dies folgende:

1. Elodea canadensis. (Rich.) Casp.
2. Elodea densa. (Planck) Casp.
3. Hippurus vulgaris. L.
4. Origanum vulgare. L.
5. Glechoma hederacea. L.
6. Salvia glutinosa. L.
7. Galium rubioides. L.
8. Ligustrum vulgare. L.
9. Honckenya peploides. L.

Von diesen neun Objekten, die sämtlich entweder quirlige oder dekussierte Blattstellung besitzen, erwiesen sich die beiden Elodea-Arten, Hippuris, Galium und Honckenya als für die weitere Untersuchung geeignet, während die anderen teils wegen der geringen Größe der meristematischen Zellen, teils wegen der nicht auffälligen Grenzen der verschiedenen Histogene (Dermatogen, Periblem und Plerom) wenig Aussicht auf Erfolg versprachen.

Zu den einfacheren Objekten gehören Elodea und Hippuris, zu den schwieriger zu untersuchenden dagegen Galium und Honckenya. Alle haben den Vorzug, durch ihre wirtelige oder dekussierte Blattstellung die Möglichkeit medianer Schnittführung zu erleichtern.

Methodisches.

Von dem untersuchten Material stammen Elodea und Galium aus dem Universitätsgarten. Hippuris ist in der Berliner Umgegend häufig und war daher leicht zu beschaffen. Honckenya fiel mir bei einem Besuch der Ostseeküste durch seine dicken fleischigen, ungestielten Blätter und das genaue Einhalten der dekussierten Blattstellung auf.

Alle Objekte fixierte ich stets an Ort und Stelle, um einem Schrumpfen des Gewebes vorzubeugen. Die Scheitel wurden sorgfältig herauspräpariert und, soweit wie möglich, von den darüber zusammenschließenden Blättern befreit. Damit die Fixierungsflüssigkeit nicht infolge des Anhaftens von Luftblasen ungleichmäßig einwirkt, ist ein Auspumpen der Luft mit einer Wasserstrahlluftpumpe zweckmäßig.

Die zuerst als Fixierungsflüssigkeit benutzte Juel'sche Lösung erwies sich zufolge der durch das Zinkchlorid verursachten Quellung

der Wände als ungünstig. Bessere Resultate ergaben Carnoy'sche Lösung in der Zusammensetzung: 6 Teile Alkohol abs., 3 Teile Chloroform, 1 Teil Eisessig und Chromessigsäure von der Zusammensetzung: Chromsäure 10 g, Essigsäure 15 ccm, Wasser 1000 ccm.

Die Einbettung der Objekte in Paraffin geschah in der üblichen Weise durch Überführung mittels Alkohol-Chloroform.

Die Schnitte wurden auf einem Minot'schen Mikrotom, Modell Leitz, hergestellt, die Schnittdicke betrug 5 μ. Geschnitten wurden von jedem Objekt etwa 150 Scheitel, um eine möglichst große Zahl verschiedener Entwicklungsstadien zu erhalten.

Gefärbt wurde mit Hämatoxylin-Eisenallaun und mit Eosin-Alkohol oder Eosin-Nelkenöl gegengefärbt.

Die Zeichnungen sind mit dem Zeichenprisma aufgenommen unter Verwendung der homogenen Immersion $^1/_{12}$, Apert. 1,30 und der Okulare 1 und 3 von Leitz: Die Vergrößerung war eine 500- und 800fache.

Eigene Untersuchungen.

Elodea canadensis und Elodea densa.

Die Untersuchung ergab, daß an den Scheiteln von Elodea canadensis und Elodea densa, abgesehen von den etwas größeren Zellen und den vielzähligeren Blattwirteln von Elodea densa, keine Unterschiede im anatomischen Bau auftreten.

Untersucht wurde Elodea canadensis schon von Kny (1878) und von Haberlandt (1880). Kny gibt an, daß die Grenze zwischen Plerom und Periblem keine scharfe sei, wörtlich sagt er: „Doch ist es mir aus der Stellung der gewöhnlich schon dicht unterhalb des Scheitels sich differenzierenden Luftkanäle und aus den beobachteten Zellteilungen zweifellos geworden, daß auch hier eine scharfe Sonderung zwischen Plerom und Periblem nicht besteht." Von Haberlandt wurde auf die Entstehung der Blätter hingewiesen, deren Mittelnerv nach ihm auf eine einzige Periblemінitiale zurückzuführen ist, welche entweder eine einfache Zellreihe auszubilden scheint, oder sich durch alternierend rechts und links gebildete Wände etwa nach Art einer zweischneidigen Scheitelzelle teilt.

1. Der Sproßscheitel.

Nach meinen Beobachtungen zeigen die Sproßscheitel beider Elodea-Arten drei deutlich voneinander geschiedene Histogene, Dermatogen, Periblem und Plerom, deren Grenzen sich ein Stück weit vom Scheitel nach rückwärts verfolgen lassen.

Während das Dermatogen anscheinend von einer Gruppe scheitelständiger Initialen ausgeht, findet man für das Periblem und das Plerom stets je eine Initialzelle.

Besonders deutlich ist die einzellige Spitze — die Scheitelzelle — des Pleroms, von welcher aus die Abgliederung der Zellen der Plerom-

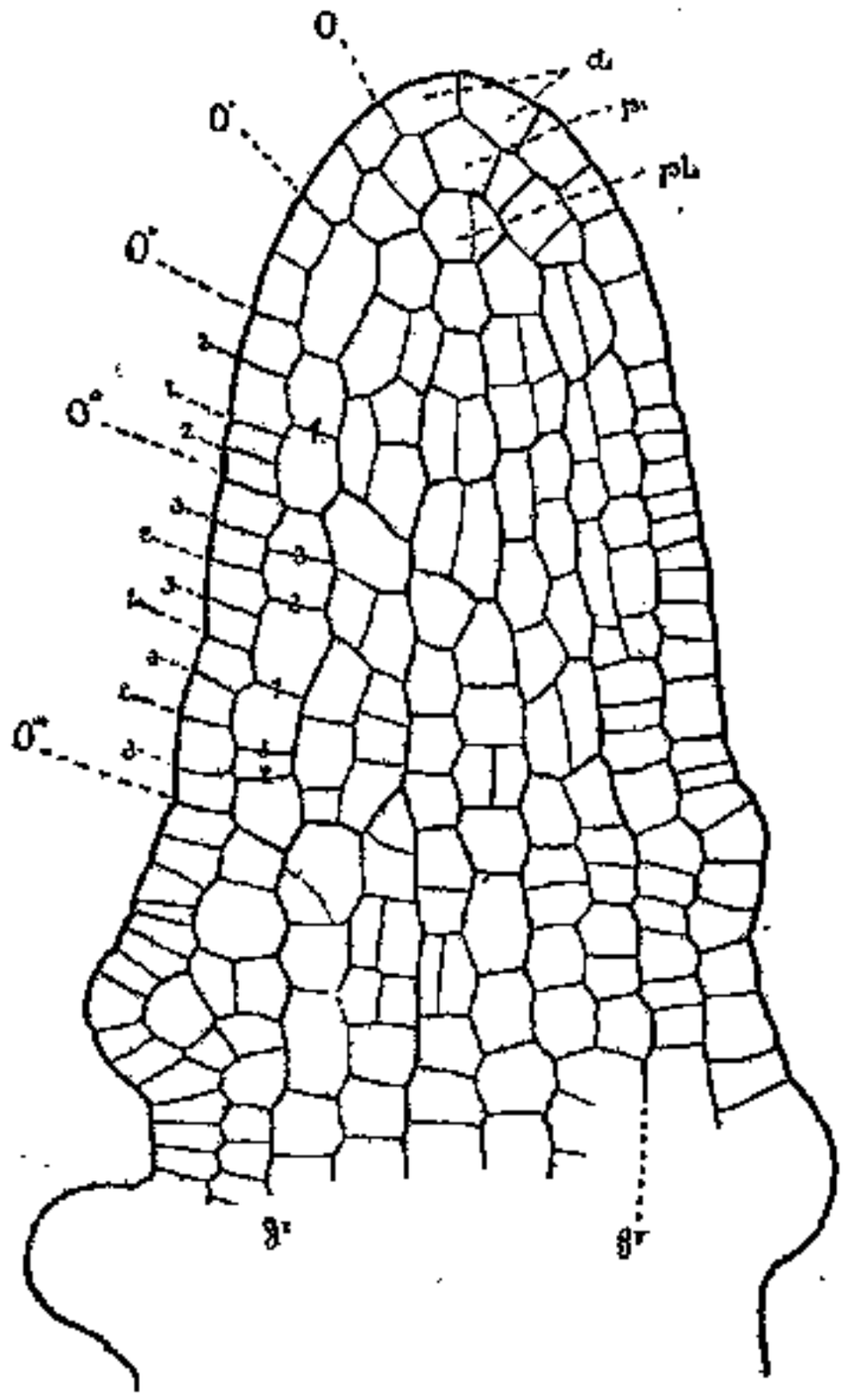


Fig. 1 [1]). Längsschnitt durch einen Scheitel von Elodea canadensis. *di* Dermatogeninitiale, *pi* Periblem-initiale, *pli* Plerominitiale. Die mit *o'*, *o''*, *o'''*, *o''''* bezeichneten Wände im Dermatogen entsprechen den Grenzen primärer Dermatogenzellen. Mit *1* sind die ersten Teilungswände innerhalb dieser Zellen bezeichnet, mit *2* die zweiten, mit *3* die dritten. Das gleiche gilt für die Bezeichnung der Periblemzellwände. Die ursprünglichen Zellgrenzen sind stärker ausgezogen. Vergr. ca. 200.

säule ziemlich regelmäßig stattfindet, so daß die Tochterzellen und ihre Teilungsprodukte an einem meiner Präparate in fast segmentaler Anordnung zu erkennen waren.

Fig. 1 stellt den medianen Längsschnitt durch einen Scheitel von Elodea canadensis dar, der zur näheren Erläuterung dieser Verhältnisse dienen mag. Die mutmaßlichen Initialen der drei Schichten sind mit *di* = Dermatogeninitiale, *pi* = Periblem-initiale und *pli* = Plerominitiale bezeichnet. Die Entstehungsfolge der älteren Wände ist zwar nicht mit absoluter Gewißheit, aber doch mit einiger Sicherheit zu verfolgen.

In der Zeichnung habe ich versucht, gewisse, aus einer Zelle hervorgegangene Zellkomplexe durch Linien verschiedener Stärke hervorzuheben. In der Höhe der Scheitelkuppe ist man sehr oft nicht im Zweifel, welche Zellen zu einem Komplex zusammenzufassen sind, dagegen hört weiter rückwärts die Möglichkeit einer Abgrenzung der Deszendenten einer Zelle von denen einer anderen auf.

Versuchen wir uns zunächst einen Begriff von der Wachstumsweise des Dermatogens zu machen. Die genauere Beobachtung der äußeren Begrenzungslinie des Dermatogens zeigt, daß gewisse Knickstellen schärfer hervortreten als andere, und daß an sie die dickeren antiklinen Wände ansetzen. Geeignet zu einer Analyse der Wachstums-

---

1) Die Buchstaben *gr* bezeichnen in allen Fällen die Grenze des Pleroms und des Periblems, *bl* eine Blattanlage.

vorgänge ist das Dermatogen der linken Seite der Fig. 1. Alle Zellen, die zwischen zwei mit *o* bezeichneten Linien liegen, stammen von je einer Mutterzelle ab. Die Teilungsweise der Zellen ist derart, daß zunächst jede von den Dermatogeninitialen abstammende Zelle antiklin halbiert wird (zwischen *o'* und *o''*), ihre Tochterzellen werden wieder halbiert (siehe die Zellen zwischen *o''* und *o'''*) usw. Aus einer Mutterzelle werden also zuerst zwei, dann vier und dann acht Zellen usw. Einzelne Abweichungen kommen vor. Wie viel mal die ursprünglichen Mutterzellen und ihre Deszendenten sich teilen, läßt sich nicht feststellen.

Je weiter die aus einer Mutterzelle hervorgegangenen Areale (zwischen *o'''* und *o''''*) vom Scheitel fortgerückt erscheinen, aus desto mehr Zellen bestehen sie (vgl. Fig. 1 links). Die beiden dem Scheitel nächstliegenden Areale sind zweizellig, das folgende vierzellig und das vierte achtzellig (Fig. 1 links). Auf der anderen Seite der Fig. 1 ist der Schnitt streckenweise auf der Grenze zwischen zwei zickzackförmig ineinander greifenden Dermatogenzelllängsreihen entlang gegangen. Die Zahl der getroffenen Zellen ist also hoch und die Zellen selbst erscheinen verhältnismäßig klein. Zu einer Analyse ist deshalb diese Seite nicht geeignet.

Die aus der Periblеminitiale gebildeten primären Periblemzellen teilen sich nicht ganz so regelmäßig antiklin. Hier und da treten auch perikline Wände auf. Bei rein antikliner Teilung findet zuerst Halbierung, dann Halbierung der Hälften statt usw. wie bei der Bildung der Dermatogenzellen. Die Entstehungsfolge der Periblemwände ist auf der linken Seite der Fig. 1 mit Zahlen bezeichnet. Auf der rechten Seite von Fig. 1 sind einige primäre Periblemzellen periklin geteilt. Das Periblem ist eine Strecke weit zweischichtig, ohne jedoch Zweifel über die Grenzen von Periblem und Plerom entstehen zu lassen.

2. Blatt und Seitenachse.

Fig. 2 zeigt einen fast medianen Scheitellängsschnitt von Elodea densa, welcher über die Entstehung und den Aufbau von Blatt und Seitensproß wichtige Aufschlüsse gibt.

In einiger Entfernung vom Scheitel sieht man auf der rechten Seite des Schnittes eine Reihe junger Blattanlagen verschiedenen Alters, die mit den Anlagen der linken Seite deutlich alternieren. Es gehören daher die Blattanlagen der rechten Seite etwa dem ersten, dritten, fünften usw. Quirl an, die der linken entsprechend dem zweiten, vierten und sechsten usw. Ihre Entwicklung haben diese Blattanlagen unzweifelhaft aus dem Dermatogen und dem Periblem allein genommen. Auf der

gleichen Seite befindet sich etwas tiefer am Stamm die Anlage eines jungen Seitensprosses, in dessen zentrale Partie sich die Zellen des Pleroms des Muttersprosses hineinschieben. Darüber hinweg läuft das einschichtige Periblem (Fig. 3).

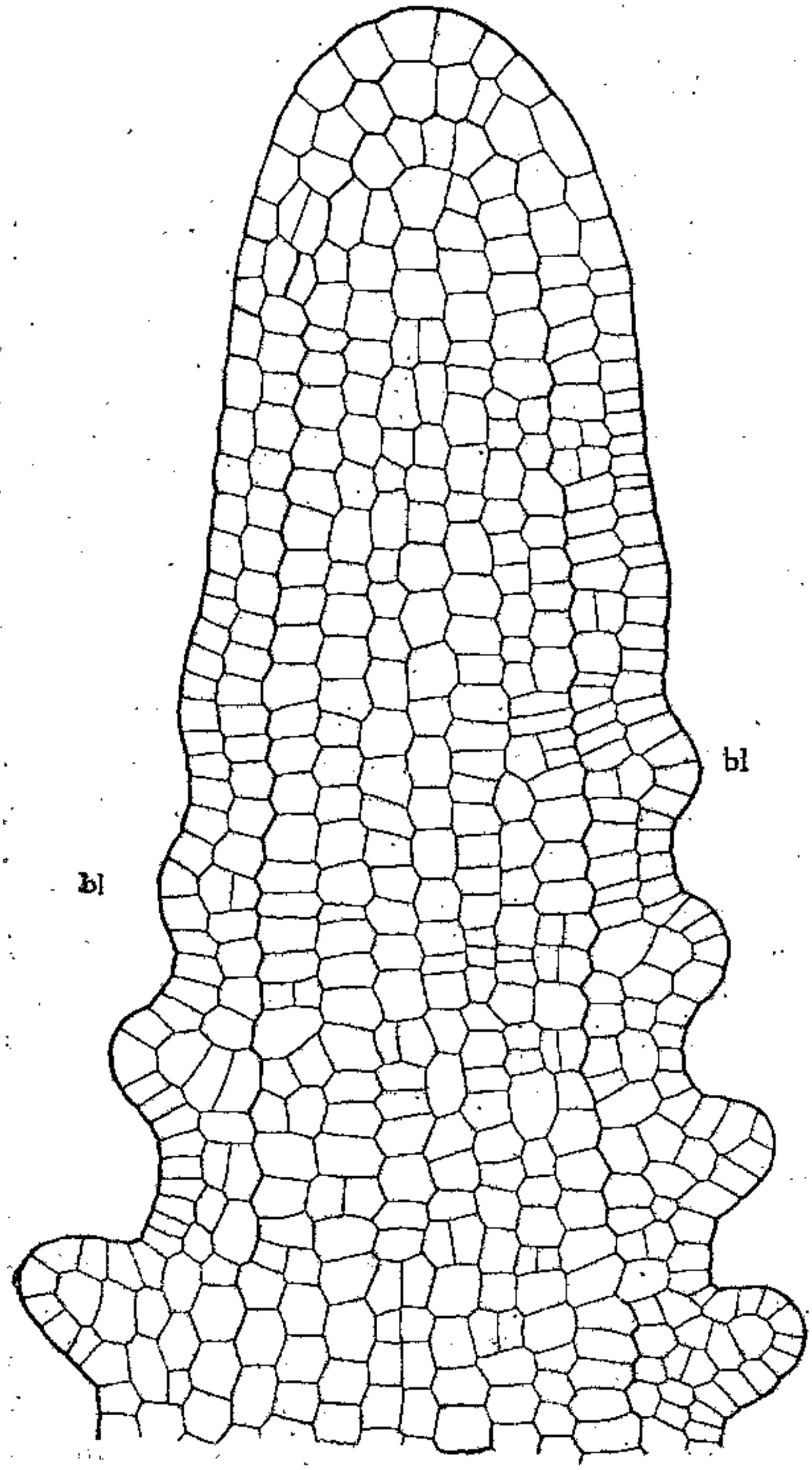


Fig. 2. Längsschnitt durch einen Scheitel von Elodea densa. Vergr. ca. 260.

Das Plerom wirkt also nur beim Aufbau des Seitensprosses mit, nicht bei dem des Blattes.

Verfolgen wir nunmehr die Entstehung der jugendlichen Blätter, so sehen wir in der Tat, wie schon Haberlandt fand, den Blattnerven aus einer Periblemzelle hervorgehen.

Es mag hier kurz daran erinnert werden, daß bei dem erwachsenen Blatt, abgesehen vom Mittelnerven, die Spreite nur aus zwei dem Dermatogen entstammenden Zellschichten besteht.

An tangenitalen Längsschnitten, welche die herablaufenden Reihen des Periblems getroffen haben, findet man günstigenfalls die Initialen des Blattnerven als einzelne, sich durch Plasmareichtum und Größe auszeichnende Zellen; meist sind sie aber schon

durch eine Wand geteilt (Fig. 4). Die weitere Aufteilung erfolgt durchaus verschieden, in einem Blatt so, im anderen anders.

Die Initialzelle teilt sich entweder durch eine tangentiale oder durch eine radiale Wand, und die Teilstücke bilden, in die Höhe und Breite wachsend, einen Buckel. Im weiteren Verlauf des Wachstums

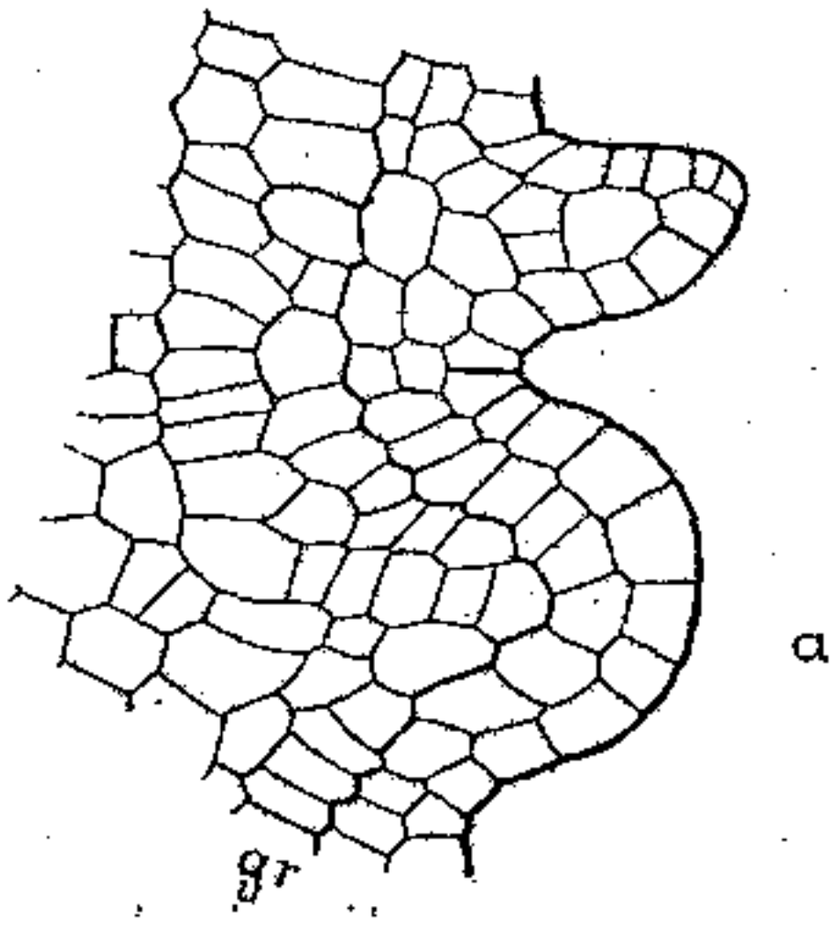


Fig. 3. Längsschnitt durch einen Seitensproß des in Fig. 2 dargestellten Scheitels von Elodea densa. Vergr. ca. 260.

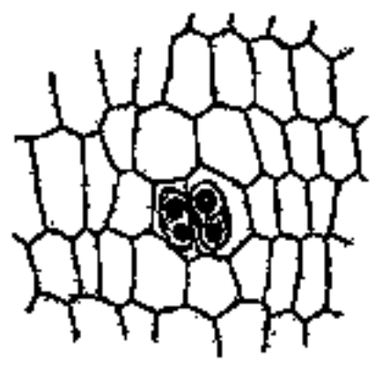


Fig. 4. Tangentialer Längsschnitt eines Scheitels von Elodia canadensis mit der Anlage eines Blattnerven in der Periblemschicht. Vergr. ca. 200.

vermehren sich mit der Zahl der Zellen naturgemäß die Möglichkeiten der Wandbildung. Auch die in den benachbarten Reihen liegenden Zellen beteiligen sich zunächst am Wachstum, bleiben jedoch hinter der mittleren Hauptinitiale zurück und stellen ihr Wachstum bald gänzlich ein. So kommt es, daß man auf einer Serie von tangentialen Längsschnitten,

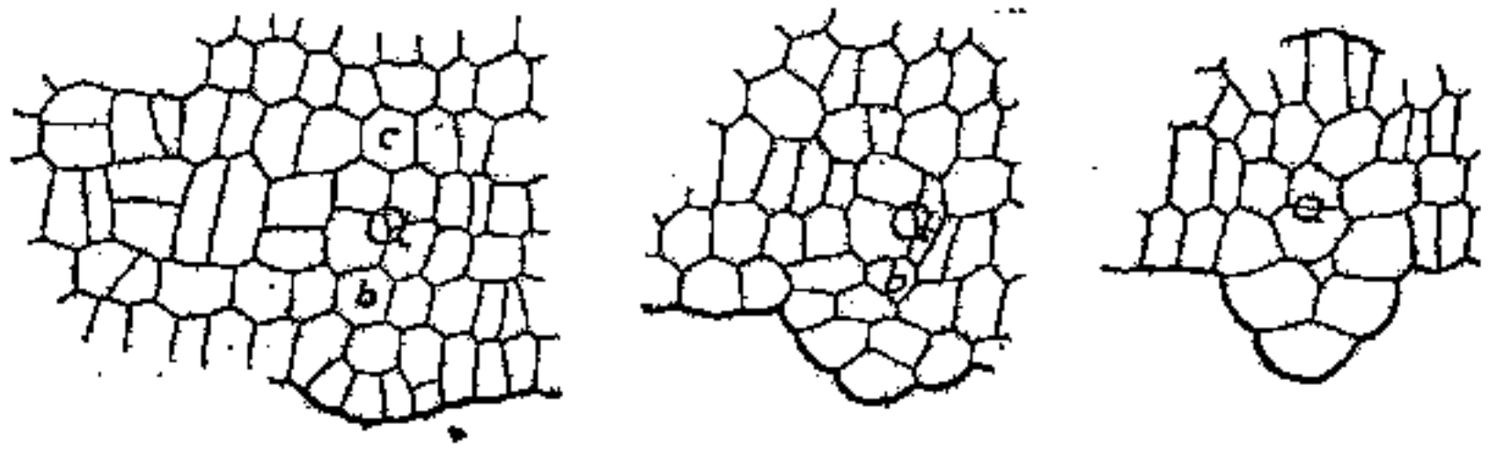


Fig. 5, 1—3. Tangentiale Längsschnitte durch einen Scheitel von Elodea canadensis, in welchem ein junges Blatt in verschiedenen Höhen quergeschnitten ist; *Aa* die Zellen, aus denen der Blattnerv hervorgeht. Vergr. ca. 200.

welche ein junges Blatt quer treffen, von außen nach innen fortschreitend, zuerst die der „Hauptinitiale“ (*a* in Fig. 5) entstammende Zellreihe schneidet, und dann erst die zum Teil mit emporgewachsenen Zellen *b* und *c* (Fig. 5) findet. Den ersten tangential oder radial verlaufenden Teilungswänden der Initialzelle folgen zu

diesen rechtwinklige Wände, so daß die ursprüngliche Zelle in drei bis vier Zellen zerlegt wird.

Ein junges Blatt hat auf dem medianen Längsschnitt in der Regel ein Aussehen, wie es die Fig. 6 illustriert. Die den Blattnerven bildende Periblemzelle ist in diesem Falle zuerst durch die Perikline 1 in eine innere und eine äußere Zelle zerlegt worden. Die letztere ist nach dem Auswachsen ebenfalls periklin durch Wand 2 geteilt worden. Dann ist in der mittleren Reihe die Wand 3 aufgetreten. Die in Fig. 6 mit 1—3 bezeichneten Wände findet man in Fig. 7 mit Leichtigkeit wieder, und es ist ohne weiteres ersichtlich, wie sich die in Fig. 6 aus der einen Periblemzelle hervorgegangenen Deszendenten weiter geteilt haben.

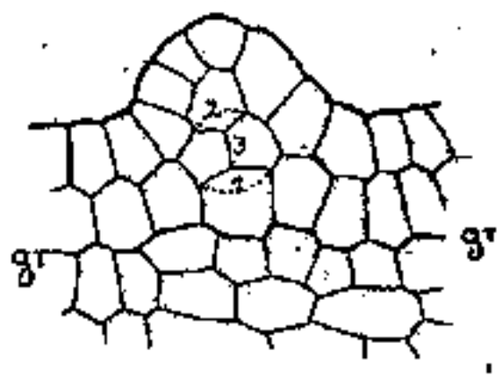


Fig. 6.

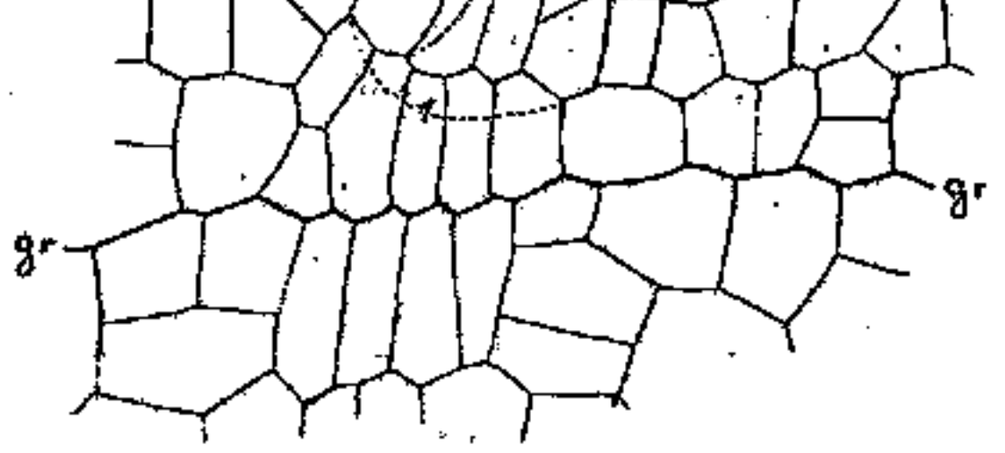


Fig. 7.

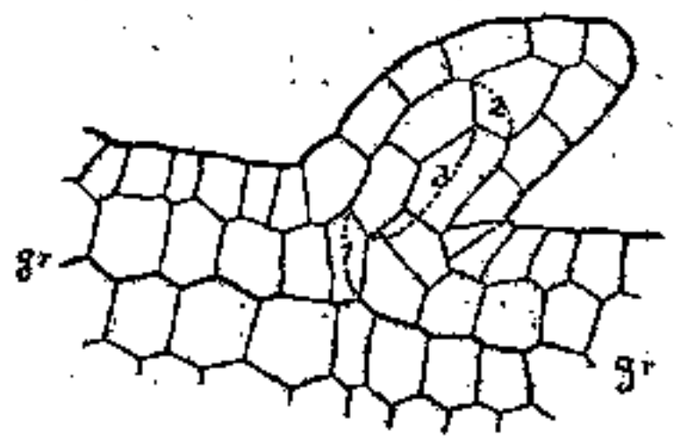


Fig. 8.

Fig. 6. Längsschnitt durch eine junge Blattanlage von Elodea canadensis. Vergr. ca. 200.
Fig. 7. Längsschnitt durch ein älteres Blatt von Elodea densa. Vergr. ca. 300.
Fig. 8. Längsschnitt durch ein älteres Blatt von Elodea canadensis. Vergr. ca. 200.

Etwas schwerer ist die Fig. 8 zu verstehen. Hier sind die Wände mutmaßlich in der Folge der beigeschriebenen Zahlen aufgetreten. In solchen Fällen sieht der ältere Zustand so aus, als sei der Blattnerv mit zweischneidiger Scheitelzelle gewachsen.

Verfolgen wir die Anlage des Blattnerven auf einer Serie von Querschnitten durch ein junges Blatt, so sehen wir, unter Vernachlässigung sekundär auftretender Teilwände, eine ähnliche Zellanordnung auf allen Querschnitten wiederkehren. Ein Beispiel dafür gibt die Blattquerschnittserie in Fig. 9.

Während das jugendliche Blatt sich zunächst an seinem apikalen Ende verlängert, haben die älteren Blätter ein ausgesprochen basales Wachstum. Auf Längsschnitten zeigt die untere Hälfte älterer Blätter

eine reiche Zahl von Zellteilungen und kleine Zellen, dagegen die obere verhältnismäßig große Zellen.

Die unter der Ansatzstelle des jungen Blattes liegenden Zellen des Periblems und des Pleroms erfahren eine Reihe von antiklinen Teilungen, durch welche sie zu Prokambiumzellen für die Blattspurstränge werden, die den Anschluß des Blattnerven an das Bündel des Stammes vermitteln (Fig. 7).

Das Ergebnis der Untersuchung wäre somit dahin zusammenzufassen, daß im Scheitel von Elodea eine Sonderung in drei Histogene

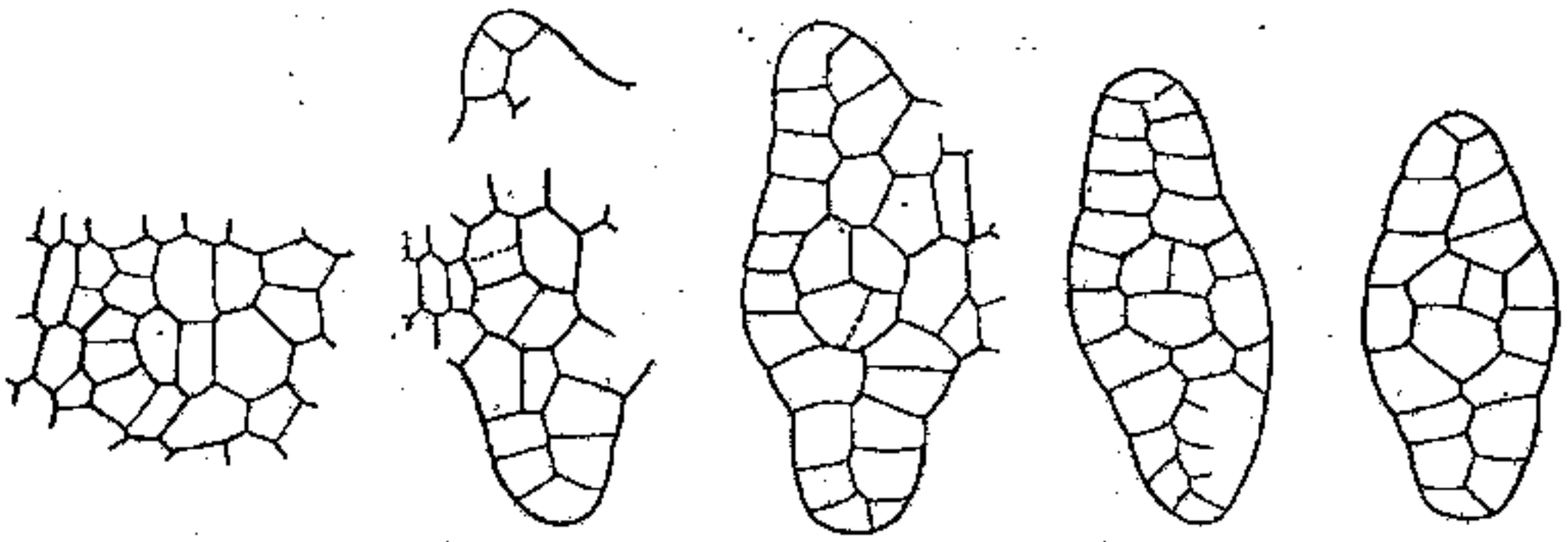


Fig. 9. Querschnittsserien durch junge Blätter von Elodea canadensis. Vergr. ca. 200.

besteht, deren jedes mit einer oder mehreren Initialen wächst. Das Blatt entsteht mit Ausnahme des Blattnerven, der einer Zelle des Periblems entstammt, ausschließlich aus dem Dermatogen.

Hippuris vulgaris.

Auch Hippuris vulgaris ist in bezug auf den Bau seines Scheitels bereits mehrfach untersucht worden, zuerst von Sanio und de Bary, später von Kny (1878), Schoute (1903) und Kniep (1904). Der schlanke Stammscheitel besitzt ein einschichtiges Dermatogen und drei bis fünf Mantellagen von Periblemzellen, die das Plerom kappenförmig umgeben und am Scheitel lückenlos aneinander schließen. Die Blätter stehen in etwa acht- bis zwölfzähligen Wirteln, alternieren, sind verhältnismäßig klein und einfach gebaut und bieten ein relativ günstiges Untersuchungsobjekt.

Daß Plerom und Periblem immer getrennte Initialen haben, möchte ich zwar nicht mit absoluter Gewißheit behaupten, doch aber für wahrscheinlich halten. An den meisten Präparaten ist die Sonderung unverkennbar (vgl. Fig. 10). Bisweilen tritt allerdings die Grenze in den Schnitten nicht deutlich hervor, aber diese Tatsache kann sehr wohl in ungünstiger Schnittführung ihre Erklärung finden.

Kny gibt an, daß er in der innersten, eventuell auch in der zweitinnersten Periblemlage tangentiale Teilungen habe auftreten sehen und schließt daraus, daß das Periblem an das Plerom Schichten abgebe, daß also keine streng geschiedenen Histogene vorhanden seien. Dieser Schluß scheint mir nicht gerechtfertigt zu sein.

Schoute dagegen vertritt die Ansicht, daß aus dem Plerom die Endodermis und die anstoßende innerste Rindenschicht hervorgehe.

Tangentiale Teilungen im Periblem treten zwar auf und führen zu einer Verdoppelung der einzelligen Periblemlagen auf Quer- und Längsschnitten, bleiben aber, wie wir sehen werden, als aus einzelnen Periblemzellen hervorgehende Zellkomplexe kenntlich, und es ist klar, daß sie sich nicht am Aufbau des Zentralzylinders beteiligen. Es besteht vielmehr die strenge Sonderung der Histogene, die schon Sanio und de Bary beschreiben, und von deren Vorhandensein sich in neuer Zeit Kniep wieder überzeugte.

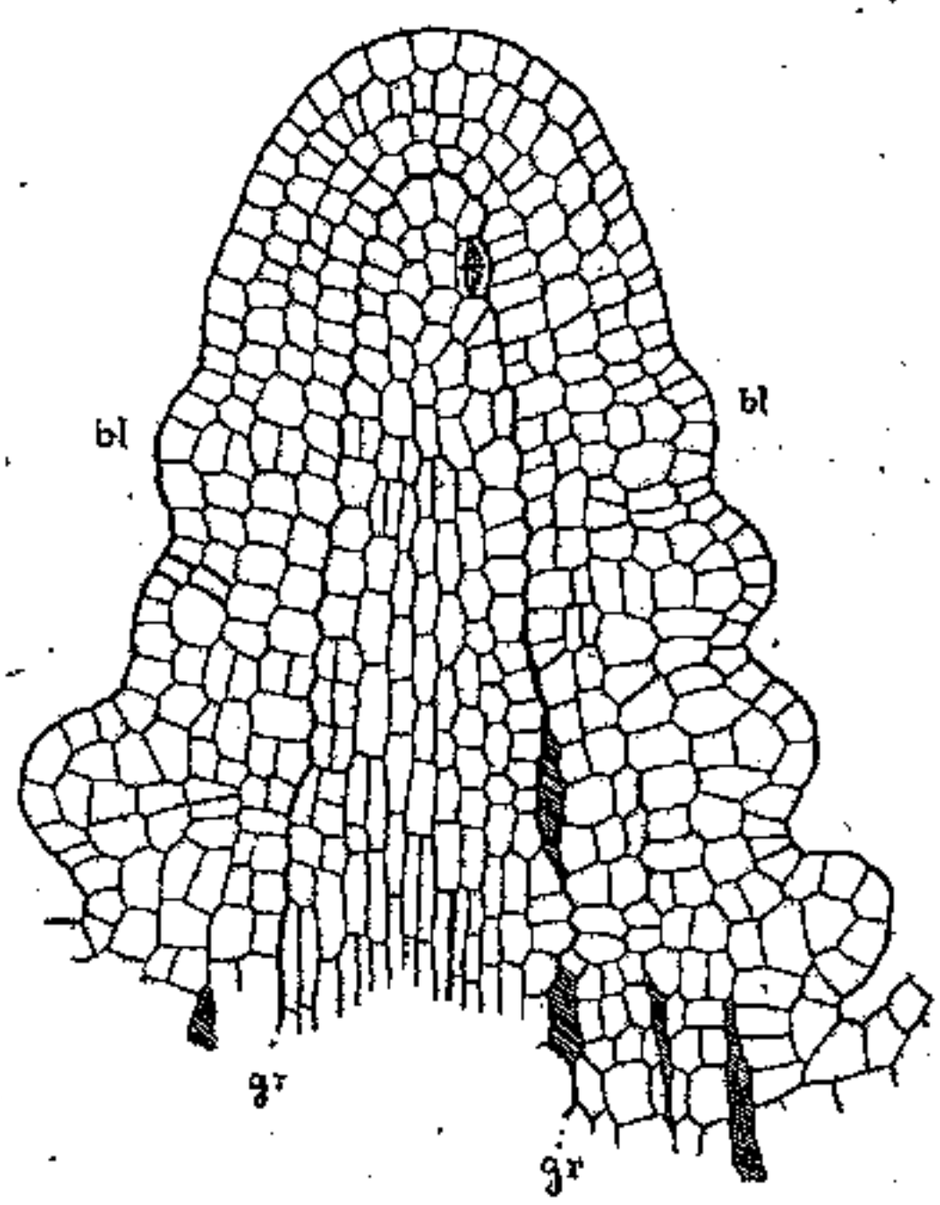


Fig. 10. Medianer Längsschnitt durch einen Scheitel von Hippuris vulgaris. Vergr. ca. 200.

Betrachten wir den in Fig. 10 dargestellten medianen Längsschnitt eines Hippurisscheitels, so sehen wir, daß der Plerомkörper in diesem Falle von nur drei Periblemzellagen umgeben wird. Das Verhalten dieser Schichten in bezug auf ihr Teilungsvermögen ist ungleich. Während wir in den beiden inneren Mantellagen — besonders auf der rechten Seite des Schnittes — neben queren viele tangentiale Teilungen beobachten, deren Zahl sich in den einzelnen ursprünglichen Periblemzellen mit steigender Entfernung vom Scheitel vermehrt, legt sich die subepidermale Schicht einzellreihig im ganzen Verlauf des Schnittes darüber.

Die ersten Wände, die in der äußersten Periblemschicht auftreten, werden bei der Anlage junger Blätter gebildet, deren jüngste Stadien wir auf Längsschnitten dicht unter dem Scheitel als schwache Vorwölbungen der Epidermis mit einem darunter befindlichen, durch tangentiale Teilung entstandenen Zellenpaar beobachten (Fig. 10 *bl*).

Suchen wir jetzt auf Querschnitten dieses Stadium der Blattentwicklung wiederzufinden und verfolgen wir zu diesem Zweck eine Reihe von Querschnittsbildern einer Schnittserie. Beginnen wir mit Schnitt Nr. 4 (Fig. 11) — mit Nr. 4 bezeichne ich den vierten Schnitt der Serie, der Pleromgewebe enthält —, so erkennen wir, daß das Plerom aus einem einzellschichtigen Ring und einer zentralen Zelle besteht. Diese Zellen entstehen offenbar so, daß eine an der Pleromspitze liegende Initiale gleichsam als vielseitige Scheitelzelle nach den Seiten und nach unten Elemente abschneidet.

Da das Periblem auf tangentialen Schnitten durch die einzelnen Scheitelkappen nie ähnliche Bilder zeigt wie das Plerom, so muß ich annehmen, daß die Bildungsweise beider Histogene verschieden ist und die Histogene selbst von Anfang an voneinander unabhängig sind. Zu

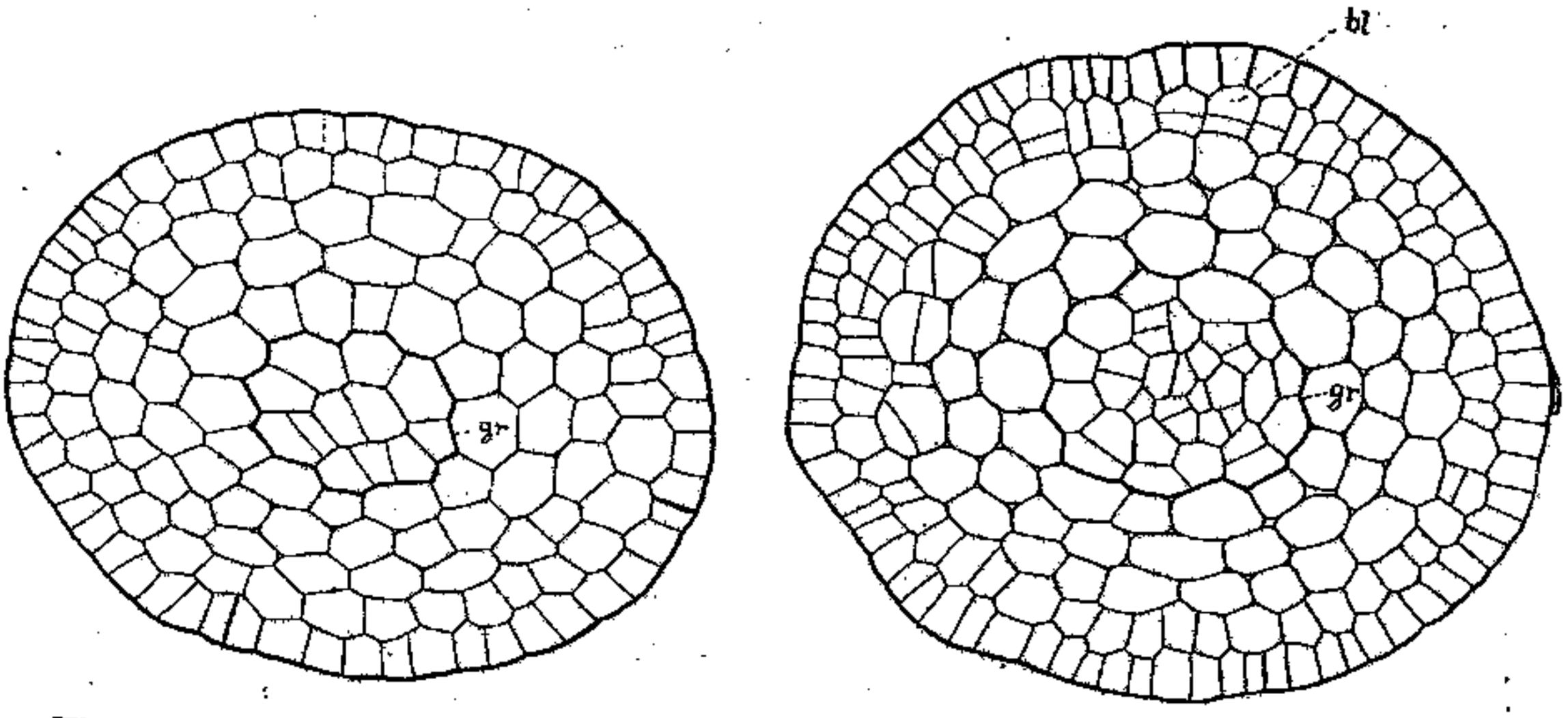


Fig. 11 und 12. Zwei Querschnitte durch den Stammscheitel von Hippuris vulgaris, einer Schnittserie entnommen. Vergr. ca. 300.

vollkommener Klarheit hierüber konnte ich nicht gelangen, trotzdem ich eine große Anzahl von Objekten untersuchte.

Um den Pleromkörper ziehen sich vier Zellkreise (Fig. 11), die Querschnitte der vier Mantellagen des Periblems. Ihre äußerste wird durch das einschichtige Dermatogen umschlossen. In Fig. 11 haben die Periblemzellen noch in allen vier Kreisen die gleiche Größe, aber in der Innigkeit des Verbandes der Zellen untereinander ist schon ein Unterschied zu bemerken.

Während die Zellen der subepidermalen Schicht eng zusammenschließen und radial gestreckt erscheinen, treten an den Kanten der Periblemzellen der drei inneren Kreise bereits kleine Interzellularräume auf, mit anderen Worten, die Zellen zeigen das Bestreben sich abzurunden.

Schnitt Nr. 5 bot nichts Neues, dagegen waren in Schnitt Nr. 6 die Unterschiede zwischen den Zellen der verschiedenen Periblemschichten auffälliger geworden. Die Zellen der inneren Periblemringe waren zunächst gewachsen, ohne sich zu teilen, während sich im äußersten Periblemring zahlreiche radiale Wände einschoben. Gleichzeitig war in der subepidermalen Schicht die erste tangenitale Zellteilung aufgetreten. Es war hier die erste Blattanlage am obersten Knoten getroffen.

Der folgende Schnitt Nr. 7 zeigte in der äußersten Periblemlage keinerlei tangenitale Wände, fiel also in ein Internodium.

Dagegen traten in Schnitt Nr. 8 am zweiten Knoten schon mehrere tangenitale Teilwände auf. Die Differenz zwischen den Zellgrößen des ersten und des zweiten bis vierten Periblemkreises war noch bedeutender geworden und das Plerom hatte an Stärke zugenommen.

In Schnitt Nr. 9 waren in der äußersten Periblemschicht nur zwei tangentiale Wände zu finden, die subepidermalen Zellen schienen infolge radialer Teilungen gestreckter.

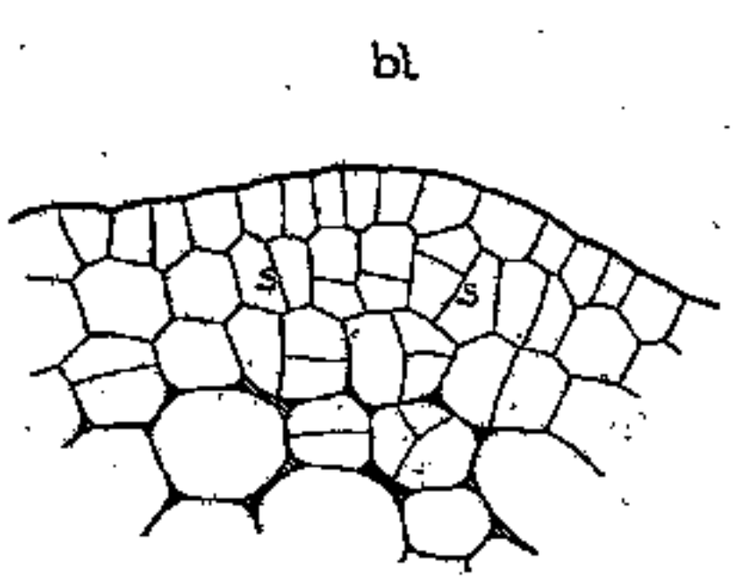


Fig. 13. Teil eines Stammquerschnittes von Hippuris vulgaris mit den ersten Teilungen in der äußersten Periblemschicht. Vergr. ca. 300.

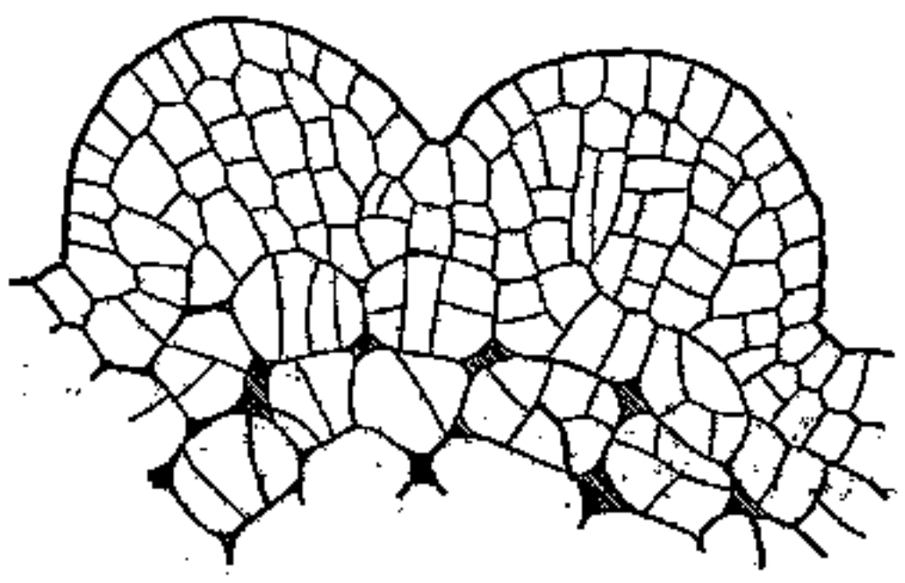


Fig. 14. Ältere Blattanlagen von Hippuris vulgaris aus einem Scheitelquerschnitt. Vergr. ca. 260.

Der nächste Schnitt Nr. 10 (Fig. 12) hatte den dritten Knoten getroffen. Die Größenzunahme der Interzellularräume ist unverkennbar. In der zweiten Periblemschicht sind einige Teilwände von regelloser Orientierung aufgetreten, und die äußerste weist zahlreiche tangentiale Wandbildungen auf. Betrachtet man die Lage der tangential geteilten Zellen zueinander, so findet man sie zu Gruppen vereint an vier Stellen, je zwei oder drei zusammen.

Die Bedeutung dieser Gruppierung ist nicht schwer zu erraten. Jede Gruppe entspricht einer Blattanlage. Ältere Entwicklungsstadien lassen darüber keinen Zweifel. In Fig. 13 hat sich jede der drei zu einer jungen Blattanlage gehörenden Zellen der ersteren Periblemschicht bereits einmal oder zweimal geteilt, die mittlere Zelle zuerst radial,

ihre beiden Deszendenten tangential. Die rechts und links davon liegenden Zellen haben jedoch als erste Wand je eine schief orientierte (*s*, *s'*) eingeschoben, auf welche in einem Falle (Fig. 13) wieder eine Querwand folgt.

Der weitere Verlauf der Entwicklung geht aus Fig. 14 hervor. Der Schnitt, nach dem sie entworfen ist, ensstammt derselben Serie, wie die ersten Querschnitte. Das junge Blatt hat sich gestreckt und aus dem mittleren Zellkomplex ist durch Teilung der Zellen ein Zellstrang hervorgegangen, welcher das Prokambium des späteren Blattbündels liefert. Aus den Nachbarzellen rechts und links, die wir sich zuerst schief teilen sahen, geht dagegen durch abwechselnd perikline und antikline Wandbildung das Mesophyll der seitlichen Teile der Blattspreite hervor.

Noch in diesem vorgeschrittenen Stadium der Entwicklung ist die Grenze zwischen der ersten und der zweiten Periblemschicht deutlich zu erkennen. Die Zellen der drei inneren Periblemlagen sind gewachsen und haben mehrfache Teilungen erfahren. Die durch Teilung aus einer Zelle entstandenen Tochterzellen sind zu je einer scharf begrenzten Gruppe vereinigt. Die Interzellularräume lassen schon die Anordnung der späteren Luftgangkreise erkennen. Nie beobachtet man einen Interzellularspalt unter der Anlage eines Blattbündels. An dieser Stelle bleibt die Verbindung mit dem leitenden Strange des Pleroms gewahrt.

Zur Beobachtung der einzelnen Blattentwicklungsstadien auf Längsschnitten sind nur median geführte Schnitte brauchbar. Zuerst erfolgt, wie schon erwähnt wurde, in den dem Periblem angehörenden Initialzellen eines jungen Blattes die Anlage einer tangentialen Wand. Auf dem Scheitellängsschnitt in Fig. 10 befinden sich mehrere solcher Stadien (Fig. 10*bl*). Die zuerst quergeteilte Periblemzelle stellt, wie wir sehen werden, die Initialzelle des Blattbündels dar.

Die beiden Tochterzellen wachsen und teilen sich abermals durch Querwände, so daß eine Zellreihe entsteht, die aus der ersten Periblemschicht gleichsam vorgestreckt wird und das Dermatogen vor sich herschiebt. Der in Fig. 15 dargestellte Schnitt gibt dafür ein Beispiel.

Mit der Anlage des Blattnerven schieben sich die oben und unten anstoßenden Periblemzellen ebenfalls vor; wenn auch schwächer. Auch sie erfahren reiche Querteilungen und bilden die obere und untere Mesophyllschicht des Blattes (Fig. 16).

In der mittleren Zellreihe treten, sobald das junge Blatt eine gewisse Größe erreicht hat, zahlreiche Längsteilungen auf, welche die ur-

sprünglich mehr oder weniger kubischen Zellen in gestreckte Prokambiumzellen des Blattbündels umwandeln.

Fig. 17 zeigt dieses Stadium an einem älteren Blatt.

Die Mitte wird von dem meristematischen Blattbündel eingenommen, in dessen unterem Teil die Bildung von Prokambiumzellen bereits vorgeschritten ist. Die Zellen sind gestreckt und ihre Kerne länglich. Weiter gegen die Blattspitze hin sind noch alle Übergangsstadien zu Zellen der primär angelegten Zellreihe zu finden. Auf der dorsalen und ventralen Seite sieht man diejenigen Zellreihen des Mesophylls, welche aus den anderen, an der Blattbildung beteiligten Zellreihen der äußersten Periblemschicht in das Blatt hineinbiegen.

Der Blattnerv läßt sich an diesem Schnitte nicht bis zur äußersten Spitze des Blattes verfolgen, wie nach Fig. 16 zu erwarten wäre, da der Schnitt das Blatt nicht genau median trifft, sondern durch die mehr seitlich gelegenen Teile des Mesophylls geht.

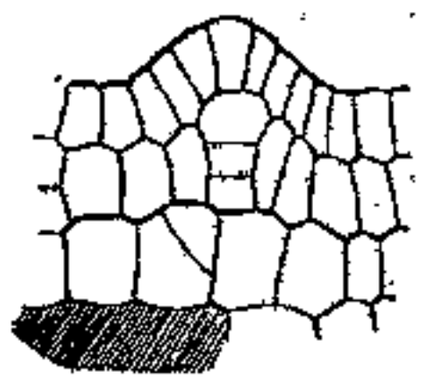


Fig. 15.

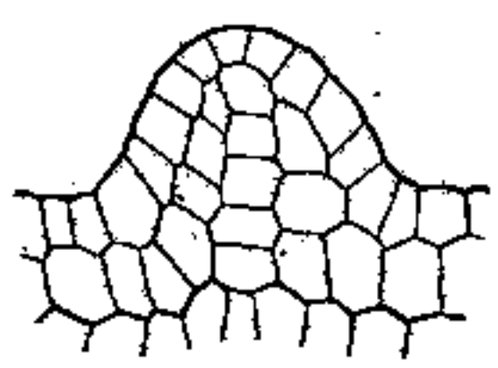


Fig. 16.

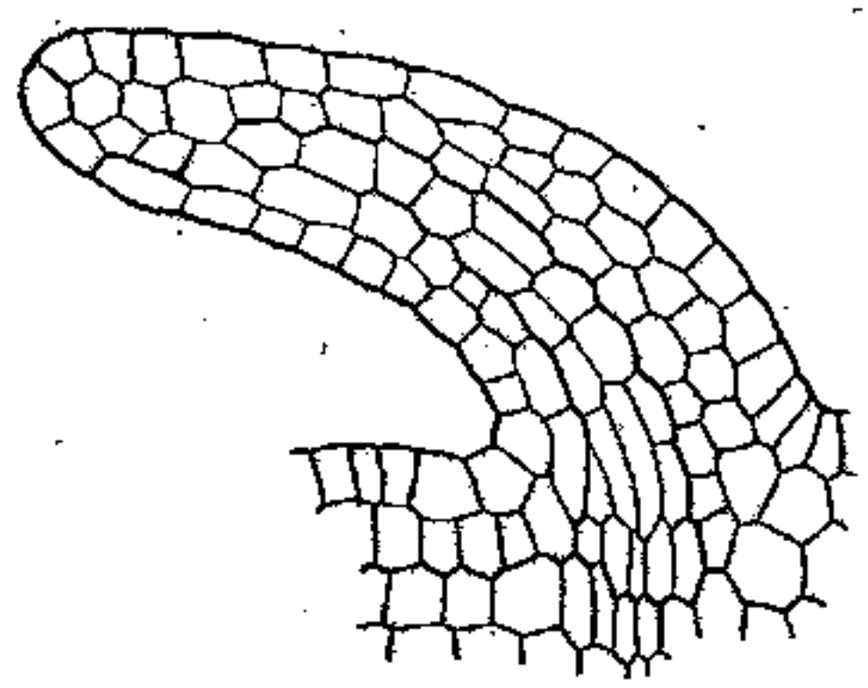


Fig. 17.

Fig. 15 u. 16. Blattanlagen von Hippuris vulgaris im Längsschnitt. Vergr. ca. 300.
Fig. 17. Medianer Längsschnitt durch ein junges Blatt von Hippuris vulgaris. Vergr. ca. 300.

In der Fläche findet die Verbreiterung der Mesophyllplatten durch perikline und antikline Teilungen statt. Es sei hier nochmals auf Fig. 14 verwiesen.

Das Ergebnis der Untersuchung ließe sich somit dahin zusammenfassen, daß bei Hippuris im Scheitel drei getrennte Histogene vorhanden sind, wie schon früher Sanio und de Bary annahmen und in neuerer Zeit Kniep bestätigte. Die Epidermis des Blattes geht aus dem Dermatogen, das gesamte Mesophyll und das Blattbündel aus der äußersten Periblemlage hervor.

Die ersten Entwicklungsstadien der Blätter von Hippuris vulgaris zeigen eine auffallende Ähnlichkeit mit denen der Blätter von Cerato-

phyllum demersum, die Haberlandt untersucht hat. Man vergleiche z. B. meine Fig. 16 mit Haberlandts Fig. 3 auf Taf. V.

Galium rubioides.

Galium rubioides gehört zu denjenigen Galiumarten, bei denen durch das „Verwachsen" je zweier Nebenblätter aus einem ursprünglich scheinbar sechszähligen Wirtel ein scheinbar vierzähliger wird. Da die Stellung der Blätter die dekussierte ist, so ist man also auf Längsschnitten nicht ohne weiteres über die Natur einer jungen „Blattanlage" im klaren. Das Vorkommen von Achselsprossen allein läßt entscheiden, ob man es in dem gegebenen Falle mit einem Blatt oder mit einem Nebenblatt zu tun hat. Sind auf einem Längsschnitt einige Blätter mit Achselsprossen getroffen, so läßt sich durch einfaches Abzählen feststellen, welche Anlagen Blattanlagen und welche Nebenblattanlagen sind.

Der Längsschnitt in Fig. 18 gibt uns Aufschluß über die Verteilung der Histogene.

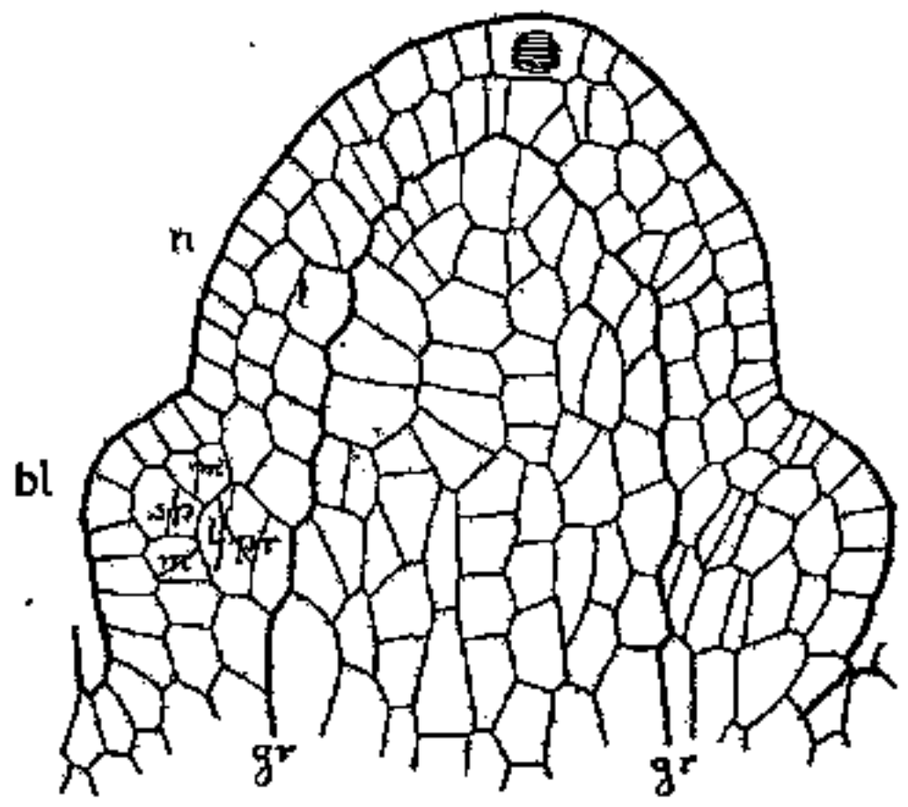


Fig. 18. Medianer Scheitellängsschnitt von Galium rubioides. Vergr. ca. 260.

Auf das einschichtige Dermatogen folgt das ursprünglich gleichfalls einschichtige Periblem. Aber schon wenige Zellen vom Scheitel entfernt treten in ihm tangentiale Teilungen auf, welche es mehrschichtig werden lassen. Die Mitte des Schnittes wird vom Plerom eingenommen.

Über Form, Zahl und Art der Teilungen der Scheitelinitialzellen ließ sich nichts feststellen, doch scheinen alle drei Histogene mit getrennten Initialen zu wachsen. Fertigt man eine Serie sehr dünner Querschnitte der obersten Scheitelregion an — ich schnitt 4 μ dick —, so ergeben sich für Dermatogen, Periblem und Plerom Zellnetze, die sich in keiner Weise in genetischen Zusammenhang bringen lassen.

Kehren wir zur Betrachtung unseres Längsschnittes in Fig. 18 zurück. Das Periblem ist unterhalb des Scheitels durch tangentiale Teilungen zweischichtig geworden und bildet bei *bl* unter reichen Zellteilungen mit dem Dermatogen zusammen eine junge Blattanlage. Die Zellgruppe *m*, m^1, *sp*, *pr* ist zweifellos aus einer primären Periblemzelle hervorgegangen. Die zuerst eingeschobene Wand dürfte *t* sein, welche der tangentialen Wand *-t-* bei *n* entspricht, womit in diesem Falle die Anlage eines Nebenblattes eingeleitet wird. Von den so entstandenen

beiden Zellen wird die äußere zur eigentlichen Initialzelle für das Mesophyll und das Leitbündelgewebe des neuen Blattes. Auf die Wand *t*- setzen sich zwei radiale Wände, die die äußere Zelle in *m*, *sp* und *m'* zerlegen. In dieser neu entstandenen Gruppe ist die mittlere Zelle *sp* an der Bildung des Blattbündels beteiligt, während die beiden äußeren Zellen *m* und *m'* Mesophyll liefern.

In allen drei Zellen *m*, *sp* und *m'* sind bereits die für sie charakteristischen Teilungen aufgetreten. In *sp* ist eine tangentiale Wand eingeschoben, und die Tochterzellen beginnen sich vorzustrecken, dagegen zeigen *m* und *m'* schiefgestellte Wände. Aus den Zellen der Gruppe *pr* bilden sich Prokambiumzellen, die später die Verbindung zwischen dem Blattbündel und dem zugehörigen Blattspurstrange herstellen.

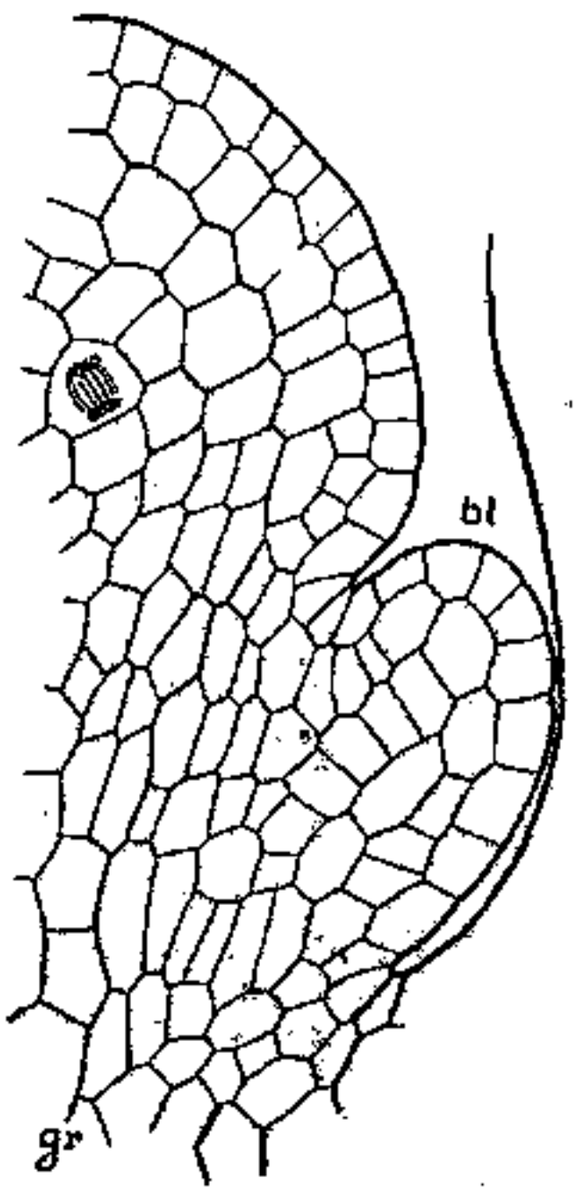


Fig. 19.

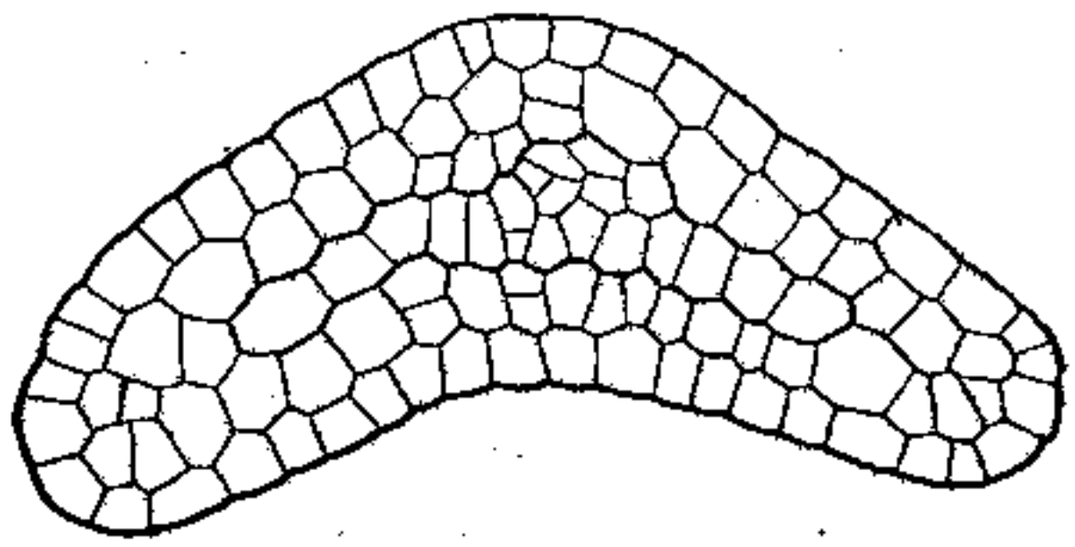


Fig. 20.

Fig. 19. Teil eines Scheitellängsschnittes von Galium rubioides. Vergr. ca. 300.

Fig. 20. Querschnitt durch ein junges Blatt von Galium rubioides. Vergr. ca. 200.

An älteren Stadien läßt sich das Fortschreiten der Entwicklung in diesem Sinne beobachten.

Die mit *sp* bezeichnete Zelle teilt sich mehrmals tangential und die an der Bildung des Mesophylls beteiligten Zellen *m* und *m'* folgen der Vorstreckung durch Einschiebung antikliner Wände. In der folgenden Figur, Fig. 19, einem Scheitellängsschnitt mit einer älteren Blattanlage, sind die aus den Zellen *m*, *sp* und *m'* hervorgegangenen Zellgruppen unschwer wiederzuerkennen. In der von *m* abstammenden Zellreihe sind bereits perikline Wände aufgetreten.

Die Füllung des jungen Blattes besteht[1]) also zuerst aus drei

1) Unter Blattfüllung verstehe ich das gesamte Mesophyll des Blattes samt den Gefäßbündeln. Die Epidermis, wie überhaupt alle aus dem Dermatogen hervorgehenden Zellschichten (z. B. Wassergewebe), gehören nicht zur Blattfüllung.

Zellschichten, einer mittleren, aus welcher sich die Blattbündel differenzieren, und einer oberen und einer unteren, die Mesophyll liefern.

Eine Bestätigung dieses Befundes geben uns Querschnitte durch eine Reihe von Blättern verschiedenen Alters.

Das noch ziemlich junge, in Fig. 20 dargestellte Blatt läßt die auf dem Längsschnitt sichtbaren Schichten gut erkennen. Das Dermatogen ist durchgängig einschichtig. In der zweiten Zellage sind nur bei *r* auf der oberen und unteren Blattseite nahe der medianen einige Periklinen aufgetreten. Aus der mittleren Schicht differenziert sich bereits die Anlage des medianen Blattbündels heraus.

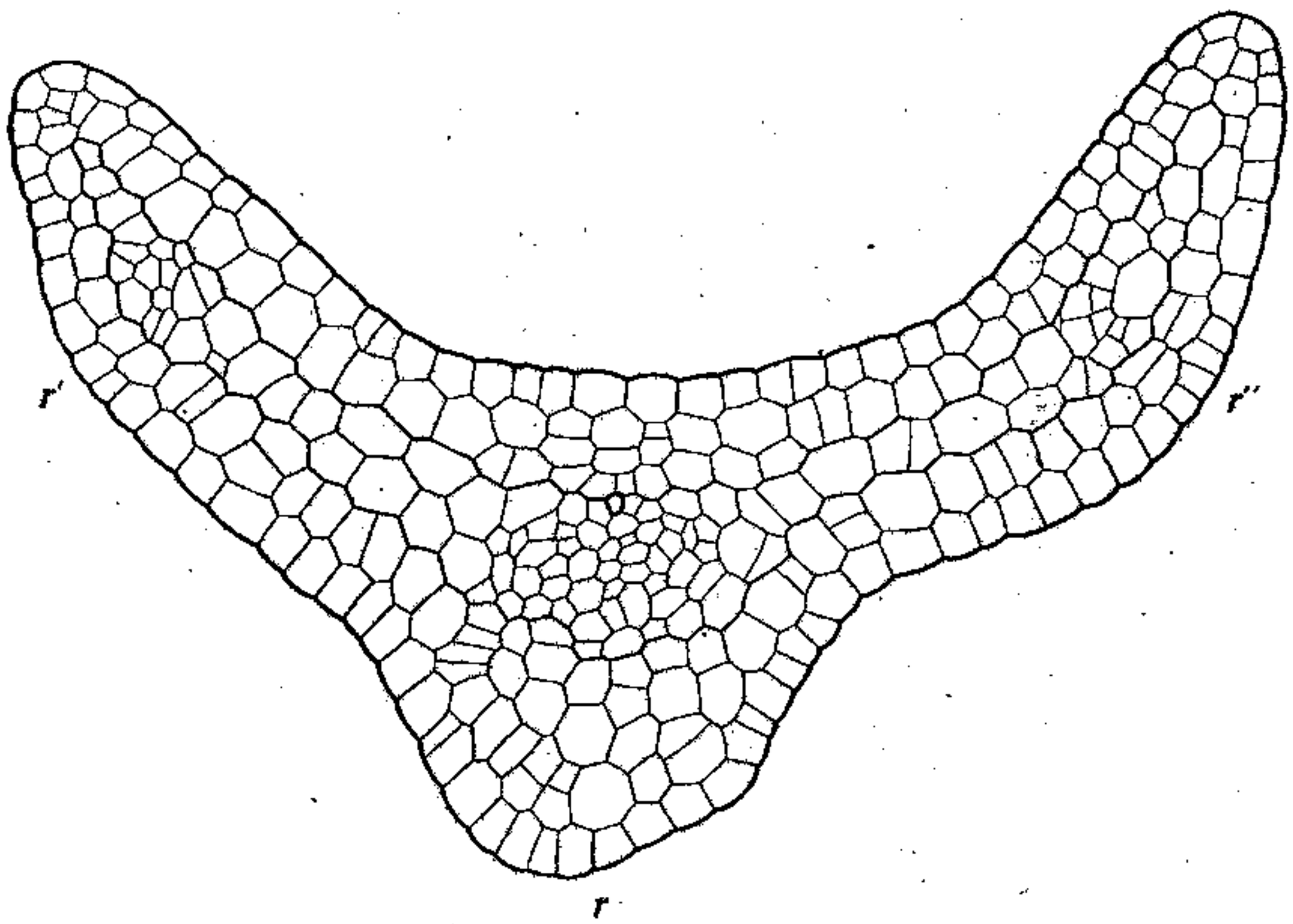


Fig. 21. Querschnitt durch ein etwas älteres Blatt von Galium rubioides. Vergr. ca. 200.

Die unter dem mittleren Zellstrang der zweiten Zellschicht (von unten gezählt) auftretenden Teilungen sind die ersten Anlagen der später stark vorspringenden Mittelrippe. An den Blattkanten schließen sich die zweite Schicht der Blattoberseite und der Blattunterseite zu einem breiten Randstreifen zusammen.

Auch an älteren Blättern bleiben die Schichtgrenzen deutlich erhalten. Die Prokambiumbildung des mittleren Gefäßbündels schreitet vor und etwas später bilden sich gleichfalls aus der mittleren Schicht heraus die beiden seitlichen Blattnerven.

In diesem Stadium befindet sich das Blatt, dessen Querschnitt in Fig. 21 abgebildet ist. Über der nach der Blattunterseite vorspringenden Rippe hat sich das Gefäßbündel schon zum Teil differenziert, die Blattrippe ist durch radiales Wachstum der Zellen der zweiten Schicht (von unten gezählt) an dieser Stelle mächtig vorgewölbt. Die bei r' und r'' liegenden geteilten Zellen der mittleren Zellreihe sind die Anlagen der seitlichen Blattnerven. Auch unter ihnen findet starke Rippenbildung statt, deren Beginn sich durch perikline Teilungen der unteren Zellen bei r' und r'' kundgibt.

Die später auftretenden Queranastomosen der drei Blattnerven lassen sich auf Blattquerschnitten nicht gut verfolgen, da die kleinen

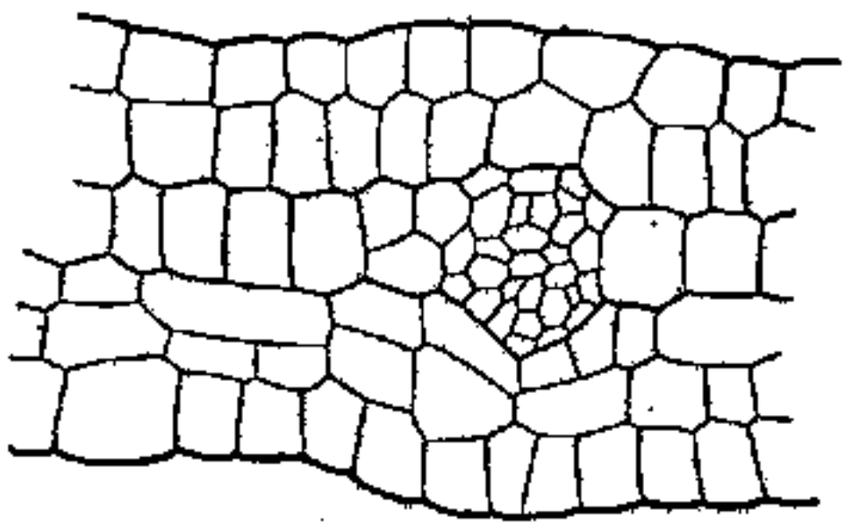


Fig. 22.

Fig. 22 Längsschnitt durch ein älteres Blatt von Galium rubioides, das eine Gefäßbündelanastomose quergeschnitten zeigt. Vergr. ca. 200.

Fig. 23. Längsschnitt durch ein Blatt von Galium rubioides mit der Anlage eines Achselsprosses (a). Vergr. ca. 260.

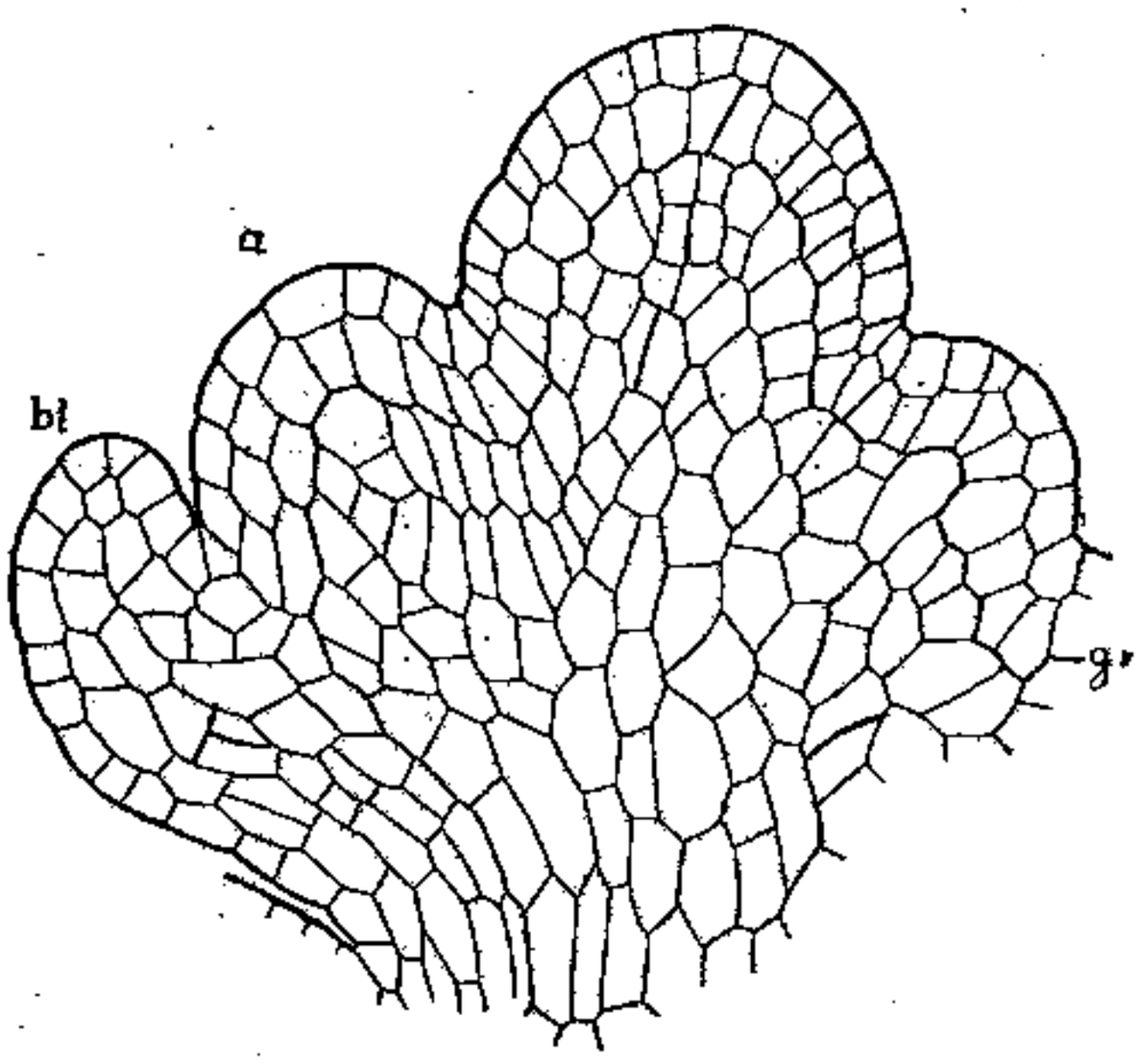


Fig. 23.

Zellen meist kein klares Bild geben. Trifft man dagegen Queranastomosen eines älteren Blattes auf dem Blattlängsschnitt günstig quer, so sieht man, daß sie in der mittleren Zellschicht entstehen (Fig. 22). Die obere Zellschicht der Blattfüllung ist meist noch ungeteilt. Ihre Zellen sind im Begriff, infolge antikliner Teilung und Streckung palisadenähnlich zu werden. Aus der unteren Schicht sind dagegen zwei geworden. Aus den entstandenen gestreckten Zellen bildet sich das Schwammparenchym. Wir sehen also, daß das Blatt, abgesehen von der Epidermis, in allen seinen Teilen aus dem zweiten Histogen, dem Periblem, entsteht, und zwar aus dessen äußerer Schicht. Im Gegensatz dazu ist beim Aufbau der Achselsprosse das Plerom beteiligt.

Der in Fig. 23 dargestellte Scheitel weist auf seiner linken Seite in der Achsel des Blattes *bl* einen jungen Seitensproß *a* auf. Verfolgt man vom Scheitel des Hauptsprosses aus das Periblem, so sieht man es als ungeteilte Schicht in den Sproß *a* hineinlaufen. An der Bildung des Sprosses *a* ist aber auch ein vom Plerom ausgehender Zapfen beteiligt, welchen Periblem und Dermatogen kappenförmig umgeben.

Aus diesen Beobachtungen geht mit hinreichender Sicherheit hervor, daß von den seitlichen Ausgliederungen eines Sprosses von Galium rubioides die Blätter aus dem Dermatogen und Periblem entstehen, während an der Bildung der Seitensprosse das Plerom mitbeteiligt ist.

Honckenya peploides.

Honckenya peploides ist eine weitverbreitete Strandpflanze unserer deutschen Meeresküsten aus der Familie der Alsineen mit kriechendem Rhizom und aufrechtem vierkantigen Stengel, an welchem die dicken, fleischigen und elliptischen Blätter dekussiert angeordnet sind. Die Blüten stehen einzeln in den Blattachseln und werden schon frühzeitig angelegt. Sie machen die Verhältnisse im Scheitel, welcher kurz und gedrungen ist, unübersichtlich. Es war schwierig, Scheitel zu bekommen, in deren Blattachseln noch keine Blütenanlagen vorhanden waren. Am geeignetsten erwiesen sich zur Untersuchung solche Achselsprosse, die nach der Blütezeit, Ende Juni, entstanden waren.

Trotz der vorgenannten, für die Untersuchung wenig vorteilhaften Eigenschaften bietet Honckenya insofern ein gutes Objekt, als ihre Zellen verhältnismäßig groß sind und das Periblem aus zwei scharf vom Dermatogen und unter sich gesonderten Schichten besteht, die das Plerom am Scheitel kappenförmig umgeben.

Während bei Galium das Periblem, ursprünglich einschichtig, kurz unterhalb des Scheitels aber meist zweischichtig, sich augenscheinlich nur mit seiner äußeren Region am Aufbau des Blattes beteiligt, werden bei Honckenya, wie die Untersuchung lehrte, beide Periblemschichten zur Blattbildung herangezogen.

Am Scheitel von Honckenya sind die Periblеminitialen offenbar in zwei Etagen übereinander angeordnet, und jede der beiden Periblemkappen wächst unabhängig von der anderen.

Das Stadium eines medianen Scheitellängsschnittes, in welchem eine jugendliche Blattanlage getroffen ist, läßt folgendes erkennen.

Unter der einschichtigen Epidermis (Fig. 24) liegen zwei Schichten Periblem, die sich deutlich vom Plerom abheben. Beide Periblemkappen sind zunächst einschichtig und wachsen durch Einschieben antikliner Wände unabhängig voneinander. Ihre Grenze gegen das Plerom läßt sich bis hinter die ersten Blattanlagen verfolgen.

Wird an einer bestimmten Stelle ein neues Blatt angelegt, so treten sowohl in der ersten wie in der zweiten Periblemschicht tangentiale Wände auf, die beiden Schichten verstärken sich an dieser Stelle, doch überwiegt bald das Wachstum der inneren Periblemlage. Der von der zweiten Periblemschicht gebildete Zapfen vergrößert sich und stülpt sich in die von der ersten Periblemschicht gebildete Kuppe vor. Ein vorgeschritteneres Stadium gibt Fig. 25 wieder. Der von der zweiten Periblemschicht gebildete Zapfen hat sich vergrößert, und in die von der ersten Periblemschicht gebildete Kuppe vorgestülpt, die Grenze zwischen p' und p'' ist noch sicher zu verfolgen. In den meisten Fällen schneidet man nur eine Blattanlage median, während der opponierte Blattbuckel mehr peripher getroffen wird. Der Grund hierzu ist, abgesehen von Fehlern beim Orientieren der Objekte, darin zu suchen, daß die einzelnen Wirtel in der Knospenlage stets etwas gegeneinander verdreht liegen, so daß bei der Orientierung nach älteren Blättern die der jüngsten zu wünschen übrig läßt. In welchem Maße sich die zweite Periblemschicht an der Blattbildung beteiligt, untersucht man am besten auf einer Längsschnittserie durch ein junges Blatt. Auf allen Bildern findet man den von der zweiten Periblemschicht gebildeten Zapfen wieder, den die äußere Periblemkappe in ziemlich gleichmäßiger Mächtigkeit umgibt. Nie findet eine Beteiligung aus dem Plerom stammender

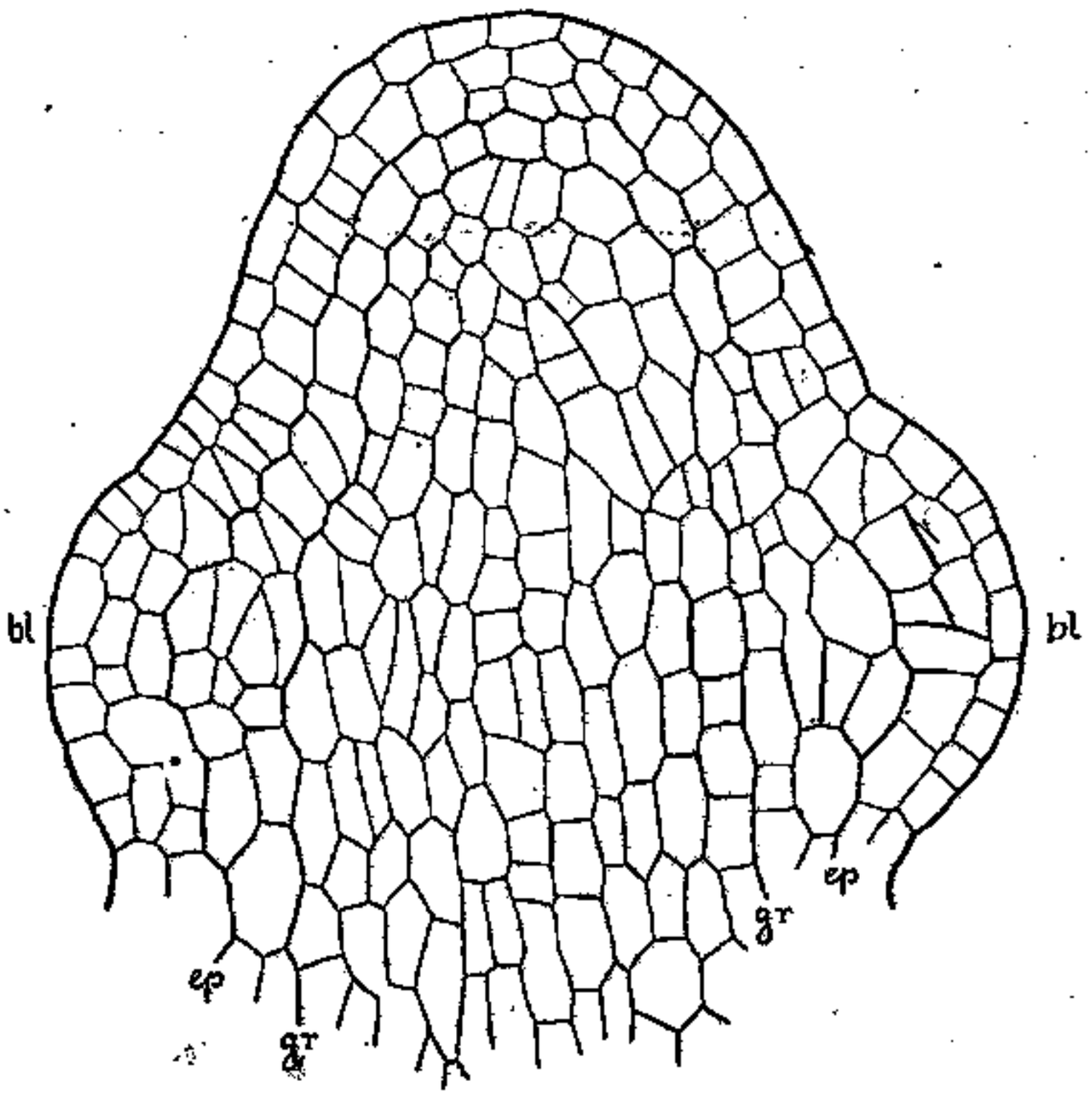


Fig. 24. Scheitellängsschnitt von Honckenya peploides mit jugendlichen Blattanlagen (*bl*), *ep* Grenze der ersten Periblemschicht. Vergr. ca. 300.

Zellelemente statt. Die unter der Blattansatzstelle liegenden Pleromzellen behalten lange ihren meristematischen Charakter, erst wenn das junge Blatt an Größe zugenommen hat, treten im Plerom Längsteilungen auf, wie in Fig. 25. Auch die angrenzenden Zellen der zweiten Periblemschicht zeigen die gleiche Streckung und bilden die Prokambiumzellen, welche den Anschluß des Blattbündels an den Blattspurstrang vermitteln. An noch älteren Blättern wird die Grenze zwischen p' und p'' sehr schnell undeutlich.

Einem Objekt von gleichem Alter wie der Blattlängsschnitt in Fig. 25 gehört etwa der Querschnitt in Fig. 26 an. Das Präparat entstammt einem tangentialen Scheitellängsschnitt und zeigt das Blatt im Querschnitt an seiner Insertionsstelle. Nur an dieser Stelle besteht bei der starken Aufwärtskrümmung des jungen Blattes die Möglichkeit, ein klares Bild zu erhalten. Die Grenze der beiden Periblemschichten

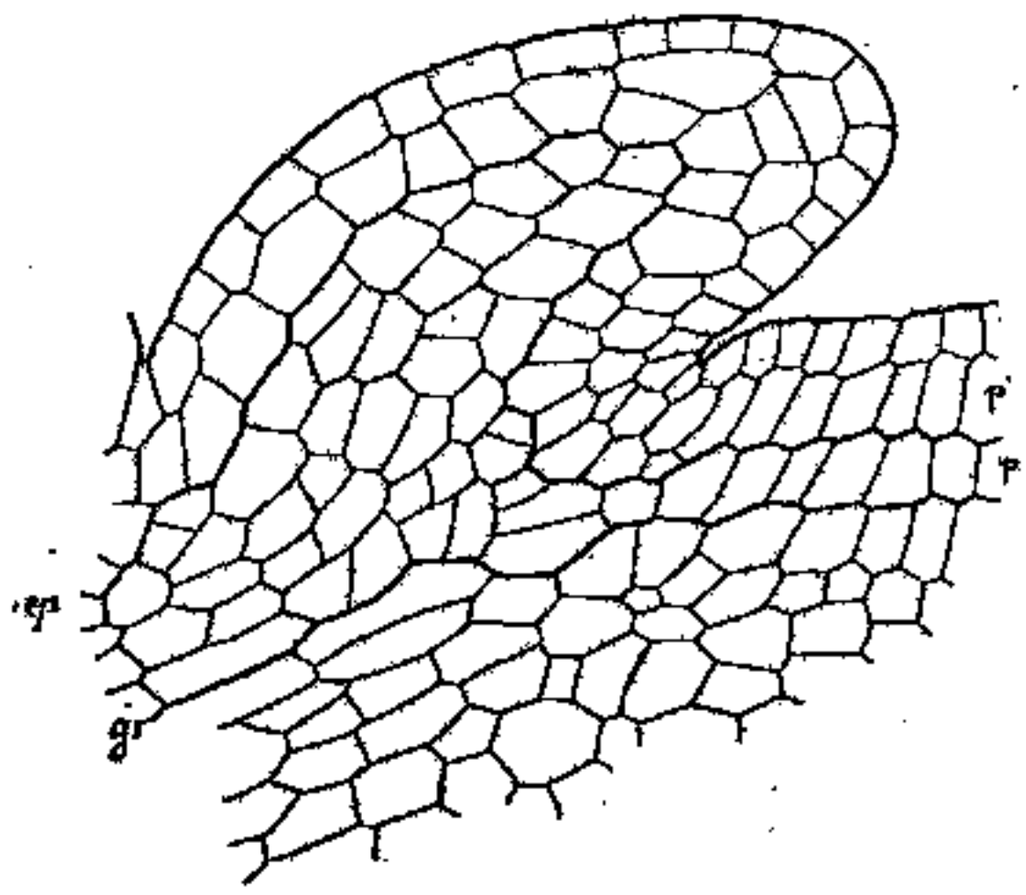


Fig. 25. Medianer Längsschnitt durch ein junges Blatt von Honckenya peploides, *ep* Grenze der ersten Periblemschicht. Vergr. ca. 300.

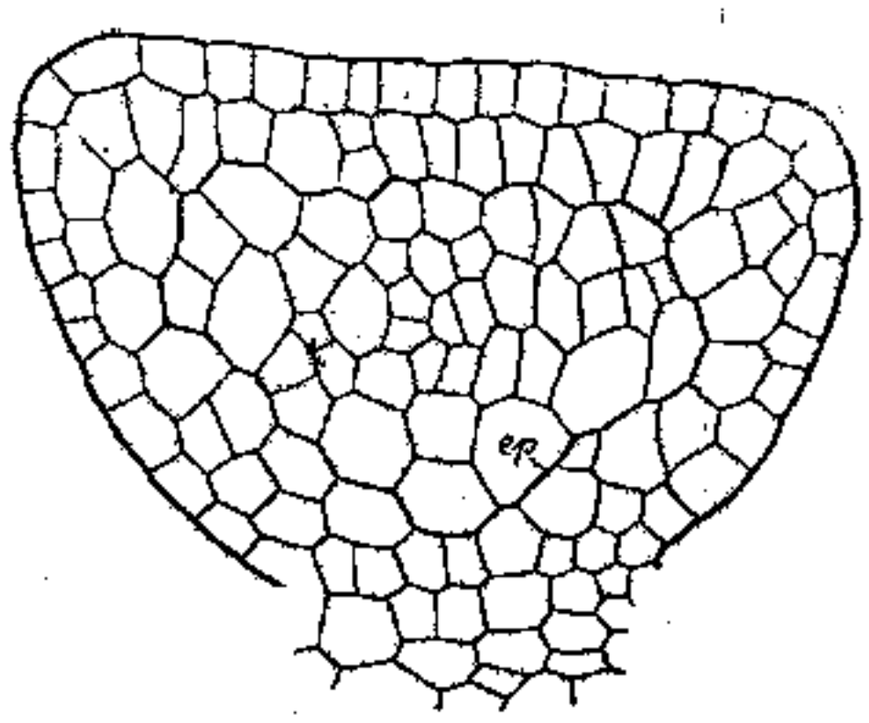


Fig. 26. Blattquerschnitt von Honckenya peploides, geschnitten an der Insertionsstelle des Blattes am Stengel. Vergr. ca. 300.

ist leicht festzustellen. P' ist im allgemeinen einschichtig, nur in den Winkeln des fast dreieckigen Blattes mehrschichtig. Im Innern der zweiten Periblemschicht pe'' bildet sich das Prokambium des mittleren Gefäßbündels aus, dem erst später die Anlage zweier seitlicher Bündel folgt.

Schlußbemerkungen.

Alle von mir untersuchten Pflanzen lassen im Scheitel die Sonderung der primären Histogene im Sinne v. Hansteins erkennen, und es war in jedem Falle möglich, die Grenzen von Dermatogen, Periblem und Plerom mehr oder minder weit am Scheitel herab zu verfolgen.

Über Anzahl und Teilungsverhältnisse der Scheitelzellen etwas Genaueres zu erfahren, ist mir im Laufe dieser Untersuchung zwar nicht gelungen, die Schwierigkeiten sind offenbar sehr große, immerhin ging mit ziemlicher Sicherheit daraus hervor, daß jedes der drei Histogene besondere Initialen besitzt. Was die Ausgliederung der Blätter anbelangt, so gehen diese, wie wir gesehen haben, ausschließlich aus dem Dermatogen und dem Periblem hervor, dessen Schichten in verschiedener Zahl am Aufbau des Blattes beteiligt sein können.

Abgesehen von Elodea, deren Blattnerv sich auf eine Periblemzelle zurückführen läßt, wird die Blattfüllung von mindestens einer Querreihe von Periblemzellen gebildet. Es geht daraus hervor, daß in diesem Falle die Entstehung einer Sektorialchimäre im Sinne Baur's mit sektorial geteiltem Blatt ohne weiteres möglich ist. Da die Scheitelzellen jedes Histogens, wie aus dem Entstehungsmodus der Sektorialchimäre hervorgeht, in Mehrzahl auftreten müssen, so kann die Grenze der verschieden gearteten Deszendenten der Scheitelzellen in der Mitte oder seitlich durch eine Blattanlage laufen. Bei Galium rubioides beteiligen sich z. B. fünf bis sechs nebeneinanderliegende Periblemzellen an der Bildung der Blattfüllung, so daß die Größe eines Sektors ausgiebig variiert werden kann. Maßgebend ist, wieviele der nebeneinanderliegenden, die Blattfüllung bildenden Periblemzellen genetisch sich auf eine oder verschiedene Initialen zurückführen lassen.

Größere Schwierigkeiten macht die Deutung der Periklinalchimären, bei denen verschieden geartete Zellschichten übereinander gebildet werden, so daß sich ihr Scheitel aus verschiedenen übereinander gelagerten Kappen zusammensetzen muß. Beispielsweise könnten die weißbunten Periklinalchimären der Pelargonien in der Weise zustande kommen, daß sich am Aufbau der Blätter mehrere Periblemschichten beteiligen, wie dieses etwa für Honckenya der Fall ist. Besäße die äußere Periblemschicht von Honckenya farblose Chromatophoren, so würde die Pflanze ein ähnliches Bild bieten, wie eine Weißrandpelargonie. Wäre dagegen die zweite Periblemschicht farblos, so erhielten wir eine Periklinalchimäre, welche innen weiß ist, ähnlich den innen weißen Pelargonien. Offenbar verhält sich die Sache auch so. Pelargonium ist zwar in bezug auf seinen Blattbau von mir noch nicht genauer untersucht, doch zeigt schon ein Handschnitt, daß das Periblem sich in zwei oder drei Schichten über den Scheitel hinwegzieht. Beteiligen sich auch hier die verschiedenen Schichten des Periblems am Blattaufbau und sind die Chromatophoren der einzelnen Schichten entweder weiß oder grün, so muß eine Periklinalchimäre entstehen, wie wir sie bei den Pelargonien finden.

Erinnern wir uns aber der Blattentwicklung von Galium rubioides, dessen Blattfüllung aus einer Querreihe der äußeren Periblemschicht allein hervorgeht, so müßte die Entstehung einer Periklinalchimäre, deren Blätter weißrandig sind, in diesem Falle unmöglich sein, es sei denn, daß die Spaltung von weiß und grün nicht im Scheitel, sondern bei den ersten Teilungen, die zur Anlage des jugendlichen Blattes führen, erfolgt. Keinesfalls kann eine so regelmäßige Schichtung erfolgen, wie sie die Periklinalchimären aufweisen.

Während das Blatt unter Ausschluß des Pleroms entsteht, haben wir in zwei Fällen gesehen, daß dieses die Seitensprosse mit aufbaut, indem es zapfenartig in die vorgestülpte Dermatogen- und Periblemkappe hineinwächst. Dieser Modus scheint der normale zu sein. Das Auftreten rein weißer oder rein grüner Rückschläge bei den Weißrandpelargonien beruht also wohl auf einer durch irgendwelche Störung verursachten anormalen Regeneration. Es muß der Sproß entweder aus den weißen Periblemschichten gebildet werden, oder aus den inneren grünen Periblem- oder Plerомschichten. Ob es sich bei dem Auftreten dieser Rückschläge um normale Achselsprosse oder um Adventivbildungen handelt, ist mir nicht bekannt. Wir wissen z. B. aus den Versuchen von Hansen mit Begonia Rex oder den Versuchen Winklers mit Torenia asiatica, daß ein Adventivsproß, der einem normal entstandenen Achselsproß vollkommen gleichwertig ist, allein aus der Epidermis regeneriert werden kann. Ebenso lehren die Rückschläge bei Laburnum Adami zu Cytisus purpureus, daß die Epidermis allein zur Sproßbildung befähigt ist.

Bei Laburnum Adami[1]) stimmt das Wachstum der Cytisus purpureus- und Laburnum vulgare-Komponente offenbar nicht gut zusammen, daher das häufige Auftreten von Rückschlägen in die ein oder die andere Stammform. Weit besser passen sich die weiße und grün Komponente der Weißrandpelargonien im Wachstum einander an was ja begreiflich ist, da die Komponenten derselben Spezies und Sippe bzw. denselben Individuen angehören; demzufolge treten Rückschläge weit seltener auf. Daß aber auch hier die Anpassung keine vollkommene ist, sieht man in den Fällen, in denen in einem Weißrandpelargonienblatt die grünen inneren Schichten einmal nach außen durchbrechen. Sie scheinen dann aus der weißen Hülle gleichsam hervorzuquellen, nachdem die das stärkere Wachstum der grünen Zellen hemmende weiße Schicht gesprengt ist.

1) Buder, Studien an Laburnum Adami. Zeitschr. f. indukt. Abstammungslehre 1911.

Genaueres hierüber müßten eine Reihe weiterer eingehender Untersuchungen lehren, mit denen ich mich in der Folge zu befassen gedenke.

Die Arbeit wurde ausgeführt im pflanzenphysiologischen Institut der Universität Berlin; ich spreche Herrn Geheimrat Haberlandt, dessen Leiter, sowie Herrn Professor Claußen für ihre freundliche Unterstützung meinen ergebensten Dank aus.

Zusammenfassung.

Die Ergebnisse der Arbeit lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen:

1. Die Untersuchung erstreckte sich auf fünf Objekte: Elodea canadensis, Elodea densa, Hippuris vulgaris, Galium rubioides und Honckenya peploides.

2. Bei allen fünf Objekten kann man im Scheitel drei Histogene unterscheiden: Dermatogen, Periblem und Plerom, deren jedes mit gesonderten Initialen wächst.

3. Das junge Blatt bildet sich aus dem Dermatogen und dem Periblem, während bei der Bildung der Achselsprosse das Plerom mitbeteiligt ist.

4. Das Periblem ist in der Scheitelkuppe einschichtig bei Elodea und Galium, zweischichtig bei Honckenya, und drei- bis fünfschichtig bei Hippuris.

5. Bei Elodea, Hippuris und Galium läßt sich die Entwicklung des Blattes auf eine Periblemzellschicht zurückführen, während bei Honckenya zwei beteiligt sind.

6. Das Periblem von Galium wird während der Anlage der Blätter in eine äußere und eine innere Schicht zerlegt, von denen sich an der Blattbildung nur die äußere beteiligt.

7. Das Blatt von Elodea besteht, abgesehen von der Mittelrippe, aus zwei Schichten, die dermatogenen Ursprungs sind, während die Rippe dem Periblem entstammt.

8. Die Blätter von Hippuris, Galium und Honckenya sind mehrschichtig. Es differenzieren zwischen dem beiderseitigen Dermatogen sich gleich bei der Anlage eine mittlere Schicht, in welcher die Blattbündel zur Anlage kommen, eine obere und eine untere Schicht, von denen die eine zum oberen assimilierenden Blattgewebe, die andere zum unteren Schwammparenchym wird.

Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Berlin-Dahlem, den 26. März 1914.

Botanischer Garten in Nongko Djadjar bei Lawang (Ost-Java).

Von **M. Buysman.**

Nr. 77. **Camellia Thea** Link, Enum Hort. Berol II, 73. Griff., Notul. IV, 558, tab. 601, Fig. 1, 3. Bot. Mag. 59, tab. 3148. Hayne, Arzneigew. VII, tab. 29. Lodd, Bot. Cab., tab. 227.

Ternstroemiaceae.

Stamm hier am Platze schon 3 m hoch; Blätter verkehrt-eirund-lanzettförmig, steif, lederartig, spitzlich, gesägt, schwärzlich-grün; Blumen weiß, wohlriechend; einzeln oder gepaart, winkelständig, kurz-gestielt, 5 blätterig; Kapsel holzig, 3 fächerig, 3 klappig, 3 samig.

Der Teestrauch wächst hier sehr üppig, fast wie Unkraut, und reift die Früchte vollständig. Ich verstehe nicht, weshalb die Pflanze nicht mehr kultiviert wird; allerdings soll man die Blätter nicht ohne direkte Aufsicht von den Eingeborenen sammeln lassen, sonst werden statt allein die jungen auch die alten Blätter abgerissen und ist das Produkt wertlos. Die Kultur von den Eingeborenen selbst betreiben zu lassen, hat absolut keinen Sinn, denn die ganze Ernte würde derart minderwertig ausfallen, daß der Versuch aufgegeben werden müßte. Überhaupt kann die einheimische Bevölkerung ohne Aufsicht nichts ordentliches ausrichten. Dies kommt dadurch, daß man sie so viele Jahre lang absolut nichts gelehrt hat und jetzt soll sie mit einem Schlage gelehrt und zivilisiert werden. Was man aber so lange vernachlässigt hat, läßt sich nicht im Handumdrehen wieder in Ordnung bringen, und noch sehr lange wird es dauern, daß man die Eingeborenen beständig unter Aufsicht stellen muß. Von Hortikultur verstehen sie überhaupt noch nichts; nur von der Landwirtschaft wissen sie soviel als sie von ihren Vätern gelernt und gesehen haben. Dies hat man als im allgemeinen richtig aufzufassen. Man soll sich die Leute aber nicht als zu nichts fähig vorstellen; im

Gegenteil, es gibt Beweise dafür in Menge, daß der Javane sehr gut und sehr viel arbeiten kann und dabei absolut nicht abgeneigt ist zu lernen; ich kenne Leute, welche holländisch sprechen wie eingeborene Holländer und die Fälle, daß ein Javane in Holland studierend dort den Doktortitel bekommt, sind durchaus nicht selten.

Nr. 78. **Rubus rosaefolius** Sm., Pl. Ic. Ined. III, tab. 60. Bot. Mag., 43, tab. 1783. Hook., Icones Plant. IV, tab. 349.

Rosaceae.

Stengel hier am Platze bisweilen 2 m hoch, rundlich, behaart; Stacheln abstehend, etwas zurückgekrümmt; Blätter den Rosenblättern ähnlich, gefiedert; Blättchen 3—5, eirund-lanzettförmig, spitz, fast doppelt gesägt; auf beiden Seiten grün, ausdauernd; Blumen weiß; Früchte ziemlich groß, größer als eine Himbeere, dunkelrot.

Das Vaterland dieser Brombeerenart soll, wie gesagt, das tropische Asien sein; die Pflanze kommt aber hoch im Himalayagebirge vor und hat den Winter von 1890—1891 in meinem Garten in Middelburg mit —15° C gut überstanden; ich möchte da fragen, welche tropische Pflanze hält —15° C aus?! Diese Rubus-Art wächst hier in den Ravinen wild; im Tieflande habe ich sie aber nicht gesehen; sie soll aber auf den Südsee-Inseln vorkommen. In Europa hat man durch Kultur schon sehr große Früchte bekommen; hier sind diese ziemlich unschmackhaft, jedoch erhielt ich bei Kultur im Garten bereits größere Früchte.

Vielleicht wäre auch in diesem Falle durch permanente Kultur eine gute Brombeersorte zu bekommen; jedenfalls ist der Versuch zu machen, denn wie schon frühere Versuche bewiesen haben, will die europäische Brombeere und auch die Himbeere hier nicht gedeihen; ob da aber eine angemessene Kulturmethode verfolgt wurde, ist mir nicht bekannt. Vielleicht ist dies nicht der Fall gewesen und sind deshalb die Resultate negativ gewesen.

Nr. 79. **Oxalis sepium** St. Hil., Fl. Bras. Mer. III, tab. 109, var. picta Progel in Fl. Bras. XII, 2—505 (O. hedysaroides Zucc., Monogr. Oxal. 72).

Oxalideae.

Stengel hier am Platze bis 30 cm hoch; Blätter zerstreut, dreizählig; Blattstiel bis 40 mm lang; Blattstielchen $^1/_2$—1 mm lang, behaart; Blättchen eirund, stumpf, abgerundet, unterseits fein behaart;

fiedernervig; Endblättchen 20—35 mm lang; Nebenblättchen 15—26 mm. Blumen an der Spitze rosa, an der Basis grün mit gelben Flecken; Frucht 5fächerig; Fächer 3—4samig; Samen braun, länglich, spitz, querrunzelig, $1^1/_2$ mm lang.

Diese Sauerkleeart, früher in Buitenzorg kultiviert, ist jetzt eins der allgemeinsten Unkräuter im Westen Javas und auch hier am Platze; nie habe ich aber eine Frucht der Pflanze gesehen; Sie gedeiht auch nicht in Töpfen, wenn man die Knöllchen aus der Wildnis herausnimmt. Die Spezies scheint aber nur im feuchten Klima zu gedeihen; in der Gegend von Batavia soll sie ebenfalls häufig vorkommen.

Vielleicht ließ sich die Pflanze aus Samen im Topfe ziehen, leider stehen mir keine zur Verfügung.

Weil auch die südafrikanischen Arten, soweit ich sie versucht habe, hier ganz gut gedeihen und das europäische Unkraut, die Oxalis corniculata, hier im Lande ebenfalls das gemeinste Unkraut ist, so würde es interessant sein, zu wissen, ob auch die O. acetosella hier gedeiht, eben weil diese Spezies in Europa durchaus nicht überall zu finden ist und nur an bewaldeten Stellen vorkommt.

Laut Mitteilung des Herrn Dr. Backer in Buitenzorg fruktifiziert die Pflanze im Tieflande; weshalb ist dies hier nicht der Fall? Wenn man einen Klumpen aus der Erde herausnimmt, so findet man eine ungeheure Anzahl Nebenknöllchen, wodurch die Pflanze sich vermehrt.

Von anderen Oxalis-Arten in meinem Garten (in Töpfen, weil sie sonst vom Platzregen vernichtet werden) fruktifiziert nur die Oxalis carnosa aus Chile; die übrigen tragen nie Samen.

Nr. 80. **Lippia citriodora** H. B. K., Nov. Gen. et Sp. II, 269.
Bot. Mag., 11, tab. 367. L'her. Stirp., tab. 11.

Verbenaceae.

Stamm bis 3 m hoch; Äste kahl, 4seitig; Blätter zu dreien stehend, kurzgestielt, lanzettförmig, ganzrandig, scharf, beim Berühren von sehr angenehmem Zitronengeruch; Blumen klein, rötlichweiß, sehr wohlriechend, in 3fachen Ähren stehend, die eine zierliche, pyramidalische Endrispe bilden; Kelch klein, 4—5zähnig, später 2klappig. Corolla röhrig, fast trichterförmig, 2lippig, mit 2spaltiger oder ganzer Ober- und 3spaltiger Unterlippe. Staubgefäße eingeschlossen. Trockene, 2fächerige, 2samige, von 2klappigem Kelch bedeckte Steinfrucht.

Aus 12 Stecklingen, mir aus Australien zugesandt, erhielt ich 3 Pflanzen; die Spezies (südamerikanischen Ursprungs) wächst und blüht hier sehr gut, fruktifiziert aber sehr wenig.

Als Surrogat für das Öl, wovon der Preis, seit Erscheinen, bedeutend hinunterging, wurde neulich eine australische Pflanze, Backhousia citriodora, vorgeschlagen, wovon ich ein kleines Exemplar im Garten habe; der Geruch ist nicht so stark wie solcher der Lippia, aber feiner. In den letzten Berichten der Firma Schimmel & Co. in Miltitz finde ich über die Lippia nichts erwähnt und scheint es also, daß das Öl nicht mehr ein sehr wichtiger Handelsartikel ist.

Zweifelsohne könnten hier eine Menge ausländischer Ölpflanzen, Hölzer und Medizinalpflanzen kultiviert werden; je länger ich mich mit der Sache beschäftige, um so deutlicher wird es mir, welch eine Unmasse von Spezies hier gedeihen können. Es ist geradezu fabelhaft; speziell jetzt, wo die Regentage nicht mehr so enorm viele sind als vor 3 Jahren. Der jetzige Monsun hat sich durchaus nicht als so besonders stark herausgestellt, obwohl der Monat März schon näher heranrückt.

Obwohl das Wetter nicht so sehr abnormal war, so gab es doch bis jetzt in dieser Regenzeit einige schwere Niederschläge und war die Folge davon ein Absterben derjenigen Pflanzenarten, welche die Feuchtigkeit nicht aushalten können, wie z. B. Mesembryanthemum cordatum, Matricaria chamomilla, Campanula Vidali, Hieracium-Arten, Cereus giganteus und andere. Andere Arten, zu denselben Gattungen gehörend, leiden dadurch nicht im geringsten. Auch hierin gibt es also verschiedene Widerstandsfähigkeitsgrade und findet man oft die größte bei solchen Arten, wo man es überhaupt nicht erwarten sollte. Ich habe manchmal Wasserpflanzen durch Regen eingehen und Sukkulenten unbeschädigt die Regenperiode durchmachen sehen!

Von Cacteae und Sukkulenten sprechend, habe ich soeben das Anerbieten eines Herrn in Assembagoes erhalten, dort Vertreter dieser Familie zu versuchen; der Ort Assembagoes (Residenz Sitoebondo) hat im Mittel nur 62 Regentage pro Jahr und eine Quantität von nur 855 mm und ist somit wohl der trockenste Platz des ganzen Archipels. Die Lage ist an der Nordostküste; trotz des trockenen Klimas soll die Wärme durchaus nicht übermäßig sein und die Morgentemperatur niedriger als in feuchten Gegenden; man versuchte dort eine Anpflanzung von Agave Sisalana mit ausgezeichnetem Resultat; das Zuckerrohr

wird in der Jugend irrigiert, sonst nicht, und doch ist die Ernte eine überaus gute. Ficus elastica gedeiht ebenfalls, aber der Latex ist ungenügend wegen des trockenen Klimas. Außer Zucker und Reis werden Gurken und Mais sowie spanischer Pfeffer (Capsicum frutescens) gebaut. Trotz des trockenen Klimas gibt es noch eine Menge wildwachsender Pflanzen, welche durchaus nicht zu den Cacteen oder Sukkulenten gehören. Der Herr hat mir eine Samenkollektion versprochen, es wird interessant sein, zu erfahren, ob diese hier im feuchten Klima gedeihen werden.

Assembagoes bedeutet „schöner Tamarindenbaum"; diese Pflanze scheint also dort gut zu gedeihen. Der Ort liegt in einer Meereshöhe von nur 42 m, unter ca. 7° 45′ südl. Br. Dessenungeachtet hat man es natürlich noch nicht mit einem Musterklima zu vergleichen; um so mehr würde der Weinstock ganz sicher dort gedeihen, weil es sich schon herausgestellt hat, daß diese Pflanze hier sehr gut vegetiert und fruktifiziert, wenn das Klima nur trocken ist.

Nr. 81. **Duranta Plumieri** Jacq., Select. Am. 186, tab. 176, Fig. 76.

Jacq., Icones, tab. 502. Bot. Mag. 42, tab. 1759. Bot. Reg. 3, tab. 244.

Verbenaceae.

Dieser im tropischen Amerika heimische Strauch ist hier am Platze 4 m hoch; Äste 4kantig; Blätter länglich, zugespitzt, gesägt oder ganzrandig, glatt, etwas häutig; Blumen hellblau oder weiß, in sehr langen, überhängenden Ähren; Kelch röhrig, 5zähnig; Corolla trichterförmig, mit 5spaltigem, ungleichem Rande; Staubgefäße eingeschlossen, Steinfrucht mit 2fächerigen, 2samigen Kernen.

Die Pflanze wächst und fruktifiziert hier derart, daß die Exemplare einer einzigen Fruchtmasse gleichen. In großen Töpfen hatte ich die Duranta früher im Warmhause, wo sie schließlich ein Kronenbäumchen, mit Früchten überdeckt, bildete. Diese Verbenaceae scheint sich äußerst bequem kultivieren zu lassen. Weshalb? Die Pflanze ist hier durchaus nicht zu Hause. Es ließen sich Kilogramme Samen sammeln von den 3 Exemplaren in meinem Garten!

Manche Pflanzen, welche den Regen nicht aushalten, blühen und fruktifizieren doch und gehen dann ein; dieses Phänomen habe ich um so mehr beobachtet bei Cytisus filipes von den kanarischen Inseln, dagegen treiben andere, wie z. B. die europäische Sarothamnus scoparius, nachdem der oberste Teil abgestorben, wieder von neuem aus. Eigentümlich ist, daß jetzt auch die Abutilon longicuspe aus Abys-

sinien, welcher Strauch bisher nur in der trockenen Saison blühte, in der Regenzeit ihre Blüten entfaltet. Ist da etwa schon Akklimatisation eingetreten?

Nr. 82. **Dracaena Draco** L., Syst., ed. XII, 246.
Bot. Mag. 77, tab. 4571. Flore des Serres VI, tab. 613.

Asparagineae.

Baum bis 4 und mehr Meter hoch; oben mit einer schönen Blätterkrone und im Alter sich in Äste teilend; Blätter ansitzend, halbstengelumfassend, linienförmig, dornspitzig, dick, dicht übereinander und schlaff herabhängend, graulich, dunkelgrün; Blumen weißlich, in einer prächtigen, über 1 m langen Rispe.

Diese Pflanze der Kanarischen Inseln hat es offenbar hier am Platze zu feucht, denn jetzt, 4 Jahre nach der Aussaat, ist sie noch keinen Meter hoch! Andere Dracaena-, Cordyline- und Beschorneria-Arten sind ebenfalls nach 4 Jahren bedeutend höher. Ich möchte die Spezies gern einmal in einem trockenen Klima versucht haben, oder sollte die Tatsache, daß sie tausende von Jahren alt werden kann, etwas mit dem langsamen Wachstum zu tun haben? Um die Sache klar zu stellen, wäre ein Kulturversuch in einem trockenen Klima, wie solches im äußersten Nordosten der Insel vorkommt, wünschenswert; vielleicht ist einer der Leser so freundlich, mir ein kleines Topfexemplar zu schicken in Tausch für etwaige Samensorten diverser Weltgegenden? Überhaupt würde ich einem jeden sehr verbunden sein für Samen der europäischen Flora, wenn sie durchaus richtig benannt sind, speziell solcher von wildwachsenden Pflanzen gesammelt (nicht aus den Gärten); Knollen und Zwiebeln (erstere auch von Erdorchideen Europas) wären mir ebenfalls erwünscht; ich hatte noch keine Gelegenheit Erdorchideen Europas zu versuchen, im allgemeinen habe ich noch sehr wenig Orchideen-Arten im Garten und wären mir Sendungen dieser Pflanzenfamilie äußerst angenehm. Die südeuropäischen Spezies würden zweifelsohne hier gedeihen, aber auch die zentraleuropäischen Arten möchte ich versuchen.

Nr. 83. **Beaumontia grandiflora** Wall. Tent. Fl. Nep. 15, tab. 7.
Bot. Mag. 60, tab. 3213. Bot. Reg., II, tab. 911.

Apocyneae.

Eine sehr große Kletterpflanze aus Britisch-Indien, dort bis 1700 m ü. M. vorkommend; Blätter opposit, kurzgestielt, eirund, ganz-

randig, mit kurz hervorgezogener Spitze, unten ziemlich stark parallelgerippt; Blumen sehr groß, weiß, seitlich; Randlappen eirund, spitz; Kelch 5 blätterig; Corolla trichterförmig, mit glockenförmigem, 5 lappigem Rande und einer kurzen, die Staubgefäße einschließenden Röhre; Schlund frei; Staubbeutel pfeilförmig, ungebartet, an der Narbe zusammenhängend; Fruchtknoten rundlich, glatt; Narben spindelförmig; Frucht zuletzt in zweien sich teilend, Samen geschopft.

Eine aus Steckling erzogene Pflanze ist jetzt ca. 15 m lang, blüht aber noch nicht, obwohl sie schon 4 Jahre alt ist. Nach der Höhe ü. M. zu schließen, wo die Pflanze im asiatischen Gebirge wild wächst, mußte sie doch hier am Platze gedeihen. Schon wieder ein Beweis, daß es vollständig unmöglich ist, im voraus zu sagen, ob eine Pflanze in einem anderen Klima gedeihen wird oder nicht, wenn auch das Klima des Vaterlandes einigermaßen mit dem fremden Klima übereinstimmt.

Manche Kletterpflanzen, welche nicht blühen wollten, habe ich früher bis auf einen einzigen Trieb eingestutzt und dieser Trieb produzierte dann Blumen; ich werde dasselbe Verfahren auch bei der Beaumontia anwenden und später berichten, ob ich dadurch Erfolg erzielt habe.

Je länger ich mich mit dem Experimentieren beschäftigte, desto verwickelter erscheinen die Phänomene. Was mir früher einfach vorkam, stellt sich immer mehr als sehr kompliziert heraus.

Nr. 84. **Iris sambucina** L., Syst., ed. X., 863.

Rbch., Fl. Germ. 9, tab. 335. Bot. Mag. 6, tab. 187.

Irideae.

Schaft hier am Platze nur 30 cm hoch; Blätter schwertförmig, kürzer als der vielblumige Schaft, Scheide stumpf, grün; Blumen groß, nach Hollunderblüte duftend, die äußeren Teile dunkelviolett oder dunkelblau gebartet, die inneren ausgerandet, blaßblau, gelblich oder schmutzig-bläulich; Griffel 3eckig, oben mit 3 blumenblattartigen Einschnitten mit den unterhalb befindlichen Narben. Kapsel unterhalb, 3fächerig, 3klappig, vielsamig; Samen eckig.

Diese Schwertlilie kultiviere ich nun schon 4 Jahre; es hat die Pflanze während dieser Zeit nur 2mal geblüht, während I. pallida und I. ruthenica schon 6mal pro Jahr geblüht haben. Nun kommt die I. sambucina nach Schlechtendal's Flora von Deutschland nicht allein in Deutschland, sondern auch in Portugal, der Lom-

bardei und überhaupt in Südeuropa vor. Indessen finde ich die Pflanze in der italienischen Flora nicht erwähnt und in der spanischen (von Ibiza) nur als kultiviert angeführt; dagegen gibt das Index Kewensis als Vaterland Südeuropa an und Reichenbach Süddeutschland; die Angaben stimmen also nicht überein, es wäre wünschenswert, das Richtige zu erfahren. Dem Benehmen der Pflanze nach soll sie aus nördlichen Gegenden stammen, aber wie ich später in meiner Notiz über I. germanica beweisen werde, kann man aus dem Nichtblühen einer Pflanze noch durchaus keine Schlußfolgerungen machen. Wenn man nur den Faden in diesem Labyrinth des Unerklärlichen finden könnte! Die Lösung des Rätsels hat durchaus nicht allein einen wissenschaftlichen, sondern im Gegenteil muß es einem jeden klar und deutlich sein, daß sie auch einem sehr großen ökonomischen Wert hat; was würde man da schon kultivieren können, wenn man vorher wüßte, welche Pflanze in diesem oder jenem Klima gedeiht!

Nr. 85. **Hypericum Hookerianum** W. u. A., Prodr. 99.

Wight, Icones pl. Ind. or. III, tab. 959. Wight, Spicil, tab. 27. Deless, Icon. Sel. III, 17, tab. 27. D. C., Prodr., I, 545. (Sub Leschenaultii.)

Hypericineae.

Stengel bis 2 m lang, glatt oder zusammengedrückt; Blätter fast sitzend oder stengelumfassend, eirund-länglich oder lanzettförmig, spitz oder stumpflich, unterseits blaßgrün; Blüten zu dreien oder alleinstehend; Sepalen eirund-länglich oder länglich-lanzettförmig spitz; Kelch 5teilig, Petalen 5; Staubgefäße am Grunde in 5 Bündel verwachsen; Kapsel rundlich, oberhalb. Blumen goldgelb, groß.

Diese Pflanze findet sich hier im Gebirge von ca. 1500 m aufwärts; sie wächst sogar im vulkanischen Sande der „Sandsee“ (alte Krater des Tenggergebirges). Dessenungeachtet gedeiht sie auch sehr gut bei mir im Garten in gewöhnlicher Lauberde.

Eine eigentümliche Flora mit europäischen Gattungen findet man urplötzlich bei ca. 1500 m Höhe; die Repräsentanten der sub-tropischen Flora, hier am Platze noch stark vertreten, verschwinden mit einem Mal und europäische Familien und Gattungen (Hypericineae, Borragineae, Umbelliferae, Vaccinieae) erscheinen; nur findet man hin und wieder einmal eine angepflanzte Cassia, Acacia usw., welche auch noch in 2000 m Höhe vollständig gedeihen; Phoenix dactylifera gedeiht ebenfalls noch, wird aber erst nach 40 Jahren ein ordentlicher Baum. Man scheint früher Pelargonium zonale und Fuchsia

cocinea viel kultiviert zu haben, denn man findet sie verwildert am Wege; weil die Wälder vollständig verschwunden sind bekommt die Landschaft ein europäisches Gepräge, sei es denn auch südeuropäisches.

Nr. 86. **Passiflora Vespertilio** L., Sp. Pl. 957.
Bot. Reg. 7, tab. 597. Cavan, Dissert., tab. 271.

Passifloreae.

Stengel kletternd mit Gabelranken, hier am Platze schon 7 m lang und die Pflanze bei 2 m Länge schon blühend; Blätter 2lappig; Lappen zugespitzt, das Blatt einer Fledermaus ähnlich aussehend; Blattstiel halbwegs zwischen Blattbasis und Stengel mit 2 Drüsen; Blumen: Fadenkranz grünlich-weiß, viel kürzer als der innen grünliche, von außen rötliche Kelch; letzterer 5teilig; Früchte kugelig.

Bei den unteren Blättern sind die Lappen der Blätter sehr breit, bei den oberen aber viel länger und schmäler, die „Augen" der Fledermaus habe ich mit dem besten Willen nicht finden können. Die Blätter sind unten blaß-, oben dunkelgrün, glattlich; die jungen Blätter aber haben auf beiden Seiten fast dieselbe grüne Farbe; alle sind am Rande kurzhaarig; der Blattstiel ist 2 mm vom Rande des Blattes eingefügt.

Diese tropische amerikanische Pflanze wächst und gedeiht hier sehr gut, während, wie schon öfters gesagt, die P. caerulea hier gar nicht blühen will.

Eben gerade deshalb würde es wünschenswert sein, alle Arten dieser Gattung sowie solche der Gattung Tacsonia hier zu versuchen. Für P. quadrangularis scheint das hiesige Klima nicht warm genug zu sein, denn Versuche andererseits sollen keine Blüten erzielt haben; die Pflanze gedeiht aber in Neukaledonien, eben innerhalb des Wendekreises und in Jamaika bis 1000 m Höhe (nach Fawcett), wo die Mitteltemperatur doch ganz sicher nicht viel mit der hiesigen differieren wird, denn Jamaika liegt zwischen 17 und 18° nördl. Br., während wir hier am Platze ca. 8° südlich vom Äquator entfernt sind; ich werde die Pflanze also selbst einmal versuchen.

Nr. 87. **Anomatheca cruenta** Ldl., Bot. Reg., tab. 1369.
Lodd., Bot. Cab., tab. 1857. Paxton, Mag. I, tab. 103.

Irideae.

Stengel ca. 12 cm hoch; Blätter aufrecht, 2zeilig, linien-schwertförmig, lang und fein zugespitzt, am Grunde scheidig, mit einer auf

beiden Flächen hervorstehenden Mittelrippe, glatt; Stengel aufrecht, ästig, höher als die Blätter, glatt; Äste am Grunde mit einer Scheide versehen; Blumen in 1fachen, 1seitigen Ähren, mit fadenförmiger Röhre, zinnober- oder rosa-mennigrot; 3 Randteile am Grunde mit einem blutroten Flecken; Perigon röhrig, mit fast regelmäßigem, 6teiligem Rande, Teile ausgebreitet, verkehrt eirund-länglich, stumpf; Staubgefäße unten in der Röhre befestigt; Narbe 2spaltig; Kapsel 3fächerig, 3klappig, von den schwellenden runden Samen auswendig etwas höckerig; Samen glatt, braunrot, stark genabelt.

Die Kappflanzen wachsen hier, wie es scheint, ohne Ausnahme sehr gut. Doch ist noch eine ziemliche Differenz im Klima, denn im ganzen Kaplande gibt es verhältnismäßig sehr wenig Gegenden, wo Frost eine unbekannte Erscheinung genannt werden kann, während jede Spur von Frost hier absolut ausgeschlossen ist! Wenn man aber schon die große Differenz des europäischen und des hiesigen Klimas in Betracht zieht und dabei erwägt, daß schon, wie es aus Versuchen hervorging, eine ganze Reihe europäischer Gewächse hier am Platze gedeihen, so ist die Erscheinung des Gedeihens der südafrikanischen Pflanzen durchaus nicht unverständlich. Nur das trockene Kapklima hat man hier nicht. Die oben beschriebene Irideae blüht hier manchmal 2—3mal im Jahre, woraus hervorgeht, daß das einmalige Blühen im Jahre, wie es in der Heimat der Fall ist und auch in den europäischen Kalthäusern, durchaus keine unbedingte Notwendigkeit für die Pflanze ist, sondern nur eine Folge des trockenen Klimas.

Nr. 88. **Ipomaea bonariensis** Hook., Bot. Mag., tab. 3665.

Convolvulaceae.

Stengel hier am Platze oft 15 m lang; Blätter gestielt, herzförmig, 3—5lappig; Lappen sehr ungleich; Blumenstiele viel kürzer als die Blätter, achselständig, 5—7blumig; Knolle bis 7 kg schwer.

Diese argentinische Pflanze finde ich im ersten Katalog der Pflanzensammlung des Herrn Hanbury in La Mortola als Synonym mit I. ficifolia Ldl. erwähnt, wenigstens wird dort die Abbildung des Bot. Mag. 3665 zitiert; das Index Kewensis führt die I. ficifolia aber als separate Spezies auf; was ist richtig? Die I. bonariensis hat purpurrote Blumen.

Sehr oft bleibt die Knolle ein ganzes Jahr ohne Vegetation, während andere knollige Arten fast fortwährend blühen; übrigens

scheinen die Ipomaea-Arten hier sehr gut zu gedeihen, nur die I. Purga hat zurzeit den ungeheuren Regenmassen, wie sie vor 3—4 Jahren fielen, nicht widerstehen können und ging nach und nach ein, während die I. coccinea (Quamoclit), obwohl 1jährig, ein ganzes Jahr hindurch blühte und dem Himmelwasser Trotz bot.

Auch die gewöhnliche I. purpurea hält es hier nicht lange aus; eine andere, hier niemals fruktifizierende, aber überall wildwachsende Art (I. hederacea?) vermehrt sich dadurch, daß sie zahlreiche Ausläufer macht, welche sich sofort bewurzeln; die Länge der Stengel habe ich oft mit 17 m gemessen. Eine andere als I. chrysantha (nicht im Index Kewensis, wohl I. tuberosa?) erhaltene Art hat eine Gesamtlänge von über 100 m, blüht leider nur selten; sie hat goldgelbe Blumen.

Nr. 89. **Bignonia Tweediana** Lindl., Bot. Reg. (1840), tab. 45.

Bignoniaceae.

Stengel hier bereits 10 m lang; Blätter gestielt, 2zählig, mit 3spaltiger, kurzer, zurückgebogener Gabelranke, Blättchen kurzgestielt, lanzettförmig, langgespitzt; Blumen einzeln, winkelständig, mit grünlichgelber Krone und weit ausgebreitetem Rande; Kelch schief abgestutzt, fast 2lippig, 5lappig; 5. Staubfaden steril; Narbe 2plattig; Kapsel schotenförmig, die Klappen kaum konvex oder flach, die Scheidewand mit den Klappen parallel, flach, mit 2reihig und dachziegelig gelagerten, häutig geflügelten Samen. Kletterpflanze aus Brasilien.

Diese Bignoniaceae hat hier bis jetzt nicht geblüht, ich konnte die Ursache nicht ermitteln, bis ich die Pflanze außer Gabelranken auch Luftwurzeln produzieren sah; diese Wurzeln konnten sich aber dem Drahtgitter nicht anheften, ich habe sie jetzt an einer Holzwand emporgeleitet; voraussichtlich wird sie jetzt blühen und scheint es also, daß die Pflanze aus den Wurzeln (die Wurzel ist drahtförmig und an 3—4 Stellen knollig verdickt) keine genügende Nahrung erhält und ohne Nahrung durch die Luftwurzeln nicht blühen kann.

Freilich läßt sich die Ursache des Nichtblühens überall nicht so leicht finden! In diesem Falle weist ja die Pflanze selbst die Ursache an, während bei anderen Gewächsen die Ursache verborgen bleibt.

Dr. Franceschi, Santa Barbara (Kalifornien) behauptet, die Blumen dieser Kletterpflanze sind prachtvoll goldgelb, was aber nicht mit der Beschreibung übereinstimmt, denn diese sagt, daß sie grünlichgelb sind; ich hoffe bald imstande zu sein, selbst zu urteilen, was richtig ist.

Nr. 90. **Orthosiphon stamineus** Bth. in Wall., Pl. As. rar. II, 15. D. C., Prodr. XII, 52. Ocimum grandiflorum Bl., Bydr. 835.

Labiatae.

Stengel bis 1 m hoch, gewöhnlich aber nur 50 cm, verzweigt, glatt oder etwas behaart, Blätter gestielt, an der Basis keilförmig, abgerundet, die obere fast herzförmig, eirund, zugespitzt; Blütenrispen schlaff; Corolla 3mal länger als der Kelch, weiß; Oberlippe bauchig, 4spaltig; Staubgefäße sowie Griffel sehr lang hervortretend; Kelch 5zählig; Griffel an der Spitze kopfförmig oder keulenförmig; Nüßchen fein punktiert-runzlich.

Die Blätter dieses Strauches werden bekanntlich bei Nierenkrankheiten mit Erfolg verwendet.

Die Pflanze fruktifiziert hier niemals und bekommt im Tieflande, wie man sagt, einen größeren Umfang als hier im Gebirge. Sie macht hier am Platze eine Menge Wurzelausläufer und vermehrt sich ziemlich schnell.

Der Gebrauch der Blätter als Medizin ist hier im Lande schon ziemlich alt. Das Mittel wird auch schon mehrere Jahre in den Vereinigten Staaten angewendet; in Europa ist es auch schon in verschiedenen Staaten eingeführt.

Obwohl die Eingeborenen eine Unmenge pflanzliche Arzneien verwenden, so ist doch nicht alles immer erfolgreich. Manche Sachen beruhen auf Aberglauben, der bekanntlich überall bei den Naturvölkern eine wichtige Rolle spielt. Dessenungeachtet muß man zustimmen, daß die wichtigsten Arzneien aus dem Pflanzenreiche im Anfang von den wilden Völkerstämmen entdeckt wurden.

Das Bemerkenswerteste dieses Monats (Februar) ist der außerordentlich niedrige Barometerstand, ohne daß das Wetter besonders schlecht zu nennen wäre; außer tagtäglichen Regengüssen ist nichts besonderes zu bemerken, während es früher bei bedeutend höherem Barometerstand öfters sehr starkem Wind gegeben hat, wodurch manchmal die Kronen von Bäumen stark beschädigt wurden, weil diese, in voller Vegetation stehend, auch relativ geringem Winddruck keinen Stand halten. Wenn Stürme, wie sie in Europa zur Tagesordnung gehören, hier vorkämen, so würde keine einzige Pflanze (und auch kein einziges Haus!) stehen bleiben, sondern alles würde wie rasiert aussehen! Glücklicherweise ist die Luftbewegung hier das ganze Jahr hindurch sehr gering, nur die herunterstürzenden Wassermassen sind dies

eben nicht! Die Quantität des jährlichen Regens ist hier am Platze mindestens 5 mal so groß wie in Middelburg und auch die Anzahl der Regentage bedeutend größer; die Mehrzahl der Regentage sind auch Gewittertage. Im Tieflande ist das Klima überall bedeutend trockener und wenn auch mehr Regen fällt als in Europa, so ist die Quantität manchmal um mehr als die Hälfte geringer als im Gebirge. Dies dürfte auch zur Steigerung der Wärme beitragen, denn wie überall, so kühlt auch hier in Indien der Regen immer ab und sinkt die Temperatur währenddessen ziemlich bedeutend. Öfters hört man behaupten, daß die Temperatur auch während des Regens konstant bleibt, dies muß ich entschieden bestreiten.

Wiederum haben sich an den äußersten Enden der Zweige, beim Exemplar der Pyrus Malus in meinem Garten 3 Früchte gebildet, obwohl wir noch immer in der Regensaison sind; würde man da schon von Akklimatisation reden können? Die Pflanze trägt wenig Blätter, nur an den Spitzen der Zweige lassen sich solche finden, es sind die erwähnten Früchte somit von den Blättern eingehüllt; wenn die Eingeborenen sie nur nicht herunterholten, würden sie sicher reif werden.

Die schon früher erwähnte Agave americana ist jetzt schon im Fruktifizieren begriffen. Die Blätter werden schon braun und die Pflanze wird bald eingehen.

Nr. 91. **Schubertia grandiflora** Mart., Nov. Gen. u. Sp. I, 57.

Syn. S. graveolens Lindl., Bot. Reg. (1838), Misc. 2. Syn. S. graveolens Lindl., Bot. Reg. 32, tab. 21.

Asclepiadeae.

Stengel hier bis 15 m lang; bräunlichgelb behaart; Blätter breit, verkehrt eirund, langgespitzt oder spitz, am Grunde fast herzförmig, selten stumpf, fast unbehaart, oben glänzend, unten weich flaumhaarig, wellenrandig, kurzgestielt; Blumen weiß, groß, wohlriechend, in Dolden, etwas fleischig; Lappen eirund, zurückgeschlagen, Blumen im Verblühen hellbraun werdend; Kelch 5teilig; Corolla trichterförmig, die Röhre unten kugelig, 5kantig, aufwärts zusammengeschnürt, zylindrisch, Lappen horizontal abstehend; in der Röhre laufen 5 fleischige Schüppchen hinab und vermischen sich unten mit der kurzen Geschlechtshülle; Staubbeutel mit kurzen Endhäutchen, Pollenmassen verkehrt eiförmig, hängend. Narbe kreiselförmig, auf der Spitze konvex-flach, sehr kurz 2nabelig, Frucht: Holzkapseln; Samen braun, berandet.

Dieser brasilianische Schlingstrauch blüht hier sehr stark und wächst üppig, produziert aber nie Samen. Der Griffel ist sehr

klein und scheint degeneriert zu sein, oder sollte hier etwa das Insekt, welches die Fruktifikation besorgt, fehlen?

Die Vermehrung aus Stecklingen scheint ziemlich schwierig zu sein; sie ist mir wenigstens bis jetzt nicht gelungen.

Bei den jetzigen schweren und langwierigen Regengüssen lassen sich junge Pflänzchen gar nicht oder nur schwierig im Freien heranziehen; man muß da schon etwas stärkere Exemplare benutzen, sonst gehen sie leicht ein; daraus geht hervor, daß die Temperatur nicht hoch genug ist, um eine so große Feuchtigkeit unschädlich zu machen.

Nr. 92. **Kniphofia aloides** Mönch, Meth. 632.

Bot. Mag., tab. 4816, 6553.

Liliaceae.

Stengel bis $1^1/_2$ m hoch; Blätter linien-rinnenförmig, am Rande und auf dem Kiele feindornig-gezähnelt, scharf, dunkelgrün; Blumen keulenförmig-zylindrisch, erst scharlachrot, dann gelb. Perigon fast zylindrisch-röhrig, 6zähnig; Staubgefäße auf dem Fruchtboden stehend, davon 3 länger; Narbe undeutlich 3eckig; Kapsel 3fächerig, 3klappig, in jedem Fache 2 Reihen Samen. Schaft mit dichten, ährenförmigen Endtrauben.

Diese gewöhnliche Gartenpflanze gedeiht hier sehr gut, aber, ebenso wie es bei meinem Exemplare in Middelburg der Fall war, sie trägt nie Früchte. Soll da das feuchte Klima die Ursache sein? In ihrem Vaterlande fruktifiziert die Pflanze schon.

Es scheint mit der Fruktifikation mancher Pflanzen ein besonderes Bewandtnis zu haben, denn es ist deutlich, daß nicht alle Phänomen in dieser Beziehung auf klimatische Einflüsse zurückzuführen sind, denn ich habe schon Spezies aus mit den hiesigen übereinstimmenden Klimaten ebenfalls nicht fruktifizieren sehen. Ebensowenig können alle Erscheinungen auf Abwesenheit der für die Befruchtung nötigen Insekten deuten. Es wird hier auch schon eine noch unbekannte Ursache vorliegen, ebenso wie es mit dem Gedeihen oder Nichtgedeihen irgend einer Pflanze der Fall sein wird.

Die Blütenschäfte der oben erwähnten Kniphofia scheint hier am Platze etwas niedriger zu bleiben als in Middelburg; nach Abwelken der alten werden jedesmal neue Schäfte produziert und blüht die Pflanze somit sehr oft im Jahre, ebenso wie es mit den Iris-Arten, soweit solche hier blühen, der Fall ist.

Nr. 93. **Chorizema ilicifolium** Lab., Voy. I, 405.

Rbch., Exot. Fl., tab. 316. Herb. amat. II, tab. 87. Lab. Relation, tab. 21.

Leguminosae.

Kleiner Strauch; hier am Platze schon bei 30 cm Höhe reich blühend; Blätter den Hülsenblättern ähnlich, aber viel kleiner, länglich-lanzettförmig, dornig-gezähnt, spitz, glatt; Blumen goldgelb, mit purpurroten Schiffchen; Blumenteilchen an der Spitze mit Brakteen versehen; Kelch 2lippig, halb 5spaltig; Schiffchen der Corolla bauchig, kürzer als die Flügel; Griffel kurz, hakenförmig, mit schiefer, stumpfer Narbe; Hülse bauchig, vielsamig.

Dieses sehr schöne Sträuchlein blüht schon, wie gesagt, bei einer Höhe von 30 cm sehr üppig und kümmert sich nicht im geringsten um den tagtäglichen Regen. Es scheint, daß man in dieser Pflanze eine schöne Spezies für Beete hat; sie läßt sich zu sehr niedlichen Kronenbäumchen heranziehen. Die zahlreichen Zweiglein tragen sämtlich Blumen.

Nr. 94. **Phajus Incarvillei** O. K., Rev. Gen. Pl. II, 675.

Bot. Mag., tab. 4078. Wight, Icones, tab. 1659—1660. Blume, Flora Java, Orch. 4, tab. 1.

Orchideae.

Knollen dicht beisammen, eiförmig, 6kantig, kurzgliedrig; Blätter breitlänglich-lanzettförmig, langgespitzt; Schaft bis 1,50 m hoch, aufrecht, mit reicher, aufrechter Traube; Blumen groß, auswendig weiß, innen rötlich-rostfarbig; Lippe länglich, kappenförmig, weiß, in der Mitte nach vorn zu purpurrot, innen gelblich, purpurrot gestreift, ganz, vorn gekerbt, wellenförmig-kraus, Sporn kurz, stumpf; Ovarium ± 2,50 cm lang, hellgrün; Frucht hängend.

Diese Pflanze hat früher eine Zeitlang unaufhörlich geblüht, doch hörte dies seit 6—7 Monaten auf und sie bildet keine neue Blumenknospen; sie kommt hier in der Umgegend nicht vor, wohl aber in West- und Zentral-Java; sie gedeiht im Halbschatten.

Die meisten wildwachsenden Orchideen sind hier kleinblumig, doch gibt es deren sehr viele Arten, meistens sind die Exemplare schwer zugänglich, weil sie auf Riesenbäumen wachsen, wovon manche 40—80 m erreichen; man muß sie von den Eingeborenen herunterholen lassen; ich habe hier schon einige neue Arten und Varietäten gefunden, welche von Herrn Dr. J. J. Smith in Buitenzorg untersucht und benannt worden sind.

Nr. 95. **Vanda tricolor** Ldl., Bot. Reg. (1847), subtab. 59. Bot. Mag. 75, tab. 4432. Flore des Serres 6, tab. 641.

Orchideae.

Blätter rinnenförmig; Traube wenigblumig; Sepalen und Petalen genagelt, verkehrt eirund, stumpf; Mittelklappe der Lippe erhaben, keilförmig, ausgerandet, schmäler als die gerundeten Seitenlappen; Sepalen abstehend, breitspatelig, mit kurzem, stark konvexem, breitem Nagel und breit rundlich eirunder, weit welliger Platte, weiß, mehr oder weniger violett gefärbt oder hellgelb mit hellbraunen, dunkelbraunen oder braunvioletten Fleckchen, außen weiß, Seitenlappen klein, weiß; Mittellappen geigenförmig, stark konvex, am Grunde mit 3—5 weißen Längsrippen und mit ± 8 violettroten oder braunen Längsstrichen. Ovarium nebst Stielchen ± 6 cm lang, 6rippig, weiß.

Ich habe diese Pflanze einfach an ein Holzbrett gebunden ohne jegliche Erde, Moos usw.; die Wurzeln haben das Brett schon ganz bedeckt, aber die Pflanze hat noch nicht geblüht; sie blüht schneller, wenn die Wurzeln in Moos, Erde, Farnwurzeln usw. dringen können. Ich wollte nur einen Versuch machen und werde denselben zu Ende führen, bis die Pflanze blüht. Sie wächst und blüht auch, wenn man sie einfach auf die Erde niederlegt; wenn die Wurzeln die Erde nicht berühren, so wachsen sie so lange in die Länge, bis sie etwas gefunden haben, wo sie eindringen können; wenn ich sie in oben angegebenem Falle mit Gewalt vom Holze losreiße, so bleibt die obere Holzschicht daran haften; sie sind also ziemlich stark mit dem Holze verwachsen.

Nr. 96. **Hibiscus pedunculatus** L., f. Suppl. 309. Thunb., Prod. Pl. Cap. 118. Cavan, Diss. III, 163, tab. 66, Fig. 2. Bot. Reg. III, tab. 231.

Malvaceae.

Ein meterhohes Sträuchlein; ganze Pflanze fein behaart; Blätter herzförmig, 3—5lappig; Lappen stumpf, gekerbt, der mittlere am Grunde geschmälert; Blumenstiele viel länger als die Blätter, Hülle 9blätterig; Corolla rosenrot, fast glockenförmig. Eine südafrikanische Malvaceae, welche hier sehr gut gedeiht.

Obwohl fast alle Hibiscus-Arten, bis jetzt von mir versucht, hier gedeihen, so ist dies aber denn doch nicht mit allen der Fall; die nordamerikanische H. Moscheutos z. B. will hier absolut nicht gedeihen und geht bald ein, obwohl sie in Florida und Louisiana vorkommt; wahrscheinlich weil ihr der salzhaltige Boden fehlt, gedeiht sie nicht.

Meine Hibiscus-Kollektion besteht nur aus 8 Arten: H. venustus, H. Abelmoschus, H. radiatus, H. syriacus, H. Manihot, H. rosa sinensis, H. pedunculatus und H. Lampas; gern möchte ich die Sammlung erweitern und würde für Samen sämtlicher noch nicht vorhandenen Arten sehr verbunden sein, überhaupt auch für andere Malvaceae. Die europäischen Malva-Arten gedeihen hier ganz gut.

Nr. 97. **Talauma Candollei** Bl., Bydr. 9.

Fl. Java Magnol. 32. Bot. Mag. 72, tab. 4251. Bot. Reg. 20, tab. 1709.

Magnoliaceae.

In den Ravinen ein großer Baum; kultiviert bis 5 m hoch; Blätter länglich, an beiden Enden langgespitzt, mit fuchsrot-zottigen Stielen; Blumen fast so groß wie bei Magnolia grandiflora, anfangs blaß zitronengelb, dann fast ledergelb, einen überaus köstlichen Wohlgeruch verbreitend, welcher dem des reifen Obstes gleicht; Petalen 9—12, von denen die äußeren kürzer sind; Kelch 3blätterig; Corolla 6—12blätterig; Staubbeutel einwärts aufspringend; Samenbehälter 1—2samig, eine zapfenförmige Ähre bildend, aus welcher die Samen an Fäden herabhängen; Samen hellrot.

Diese Pflanze wächst hier in der Wildnis, also nicht ausschließlich auf Ambon, wie es im Index Kewensis heißt; die Spezies ist hier rein wild, nicht etwa kultiviert und verwildert, wie es mit so mancher sogenannten einheimischen Pflanze der Fall ist. Sie wächst im dicksten Gestrüpp überall.

Des herrlichen Wohlgeruches der Blumen wegen sollte diese Magnoliaceae überall im Warmhause kultiviert werden, was meines Wissens nicht der Fall ist; mit Samen stehe ich gern zur Verfügung; diese werden bald wieder zu haben sein.

Es würde interessant sein, zu wissen, welche ausländischen Magnoliaceae hier gedeihen können und möchte ich gern Versuche anstellen. Man sagt, daß die nordamerikanische Magnolia grandiflora in Indien gedeiht; möglich ist es, denn sie ist in Florida heimisch.

Nr. 98. **Crotalaria laburnifolia** L., Sp. Pl. 715.

Lodd., Bot. Cab., tab. 1796.

Leguminosae.

Strauch bis 1,50 m Höhe; Blätter gestielt, 3zählig, den Blättern von Cytisus Laburnum ähnlich; Blättchen oval, spitz, glatt; After-

blätter fehlend; Blumen in lockeren Trauben, groß, gelb, nach Goldregenblumen duftend; Fähnchen langgespitzt, viel länger als die Flügel; Hülse zylindrisch, glatt, so lang wie deren Stiel; Kelch 2lippig; Oberlippe 2-, untere 3spaltig; Fähnchen groß, herzförmig, zurückgeschlagen; Nacken sichelförmig; langgespitzt, Staubgefäßröhre klaffend; Hülse länglich, aufgeblasen.

Diese Pflanze, aus Britisch-Indien stammend, gedeiht hier gut; mehrere Crotalaria-Arten wachsen hier wild. Dessenungeachtet gibt es Spezies, welche sehr wenig Früchte liefern. Auch in diesem Falle wäre es wünschenswert, eine größere Anzahl Spezies zu versuchen, speziell solche aus kälteren Gegenden. Pflanzen aus subtropischen Ländern mit Nachtfrost gedeihen hier im allgemeinen gut, obwohl keine Spur von Frost jemals hier am Platze zu bemerken ist. Daraus geht hervor, daß Frost keine unbedingte Notwendigkeit für die Existenz dieser Gewächse ist, wie man fast sagen kann, daß es mit den Pflanzen aus kalten Gegenden der Fall ist. Wie mir mitgeteilt wird, wächst, blüht und fruktifiziert Prunus avium in Südafrika sehr gut, doch haben die Früchte keinen Geschmack.

Nr. 99. **Vallota purpurea** Hrb., App. Bot. Reg. 29.

Flor. Mag. IV, 1865, tab. 225. Bot. Reg. 7, tab. 552. Herbert, Amar. I, tab. 33.

Amaryllideae.

Stengel bis 40 cm hoch; Zwiebel rundlich, braunrötlich, ziemlich groß; Blätter linien-lanzettförmig, stumpf, dunkelgrün, am Grunde auswärts oft purpurrötlich; Schaft etwas zusammengedrückt, fast mit den Blättern gleich lang, grünlich, purpurrot, 2—4blumig; Blumen groß, aufrecht, glockenförmig, mit langer, trichterförmiger Röhre, feurig zinnober-scharlachrot, regelmäßig; Perigon oberhalb, corollinisch, trichterförmig, 6spaltig, die Röhre 3kantig, gerade, der Schlund erweitert, zwischen den Einschnitten polsterig; Einschnitte genetzt-rundlich, die inneren wenig schmäler, abstehend; Staubgefäße zur Seite und am Ende der Röhre befestigt, herablaufend, fast gleich, abstehend; Staubbeutel länglich, aufliegend; Narbe 3lappig; Kapsel 3seitig; Samen 2reihig, zusammengedrückt, schwarz, blattartig geflügelt.

Während viele Pflanzen Südafrikas hier 2—3mal im Jahre blühen, kommt obige Amaryllideae nur in der Trockenzeit zur Blüte, obwohl sie in ihrem Vaterlande in der Nähe von Wasserläufen vorkommt. Man sollte also meinen, es mit einer subaquatischen Pflanze zu tun zu haben; dies ist aber durchaus nicht der Fall. Augenblicklich sind die Blätter nur kurz,

obwohl es tagtäglich und sehr viel regnet. Im Osten der Insel soll die Pflanze sehr üppig wachsen, obwohl es dort sehr trocken ist. Dem anhaltenden Regen können aber nur wenige Pflanzen aus einem trockenen Klima Stand halten; nach und nach gehen sie ein.

Nr. 100. **Caesalpinia pulcherrima** Sw., Obs. 166. Maund., The Botanist IV, tab. 151; Zanoni, Hist. tab. 141.

Leguminosae.

Bis 4 m hohes Bäumchen mit grünen, unterhalb der Blätter stehenden Stacheln; Äste blaßgrün; Blätter doppelt gefiedert; Blättchen länglich-oval, ausgerandet, hellgrün; der Hauptblattstiel am Grunde mit einer Drüse; Blumen mit gefärbtem Kelch, gelbrot, mit langen, roten Staubfäden, in reichen Enddoldentrauben.

Diese tropische Pflanze blüht hier sehr gut, fruktifiziert aber nicht; ich habe wenigstens nie Früchte gesehen. Eine Reihe Exemplare dieser Caesalpinia-Art macht einen schönen Effekt; die Blüten sind bedeutend schöner als solche anderer Arten. Sie ist in Indien als Kembang trang doenja (Licht der Welt) bekannt. Eigentümlich sind die poetischen Benennungen der Pflanzen; man sollte so etwas von den Eingeborenen gar nicht erwarten, speziell schon deshalb nicht, weil die Leute im großen ganzen doch in allererster Reihe für sehr prosaische Dinge (Lebensunterhalt usw.) zu sorgen haben!

Obige Art wurde zweifelsohne, zurzeit vom Garten in Buitenzorg aus Westindien eingeführt und hat sich nach und nach eingebürgert, wie es mit einer Unmasse anderer Pflanzenarten der Fall ist.

Druck von Anton Kämpfe, Jena.

Eingegangene Literatur.

1) Arbeiten der deutschen Landwirtschaftsgesellschaft. Heft 243 (Siebenjährige Runkelrübenanbauversuche). Heft 256 (Sommersamen, Hafer, Sommerweizen, Feldbohnen, Felderbsen und Zuckerrüben). Heft 258 (Fünfjährige Düngungsversuche in Ostpreußen).

2) C. Fruwirth (a. o. Prof. an der k. k. Technischen Hochschule in Wien), Allgemeine Züchtungslehre der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen (sic!). Vierte, gänzlich umgearbeitete Auflage. Mit 56 Textabbild. und 8 Tafeln. Berlin, Verlagsbuchhandlung P. Parey.

3) Dr. K. Giesenhagen (o. Prof. in München), Lehrbuch der Botanik. Sechste Auflage. Stuttgart, Verlag F. Gries. Preis: brosch. M. 6.—, geb. M. 7.—.

4) Dr. V. Grafe (a. o. Prof. an der Universität Wien), Ernährungsphysiologisches Praktikum der höheren Pflanzen (sic!). Mit 186 Textabbildungen. Berlin, Verlagsbuchhandlung P. Parey. Preis: M. 17.—.

5) H. Zaepernick, Kautschukkulturen. Bd. I. Hevea brasilinesis. Berlin, Verlag Wilhelm Süsseroth. Preis: geb. M. 4.—.

7) Dr. F. W. Neger (Prof. in Tharandt), Die Laubhölzer. Kurzgefaßte Beschreibung der in Mitteleuropa einheimischen Bäume und Sträucher, sowie der sonstigen in Gärten gezogenen Laubholzpflanzen. Mit 24 Textabbild. und 6 Tabellen. Berlin und Leipzig, G. J. Göschen'sche Verlagsbuchhandlung. Preis: geb. M. —.90.

Besprechung eingesandter Bücher findet in der „Flora“ nicht statt; es werden nur die Titel angeführt.

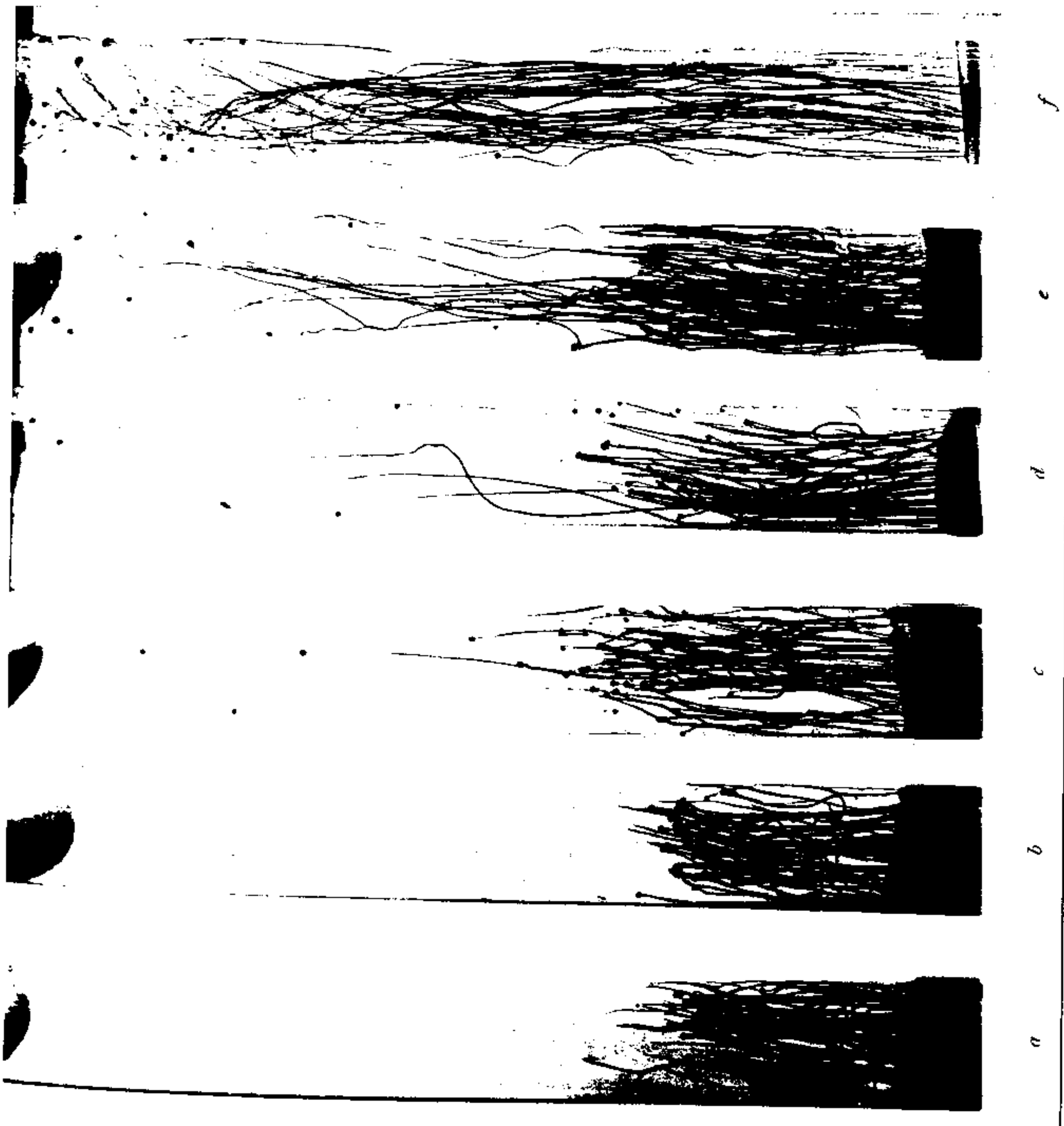
Fig. 1.

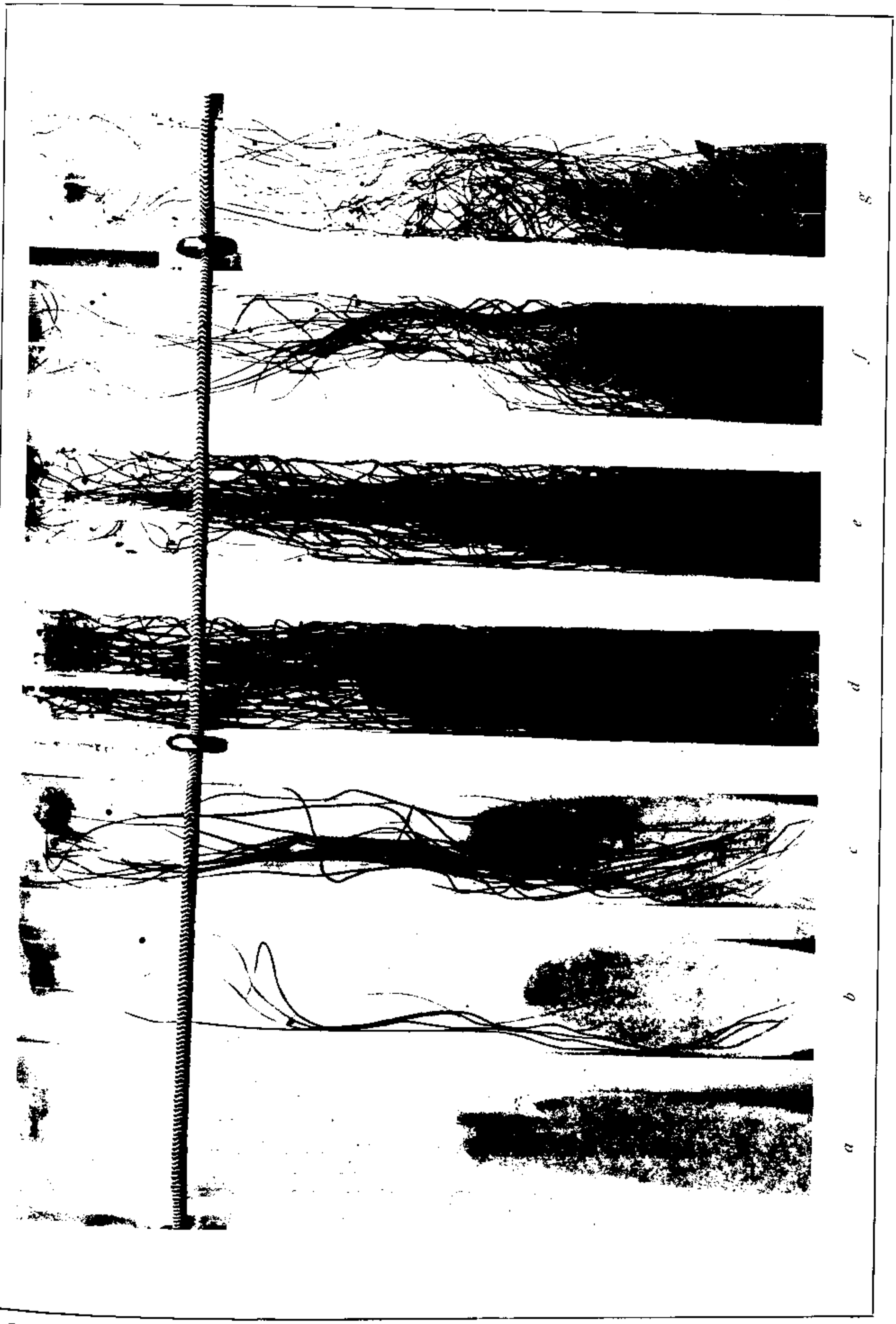
Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 1.

Fig. 2.


a
b
c
d
e
f



Burgeff.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. SIEBENTER BAND

(DER GANZEN REIHE 107. BAND)

VIERTES HEFT

MIT 14 ABBILDUNGEN IM TEXT

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL

PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1915

ERSCHIENEN AM 15. FEBRUAR 1915

Inhaltsverzeichnis.

Seite

WISSELINGH, C. VAN, Über die Nachweisung und das Vorkommen von Carotinoiden in der Pflanze . . . . . 371—432

LUNDEGÅRDH, HENRIK, Experimentell-morphologische Beobachtungen. Mit 14 Abbildungen im Text . . . . . 433—449

Titel und Inhalt zu Band 107 (N. F. 7. Bd.).

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Neue Veröffentlichungen.

Erstes mikroskopisches Praktikum

Eine Einführung in den Gebrauch des Mikroskopes und in die Anatomie der höheren Pflanzen

Zum Gebrauche in den botanischen Laboratorien und zum Selbstunterrichte

Für Botaniker, Zoologen, Studierende des höheren Lehramtes, Pharmazeuten und Chemiker.

Von **Dr. Arthur Meyer**

o. ö. Professor der Botanik und Direktor des botanischen Gartens an der Universität Marburg.

Dritte vervollständigte Auflage.

Mit 110 Abbildungen im Text. 1915. (V, 255 S. gr. 8°.)

Preis: 6 Mark 50 Pf., geb. 7 Mark 50 Pf.

Das Buch soll Anfänger in die Methoden der mikroskopischen Beobachtung einführen. Als Objekt der mikroskopischen Arbeiten wird der anatomische Bau der höheren Pflanzen benutzt. Das Buch belehrt deshalb den Anfänger zugleich über die Anatomie der Pflanzen, welche auf Grundlage der neuesten Forschungen vorgetragen wird. Durch seine genauen Anleitungen für die Arbeiten und durch die allgemeinen Erläuterungen aus dem Gebiete der Anatomie ist das Praktikum nicht nur als Leitfaden in den wissenschaftlichen Instituten, sondern auch zum Selbstunterricht brauchbar und wird allen denen, welche eine Erziehung zur pflichtgetreuen Arbeit als ein wichtiges Ziel eines jeden Unterrichts betrachten, willkommen sein. Die neue Auflage ist sorgfältig durchgesehen und durch eine Anzahl besonders kenntlich gemachter Kapitel, welche nur von denen bearbeitet werden sollen, die sich später noch weiter mit Botanik beschäftigen wollen, und ferner durch einige Abschnitte, welche in die Mikrotom- und in die Färbetechnik einführen sollen, vermehrt worden.

Die Elemente der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere. Anleitung und Repetitorium für Studierende und Ärzte.

Von **Oscar Hertwig,** o. ö. Professor, Direktor des anatomisch-biologischen Instituts der Universität Berlin. Fünfte vermehrte Auflage. Mit 416 Abbildungen im Text. 1915. (IX, 464 S. gr. 8°.) Preis: 10 Mark, geb. 11 Mark.

Die „Elemente der Entwicklungslehre", die jetzt in fünfter Auflage vorliegen, sind eine kürzer gefaßte Darstellung des bekannten, vor einigen Jahren in neunter Auflage herausgegebenen „Lehrbuches der Entwicklungsgeschichte" desselben Verfassers. Die „Elemente" sind außer für Studierende und Ärzte auch für solche Leserkreise bestimmt, welche dem Studium der modernen Biologie Interesse entgegenbringen. Wie die vierte Auflage eine wichtige Erweiterung durch die Aufnahme eines neuen Schlußkapitels über „das ontogenetische Kausalgesetz" erfahren hat, so hat diesmal der Verfasser die neueren Errungenschaften der speziellen Entwicklungsgeschichte des Menschen in noch höherem Maße, als es schon früher der Fall war, zu berücksichtigen gesucht. So sind zahlreiche neue Abbildungen fast ausschließlich dem „Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen" entnommen worden.

Über die Nachweisung und das Vorkommen von Carotinoiden in der Pflanze.

Von C. van Wisselingh.

Einleitung.

Die schönen gelben und roten Farbstoffe im Pflanzenreich, die unter dem Namen Carotine[1]) oder Carotinoide[2]) zusammengefaßt sind, haben schon lange die Aufmerksamkeit auf sich gezogen. Schon im Jahre 1831 hat Wackenroder[3]) das Carotin aus der Mohrrübe isoliert und nachher sind viele wichtige chemische, physische und mikroskopische Arbeiten veröffentlicht worden. Viele dieser Arbeiten zeugen von großer Sorgfalt und Originalität. Besonders haben Arnaud[4]) und während der letzten Zeit Willstätter und seine Schüler[5]) wichtige chemische Untersuchungen ausgeführt. Stokes[6]) hat eine physische Methode, die sogenannte Entmischungsmethode, zuerst beim Studium der Carotinoide angewendet. Später hat auch Tswett[7]) eine vernünftige physische

---

1) F. Czapek, Biochemie der Pflanzen, 1. Aufl., Bd. I, pag. 172, 2. Aufl., Bd. I, pag. 803.

2) M. Tswett, Über den makro- und mikrochemischen Nachweis des Carotins. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 29. Jahrg., 1911, Heft 9, pag. 630.

3) Geiger's Mag. f. Pharm. 1831, 33, pag. 144.

4) A. Arnaud, Recherches sur la composition de la carotine, sa fonction chimique et sa formule. Comptes rendus 1886, CII, 1, pag. 1119.

5) R. Willstätter, Untersuchungen über Chlorophyll, IV. Richard Willstätter und Walter Mieg, Über die gelben Begleiter des Chlorophylls. Justus Liebig's Annalen der Chemie 1907, Bd. CCCLV, pag. 1. Richard Willstätter und Heinr. H. Escher, Über den Farbstoff der Tomate. Hoppe-Seyler's Zeitschr. für physiol. Chemie 1910, Bd. LXIV, pag. 47.

Richard Willstätter und Arthur Stoll, Untersuchungen über Chlorophyll usw. 1913, pag. 247; Gewinnung und Beschreibung des Fucoxanthins von R. Willstätter und H. J. Page.

6) G. G. Stokes, Proc. Roy. Soc. 13, 144 (1864).

7) M. Tswett, Physikalisch-chemische Studien über das Chlorophyll. Die Adsorptionen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1906, 24. Jahrg., pag. 316. Adsorptionsanalyse und chromatographische Methode. Anwendung auf die Chemie des Chlorophylls, l. c. pag. 384.

Methode ausgefunden; wobei Adsorptionsvorgänge eine Rolle spielen und welche er chromatographische Methode genannt hat. Molisch[1]) hat eine eigentümliche neue mikrochemische Methode ausgefunden. Zopf[2]) verdanken wir bedeutende Beiträge über Carotinoide bei niederen Organismen, und viele andere Forscher, unter anderen Zeise[3]), Immendorff[4]), Kraus[5]), Sorby[6]), Borodin[7]), Monteverde[8]) und Tschirch[9]) haben im Verlauf der Zeit auf die eine oder die andere Weise unsere Kenntnis der Carotinoide sehr ausgedehnt. Ihre Entwicklung ist in Rücksicht auf andere Probleme eine ziemlich gleichmäßige gewesen. Jedoch haben, wie man von einem Gegenstande, dessen Studium große Schwierigkeiten macht, erwarten kann, nicht alle Untersuchungen zu übereinstimmenden Resultaten geführt. Besonders die Resultate der mikroskopischen Untersuchungen sind sehr verschieden und zum Teil sehr in Widerspruch mit denen, welche man auf chemischem und physischem Wege erzielt hat.

Man kann die Forscher in zwei Gruppen einteilen. Die eine Gruppe erklärt alle Carotinoide für identisch; sie behauptet, daß die Unterschiede, die man beobachtet, nicht von chemischer Natur sind. Die andere Gruppe, der die meisten Forscher angehören, nimmt mehrere Carotinoide an, die chemisch verschieden sind. Eine Vertreterin der ersten Gruppe

---

1) Hans Molisch, Die Kristallisation und der Nachweis des Xanthophylls (Carotins) im Blatte. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1896, Bd. XIV, pag. 19.

2) W. Zopf, Zur Kenntnis der Färbungsursachen niederer Organismen. Beiträge zur Physiologie und Morphologie niederer Organismen, erstes Heft, 1892, pag. 30; zweites Heft, 1892, pag. 3; drittes Heft, 1893, pag. 26. Cohn's Hämatochrom ein Sammelbegriff. Biolog. Zentralbl. 1895, Bd. XV, pag. 417. Über das Polycystin usw. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1900, 18. Jahrg., Bd. XVIII, pag. 461.

3) W. C. Zeise, Journ. prakt. Chem. (1847), Bd. XL, pag. 297. Lieb. Ann. (1847), Bd. LXII, pag. 380.

4) H. Immendorff, Das Carotin im Pflanzenkörper usw. Landw. Jahrb. 1889, Bd. XVIII, pag. 507.

5) G. Kraus, Zur Kenntnis der Chlorophyllfarbstoffe und ihrer Verwandten. Spektralanalytische Untersuchungen, 1872.

6) H. C. Sorby, Quart. Journ. of Micr. Science (1871), 11, 215. Quart. Journ. of Science (1871), 8, 64. Proc. Roy. Soc. (1873), 21, 442.

7) J. Borodin, Über kristallinische Nebenpigmente des Chlorophylls. Mélanges biologiques tirés du Bull. de l'Acad. imp. d. sc. de St. Pétersbourg 1883, T. XI, pag. 485 (Bull., T. XXVIII, pag. 328).

8) N. A. Monteverde, Acta Horti Petropolitani 1893, XIII, Nr. 9.

9) A. Tschirch, Das Quarzspektrograph und einige damit vorgenommene Untersuchungen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1896, Bd. XIV, pag. 76. Spektralanalytische Untersuchungen mit Hilfe des Quarzspektrographen, l. c. 1904, Bd. XXII, pag. 414.

ist besonders T. Tammes[1]). Sie gelangte nach Untersuchung einer ziemlich großen Anzahl von Pflanzen zu dem Resultate, daß der gelbe bis rote Plastidenfarbstoff in grünen, gelbbunten, etiolierten und herbstlich vergilbten Blättern, Blüten, Früchten, Samen, Diatomaceen, Grünalgen, Blaualgen, Braunalgen und Rotalgen in chemischen und physischen Eigenschaften mit dem Carotin aus der Wurzel von Daucus Carota völlig übereinstimmt.

Die letzten makrochemischen Untersuchungen über Carotinoide, nämlich die von Willstätter und seinen Schülern, haben die Resultate von Tammes nicht bestätigt. Willstätter und Mieg[2]) isolierten aus den Blättern der Brennessel zwei Carotinoide, nämlich Carotin ($C_{40}H_{56}$), welcher Stoff sich identisch zeigte mit dem Carotin aus der Wurzel von Daucus Carota und Xanthophyll ($C_{40}H_{56}O_2$), während Willstätter und Escher[3]) aus der Tomate ein anderes Carotinoid, Lycopin, isomer mit dem Daucus-Carotin isolierten. Aus zwei Objekten erhielten sie deshalb drei Carotinoide, zwei sauerstofffreie (Kohlenwasserstoffe) und einen sauerstoffhaltigen Körper.

Der große Unterschied zwischen den Resultaten der mikroskopischen und makrochemischen Untersuchungen entschloß mich, die verschiedenen Methoden zu prüfen, die man für die Nachweisung der Carotinoide auf mikroskopischem Wege empfohlen hat.

Einige Forscher unterscheiden direkte und indirekte Methoden. Die direkten gründen sich auf die Hinzufügung von Reagenzien, die Färbungen hervorrufen, wie z. B. die schöne Färbung mit Schwefelsäure und die indirekten auf die Auskristallisierung der Carotinoide in den Zellen und Geweben. Die Carotinoide kommen nämlich nur in einzelnen Fällen als Kristalle in den Zellen vor; meist sind sie an flüssigen, fettartigen, von Alkalien verseifbaren Substanzen gebunden oder eigentlich in denselben aufgelöst[4]). Diese Substanzen befinden sich in den Plastiden oder sie bilden, wie es besonders bei niederen Organismen der Fall ist, ölartige Tropfen in den Zellen[5]). Die indirekten Methoden haben den Zweck, die Carotinoide in Freiheit zu setzen und zur Kristallisation zu bringen.

---

1) T. Tammes, Über die Verbreitung des Carotins im Pflanzenreiche. Flora 1900, 87. Bd., 2. Heft, pag. 244.

2) l. c.

3) l. c.

4) Siehe F. G. Kohl, Untersuchungen über das Carotin und seine physiologische Bedeutung in der Pflanze 1902, pag. 118ff.

5) Siehe W. Zopf, Zur Kenntnis der Färbungsursachen niederer Organismen usw. 1892, 1. Heft, pag. 35 und 1892, 2. Heft, pag. 5.

Bei der Beschreibung meiner Resultate muß ich natürlich auch die Farbe der ausgeschiedenen Kristalle und die durch Reagenzien hervorgerufene bezeichnen. Ich bemerke, daß die von mir benutzten Namen der Farben mit denen von Klincksieck et Valette, Code des Couleurs, 1908, in Übereinstimmung sind. Oft habe ich auch die Nummern, welche den Farben in diesem Leitfaden gegeben sind, erwähnt.

Ausscheidung der Carotinoide in Form von Kristallen.

Die indirekten Methoden eignen sich für die mikroskopische und mikrochemische Untersuchung der Carotinoide. Wenn man diese Körper in Form von Kristallen ausgeschieden hat, kann man sie mit Reagenzien und Lösungsmitteln untersuchen. Jedoch für das Studium der Lokalisation sind die indirekten Methoden minder geeignet. Die Plastiden, in denen sie sich finden, werden destruiert und die Ansetzung von Kristallen findet nicht immer in den Zellen statt, in welchen die Carotinoide in den lebenden Objekten vorkommen. Bisweilen wandern sie, bevor sie auskristallisieren, und an anscheinend willkürlichen Stellen können dann bisweilen große Kristallaggregate entstehen. Beim Studium der Lokalisation muß man darum die Reagenzien auch direkt auf die Präparate einwirken lassen.

Kalimethode.

Die von Molisch[1]) gefundene Kalimethode war ursprünglich für die Nachweisung von Xanthophyll oder Carotin in grünen Blättern bestimmt. Die frischen Blätter oder Teile derselben legt man in alkoholische Kalilauge, die 40 Volumenprozente Alkohol und 20 Gewichtsprozente Kaliumhydroxyd enthält; sie werden darin mehrere Tage unter Abschluß von Licht gelassen, bis alles Chlorophyll ausgezogen ist. Bei grünen Blättern gibt die Kalimethode gute Resultate, aber auch bei vielen anderen Objekten ist das der Fall, nämlich bei etiolierten Blättern, Herbstblättern, bunten Blättern, Blüten, Früchten, Algen usw. In den meisten Fällen führt die Methode zu positiven Resultaten; nur in einigen Fällen findet keine Auskristallisation statt.

Um mir eine Vorstellung zu machen, auf welche Weise die Kristallbildung stattfindet, habe ich in einigen Fällen die Einwirkung des Molisch'schen Reagenzes auf die lebenden Objekte unter dem Mikroskop studiert. Mit ein paar Beispielen will ich die Kristallbildung erläutern.

---

1) l. c.

In der Blumenkrone von Calceolaria rugosa kommen große, gelbe Plastiden vor. Das Carotinoid befindet sich in gelöstem Zustande in einem flüssigen, leicht verseifbaren Stoff, der in den Plastiden eine gelbe, peripherische Schicht bildet. Nach Hinzufügung des Molisch'schen Reagenzes bilden die Plastiden bisweilen gelbe Kugeln mit scharfem Kontur, die sich bald in Kugeln und Massen verwandeln, die einen minder scharfen Kontur zeigen und Verseifungsprodukte sind. Oft geht die Verseifung noch schneller vor sich, so daß man keine Kugeln mit scharfem Kontur beobachtet, sondern sofort die Verseifungsprodukte. Diese lösen sich und schon nach einigen Minuten scheiden sich aus der entstandenen Lösung orangegelbe, nadelförmige oder schmale bandförmige Kristalle aus, die oft sehr lang und stark gebogen und bisweilen gespalten sind.

In den zungenförmigen Blüten von Gazania splendens kommen große, orangefarbige Plastiden vor, in welchen man Kügelchen beobachtet, die in fortdauernder Bewegung sind. Nach Hinzufügung des Molisch'schen Reagenzes bilden sich bald orangefarbene Kugeln mit scharfem Kontur. Diese entstehen durch Zusammenfließung der obengenannten Kügelchen. Die Erscheinung ist nicht die Folge einer Verseifung, wie Kohl[1]) annimmt; denn Erwärmung im Wasser oder Aufenthalt in verdünntem Spiritus (von 70%) hat dieselbe Wirkung. Nach meiner Meinung wird diese Erscheinung dadurch verursacht, daß die Zellen getötet werden und die Plastiden ihre Struktur verlieren. Die Verseifung der entstandenen Kugeln geht bei Gazania splendens sehr langsam vor sich. Nach einem Aufenthalt von 20 Tagen in dem Molisch-schen Reagens (in vitro) sah ich in den Zellen nur orangefarbene Kugeln, welche von konzentrierter Schwefelsäure dunkelblau gefärbt wurden. Als ich nach 24 Tagen die Blüte wieder untersuchte, traf ich wieder viele orangefarbene Kugeln an, aber daneben auch viele gut gebildete Kristalle, orangene Kristallplättchen mit abgerundeten Enden und Aggregate solcher Kristallplättchen. Die Kristalle geben mit Reagenzien die Farbenreaktionen der Carotinoide und das ist auch mit den orangenen Kugeln der Fall, was beweist, daß noch nicht alles Carotinoid auskristallisiert ist.

Die Bildung von Kristallen in der Blüte von Calceolaria und in vielen anderen Objekten bei Anwendung des Molisch'schen Reagenzes kann man auf die folgende Weise erklären: Die Carotinoide kommen in der lebendigen Pflanze in gelöstem Zustande vor. Sie sind in einer flüssigen, fettartigen Substanz gelöst. Durch Hinzufügung des Molisch-

---

1) l. c. pag. 122.

schen Reagenzes werden die Plastiden destruiert und die flüssige Substanz bildet dann Kugeln, die durch das Carotinoid orangegelb oder orange gefärbt sind. Darauf wirkt das Molisch'sche Reagens verseifend und auflösend. Der ölige Stoff wird verseift und die Zellen füllen sich mit einer Lösung des Verseifungsproduktes, worin das Carotinoid löslich ist. Diese Lösung wird durch das Reagens, in dem die Objekte sich befinden, verdünnt, und die Carotinoide, die in dem Molisch'schen Reagens unlöslich sind, kristallisieren aus.

Auf Grund des eben erwähnten, hatte ich die Vermutung, daß die Carotinoide in einer starken Seifenlösung löslich sind. Es zeigte sich, daß dieses der Fall war. Als ich z. B. die Präparate mit Carotinoidkristallen mit Wasser auswusch und in Seifenspiritus (Spiritus saponatus, Pharm. Nederl., Ed. IV, ohne Lavendelöl) legte, so lösten die Kristalle sich allmählich auf.

Es versteht sich, daß, wenn die Verseifung sehr langsam weiter vor sich geht, man die Kristallbildung unter dem Mikroskop nicht beobachten kann. Wenn man in diesem Falle die Präparate nach und nach untersucht, erhält man den Eindruck, daß je nachdem die aus den Plastiden entstandenen Kugeln und Massen sich lösen, die Kristalle aus denselben hervorschießen.

Wie aus den beiden obenerwähnten Beispielen hervorgeht, findet die Verseifung der fettartigen Substanz und die Ausscheidung der Kristalle entweder schnell oder sehr langsam statt. Nach der Natur der Objekte braucht es für die Ausscheidung von Kristallen Minuten, Stunden, Tage, Wochen oder Monate. Zu den Objekten, bei denen die Geduld eines Menschen sehr lange auf die Probe gestellt wird, gehören außer den zungenförmigen Blüten von Gazania splendens auch die zungenförmigen Blüten von Hieracium aurantiacum, Doronicum Pardalianches und Taraxacum officinale, bei denen ich resp. nach 24, 48 und 74 Tage Kristalle beobachtete. Bei den zungenförmigen Blüten von Hieracium murorum und Inula Helenium und bei den Blumenblättern von Viola cornuta konnte ich resp. nach 130, 110 und 30 Tagen noch keine Kristalle wahrnehmen. Daß in diesen letzten Fällen das Carotinoid nicht auskristallisiert ist, kommt dadurch, daß die ölartige Substanz nicht verseift wird und das Carotinoid in Lösung hält. Die gelben oder orangegelben Kugeln, die man in den Zellen antrifft, färben sich mit konzentrierter Schwefelsäure blau, mit Jodjodkaliumlösung grün und mit Bromwasser vorübergehend blau, was beweist, daß sie das Carotinoid enthalten.

Ich glaube nicht, daß eine lange dauernde Einwirkung des Molischschen Reagenzes schadet. Ich habe keinen Anhaltspunkt, daß die Caro-

tinoide sich dabei zersetzen, und zuletzt bekommt man noch oft schöne Ausscheidungen von Kristallen. In gut 80 Fällen, nämlich bei Blüten, Blättern, Früchten und Algen, mit Carotinoiden, habe ich die Molisch-sche Kalimethode geprüft und nur in den drei obengenannten Fällen kam es nicht zur Auskristallisation der Carotinoide.

Es versteht sich, daß das Warten auf die Kristallbildung nicht angenehm ist und deshalb habe ich die Kalimethode etwas modifiziert. Die Modifikation besteht darin, daß man das Molisch'sche Reagens nicht bei der gewöhnlichen Temperatur einwirken läßt, sondern die Einwirkung durch Erwärmung unterstützt. Meist erwärmte ich die Präparate einige Tage hintereinander, täglich während einiger Stunden auf 70—80° C. Ich habe die Modifikation bei einigen Objekten geprüft, unter anderen bei der Blüte von Taraxacum officinale, mit welcher ich kein Resultat erzielte. Mit anderen Objekten erhielt ich aber überraschende Resultate, unter anderen, mit der Blüte von Kleinia Galpini und mit den Früchten von Sorbus aucuparia, Capsicum annuum, Physalis Francheti und Viburnum Opulus. Nach 10tägiger Einwirkung des Molisch'schen Reagenzes bei gewöhnlicher Temperatur zeigte es sich, daß bei Kleinia Galpini die Plastiden zu orangefarbigen Kugeln und Massen zusammengeflossen waren; Kristalle waren jedoch nicht wahrnehmbar. Unterstützte ich die Einwirkung des Reagenzes durch Erwärmung, so waren in derselben Zeit alle Kugeln aus den Zellen verschwunden und anstatt derer, fand ich zahlreiche orangegelbe (Kl. et V. 151), lange, rechte oder gebogene, flache Nadeln oder lange, schmale Plättchen.

Bei der Frucht von Sorbus aucuparia konnte ich auch feststellen, daß Erwärmung die Verseifung und Kristallbildung beschleunigt. Bei diesem Objekt zeigen sich aber zwischen Einwirkung bei der gewöhnlichen Temperatur und Einwirkung unter Erwärmung noch andere Unterschiede, die ich später besprechen werde.

In den Zellen der Fruchtwand von Capsicum annuum findet man nach einer Einwirkung des Molisch'schen Reagenzes während zweier Monate bei der gewöhnlichen Temperatur viele orangefarbige Kugeln, aber von einer kristallinischen Ausscheidung kann man nur wenig bemerken. Wenn die Einwirkung einige Tage durch Erwärmung unterstützt wird, sind die orangefarbigen Kugeln verschwunden, und beobachtet man in den Zellen Kristallaggregate und einzelne Kristalle verschiedener Form und Farbe; man sieht rote (Kl. et V. 16, 21), orangerote (76, 81) und orangefarbige (106, 127) Kristalle.

Behandelt man die Frucht und den Kelch von Physalis Francheti mit dem Molisch'schen Reagens bei der gewöhnlichen Temperatur,

so ist nach 40 Tagen nur wenig Carotinoid auskristallisiert. Die orangefarbigen Plastiden scheinen noch wenig verändert. Nach 1 Jahr 2½ Monat sieht man wohl mehr Kristalle zwischen den Plastiden, die im allgemeinen noch ihre Form beibehalten haben, aber offenbar ist das meiste Carotinoid noch nicht auskristallisiert. Erwärmt man dagegen die Frucht und den Kelch im Molisch'schen Reagens, so schmelzen die Plastiden bald zu orangefarbenen Kugeln zusammen. Nach einigen Tagen sind die Kugeln aus den Zellen ganz verschwunden und statt derer findet man eine Menge orangegelbe (Kl. et V. 151), meist schmale, bisweilen gebogene Kristallplättchen, welche oft nadelförmig erscheinen.

In der Frucht von Viburnum Opulus entstehen durch Behandlung mit dem Molisch'schen Reagens bei der gewöhnlichen Temperatur bald orangefarbige Kugeln. Nach 7 Wochen scheinen die Kugeln noch nicht geändert und ist noch kein Carotinoid auskristallisiert. Wird die Einwirkung auf die obenerwähnte Weise durch Erwärmung unterstützt, so werden die Kugeln allmählich zersetzt. In den Zellen entstehen viele farblose Kristalle und in den Kugeln rote tafelförmige Kristalle von Carotinoid. Sie ragen allmählich aus den Kugeln hervor und werden zuletzt frei. Bei Viburnum Opulus muß der Versuch mehrere Wochen fortgesetzt werden.

Nach Tammes[1]) und Kohl[2]) bestehen alle gelb bis rot gefärbte Kristalle, die man mit Hilfe der Kalimethode erhält, wie verschieden Farbe und Form auch sind, aus Carotin. Nach ihnen würde die Farbe der Kristalle nur von ihrer Dicke und von dem Winkel, unter dem man sie beobachtet, abhängig sein. Becke[3]) nimmt aber auf Grund kristallographischer Untersuchungen an, daß die verschiedenen Kristalle, welche man nach der Methode von Molisch bekommt, nicht identisch sind. Ich selbst bin zu den folgenden Resultaten gekommen.

In vielen Fällen ist die Farbe und die Form der Kristalle sehr verschieden. Was die Farbe betrifft, kann man sie in zwei Gruppen einteilen, nämlich eine Gruppe, welche die orangerote (Kl. et V. 61, 66, 76, 81, 91), rote (Kl. et V. 21, 22, 46) und violettrote (Kl. et V. 576, 586) umfaßt und eine andere Gruppe, welche die gelbe (Kl. et V. 201), orangegelbe (Kl. et V. 126, 151, 176) und orangene (Kl. et V. 101, 102, 106) zusammenfaßt. Die Intensität und auch einigermaßen die Nuance

1) l. c. pag. 242 und 244.
2) l. c. pag. 33ff. und 67.
3) Hans Molisch, l. c. pag. 24.

der Farbe ist mehr oder weniger abhängig von der Dicke der Kristalle. In der ersten Gruppe kommt immer rot vor, in der zweiten nicht.

Wie verschieden die Form der Kristalle auch ist, kann man doch konstatieren, daß Form und Farbe einigermaßen zusammenhängen. Unter den roten oder orangeroten Kristallen findet man gewöhnlich gut entwickelte Tafeln, welche die Form von kleinen Parallelogrammen und bisweilen von kleinen Rhomben haben. Die Länge der Plättchen ist gewöhnlich um einige Male länger als die Breite; bisweilen sind sie noch schmäler und spitzen Nädelchen ähnlich. Die Parallelogramme und Rhomben sind oft unvollkommen. Teile fehlen oft; die Ecken und Seiten sind manchmal abgerundet. Die roten Kristalle bilden oft Aggregate.

Die orangegelben und orangenen Kristalle sind auch sehr verschieden. Oft trifft man Plättchen an, die um einige Male länger als breit sind. Selten sind die Plättchen ebenso lang wie breit. Die Kristalle laufen meist abgerundet aus, selten spitz oder sie bilden unregelmäßige oder gerade Breiteseiten. Oft findet man ovale oder wetzsteinförmige Plättchen. Selten trifft man Rhomben mit abgerundeten Ecken an. Bald sind die Plättchen verhältnismäßig groß und haben keine bestimmte Form, bald sind sie schmal und lang und etwas gebogen. Dieser letzteren Form reihen sich die oft vorkommenden band- und nadelförmigen Kristalle an. Diese sind meist stark gebogen; gerade Nadeln kommen nicht häufig vor. Die bandförmigen Kristalle sind oft verzweigt oder in einzelne gebogene Nadeln gespalten. Den gebogenen, nadelförmigen Kristallen reihen sich schließlich die fadenförmigen an, die oft stark gewunden sind und manchmal Knäuel bilden. Die tafelförmigen Kristalle sind oft zu Aggregaten vereinigt.

In den meisten Objekten, in vielen Blüten, Blättern, Früchten und Algen scheiden sich zweierlei Kristalle aus, rote oder orangerote und orangegelbe oder orangene Kristalle. Bei chlorophyllhaltigen Objekten, wie Blätter und Algen, ist das die Regel. Oft trifft man in diesen Objekten Kristallaggregate an, die aus beiderlei Kristallen zusammengesetzt sind.

Bisweilen kommen verschiedene Kristalle der Gruppe der gelben, orangegelben und orangefarbigen in demselben Objekt vor. In der Blumenkrone von Cucurbita melanosperma z. B. scheiden sich orangene (Kl. et V. 126) Kristalle aus, welche gewundene fadenförmige und ziemlich dicke, meist gerade, flache Nadeln sind. Letztere finden sich besonders in den Haren. In der Blüte von Dendrobium thyrsiflorum bilden sich orangegelbe (Kl. et V. 151), wetzsteinförmige Plättchen und orangegelbe

(151), fadenförmige Kristalle und lebhaft orangene (101), einigermaßen orangerot (81) gefärbte Aggregate von feinen nadelförmigen Kristallen. In der Blüte von Tulipa Gesneriana fand ich orangegelbe (151) Kristallaggregate und gelbe (201) kristallinische Ausscheidungen.

Wie große Verschiedenheit die Kristalle auch zeigen, gibt es einen wichtigen Unterschied zwischen den roten und orangeroten einerseits und den orangegelben und orangenen Kristallen andererseits. Wenn die Carotinoide sich nämlich in der Form von Plättchen ausscheiden, findet man unter den roten sehr häufig gut gebildete Parallelogramme, während derartige Kristalle unter den orangegelben und orangenen nie vorkommen.

Verschiedene Umstände, wie die Quantität des Molisch'schen Reagenzes, die Dauer der Einwirkung und die Jahreszeit haben Einfluß auf die Resultate. Mit einigen Beispielen werde ich das erläutern.

In den Blumenblättern von Chelidonium majus bildeten sich fadenförmige Kristalle, wenn ich sie in eine kleine Flasche mit einer großen Quantität des Molisch'schen Reagenzes brachte, dagegen entstanden Plättchen, wenn ich ein Blumenblatt in ein wenig Molisch'schem Reagens zwischen Objektträger und Deckglas deponierte.

Bei den Blättern von Urtica dioica konnte ich konstatieren, daß die Quantität des Reagenzes nicht nur Einfluß auf die Form der Kristalle, sondern auch auf die Stelle der Ausscheidung ausübte. Bei Anwendung von viel Molisch'schem Reagens bildete sich in jeder Zelle ein kleines Aggregat von orangegelben und roten Kristallen; mit wenig Molisch'schem Reagens erhielt ich an verschiedenen Stellen im Gewebe große rote und orangegelbe Kristallaggregate, sowie auch außerhalb desselben. Dieses Resultat braucht uns nicht zu wundern, denn die Carotinoide sind in der Lösung der entstandenen Verseifungsprodukte löslich und nicht in dem Molisch'schen Reagens. Wenn man wenig Molisch'sches Reagens anwendet, findet nicht bald Verdünnung der Seifenlösung statt und die Carotinoide haben Gelegenheit, im Gewebe zu wandern. Im allgemeinen ist es deshalb nicht erwünscht, wenig Molisch'sches Reagens zu gebrauchen, es sei denn, daß man sich aus dem einen oder anderen Grund große Kristalle wünscht.

Ein lange dauernder Aufenthalt in dem Molisch'schen Reagens kann selbst, wenn schon das Carotinoid auskristallisiert ist, noch Wanderung desselben veranlassen. Ich konnte das beispielsweise bei Zygnema cruciatum feststellen. Das Molisch'sche Reagens verursachte in diesem Objekt bald in allen Zellen eine reichliche Ausscheidung kleiner orangegelber Kristalle. Als ich nach 9 Monaten das Material wieder untersuchte,

sah ich nur in einigen Zellen orangegelbe Kristalle, nämlich sehr große Aggregate; in den übrigen Zellen konnte ich nur einzelne rote Plättchen beobachten, aber gar keine orangegelben Kristalle.

Auf Grund der Untersuchungen von Arnaud[1]) darf man annehmen, daß die Resultate in verschiedenen Jahreszeiten verschieden sein können. Arnaud fand z. B. in den Blättern der Kastanie und der Brennessel die Quantität des Carotins im Mai während der Blütezeit am größten. Ich fand, daß die Kristallausscheidung in anderen Fällen auch nicht immer dieselbe war. Besonders war das bei Cladophora conglomerata der Fall, bei welcher Alge bald viel orangegelbe und wenig rote, bald viel rote und wenig orangegelbe Kristalle sich ausschieden.

Nach einigen Forschern kommen die Carotinoide in vielen Fällen schon in der Form von Kristallen in den lebendigen Pflanzen vor. Schimper[2]) und Courchet[3]) haben ausführlich eine Anzahl Objekte beschrieben, wobei das der Fall war. Einige dieser Objekte sind jetzt auch von mir untersucht worden, nämlich die Wurzel von Daucus Carota, die Früchte von Solanum Lycopersicum, Solanum Dulcamara und Tamus communis und die Blüte von Narcissus poeticus.

In der Wurzel von Daucus Carota fand ich rote (Kl. et V. 16) Körperchen von verschiedener Form. Neben gut gebildeten Parallelogrammen kommen unter anderen auch Körperchen vor, welche Röhrchen und korkzieherförmigen Bändern ähnlich sind. In den Röhrchen konnte ich oft Körnchen wahrnehmen. In der Frucht von Solanum Lycopersicum kommen oft sehr lange, rotviolette (Kl. et V. 586) Gebilde vor, die bei genauer Betrachtung sich hohl zeigen und deshalb auch Röhrchen sind. In den Früchten von Tamus communis und Aglaonema commutatum fand ich auch röhrenförmige Gebilde. Ich bemerke, daß nur in den lebendigen Pflanzen derartige Gebilde zur Entwicklung kommen können. Kristalle von Carotinoiden, die man mit Hilfe der Molisch'schen Methode bekommt, sind niemals röhrenförmig.

In der Frucht von Solanum Dulcamara fand ich Plastiden, welche rotviolette Körper enthielten, die teils Körnchen, teils kristallinischen Ausscheidungen ähnlich waren. In den Blüten von Narcissus poeticus

---

1) A. Arnaud, Recherches sur la carotine; son rôle physiol. probable dans la feuille. Compt. rend. 1889, T. CIX, 2, pag. 911.

2) A. W. F. Schimper, Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. für wissensch. Botanik 1885, Bd. XVI, pag. 96 und 122ff.

3) M. Courchet, Recherches sur les chromoleucites. Ann. des sciences natur. 7e sér. Botanique, pag. 293ff.

und einer Varietät von Narcissus Pseudonarcissus beobachtete ich gut gebildete rote oder orangerote Parallelogramme. In der Frucht von Sorbus aucuparia kommen nach Schimper[1]) Plastiden mit aus Nadeln zusammengesetzten Kristallaggregaten vor. Selbst konnte ich aber bei diesem Objekte in den Plastiden keine Kristalle oder Kristallaggregate wahrnehmen.

Die Carotinoide sind nicht die einzigen Farbstoffe, welche Blüten, Früchten und anderen Pflanzenteilen eine schöne, rote bis gelbe Farbe geben. Es kommt vor, daß nebst Carotinoid auch anderer in Wasser löslicher Farbstoff vorhanden ist. Durch Kochen mit Wasser kann man letzteren den Blüten und Früchten entziehen. Die Anwesenheit solcher Farbstoffe verursacht auch, daß das Molisch'sche Reagens in Berührung mit den Objekten oft eine gelbe, orange oder rote Farbe annimmt.

In einigen Fällen danken die Blüten überhaupt nicht den Carotinoiden ihre Farbe, sondern anderen Farbstoffen, so ist es z. B. bei Papaver cambricum. Ich untersuchte zwei Varietäten dieser Pflanzen, die eine mit gelben und die andere mit orangenen Blüten. In beiden fand ich gefärbten Zellsaft, nämlich gelben und orangegelben. Der Farbstoff ging in kochendes Wasser über und färbte dieses schwach orange. Fügt man darauf dem Wasser verdünnte Salzsäure hinzu, so färbt es sich intensiv orangegelb (Kl. et V. 161) oder orange (136). Nimmt man Kalilauge, so ist die Färbung eine intensiv gelbe (201). Der lösliche Farbstoff bewirkt eine intensive Gelbfärbung des Molisch'schen Reagenzes. Wäscht man die Blumenblätter darauf mit Wasser aus, so werden sie vollkommen farblos. Nur an der Basis, wo etwas Chlorophyll vorkommt, sind sie etwas orangegelb und hat sich etwas Carotinoid in orangegelben (151) Kristallchen ausgeschieden.

Nach Kohl[2]) gibt es viele Blüten und andere Objekte, in welchen gelbe und andere in Wasser lösliche Farbstoffe vorkommen.

Während die Carotinoide bei chlorophyllhaltigen Pflanzen, sowohl bei höheren in den Blüten, Blättern, Früchten und anderen Organen wie auch bei niederen, selbst bei Algen, welche auf der untersten Entwicklungsstufe stehen, allgemein vorkommen, so ist dieses bei Fungi verhältnismäßig nur selten der Fall. Doch sind auch schon bei Fungi in vielen Fällen Carotinoide entdeckt worden. Zopf[3]), der sich zu der Untersuchung von Carotinoiden bei niederen Organismen besonderen

1) l. c. p. 127.
2) l. c. pag. 142ff.
3) l. c.

Verdienst erworben hat, fand diese Farbstoffe nicht nur bei Algen, sondern auch bei mehreren niederen und höheren Fungi und bei einigen Bakterien.

Von mir sind jetzt gut 30 Fungi untersucht worden, die sich durch eine gelbe, orange, rote oder andere Farbe unterscheiden. Unter den untersuchten Spezies befanden sich einige, in welchen deutlich Carotinoide nachweisbar waren, nämlich drei Spezies von Calocera, Dacryomyces stillatus, Nectria cinnabarina, Torula rubra, Monilia sitophila und Sphaerostilbe coccophile.

Was die Untersuchung von sehr kleinen Objekten, wie niedere Algen und Fungi betrifft, bemerke ich, daß man notwendig dafür Reinkulturen gebrauchen muß. Wie oben erwähnt, können die Carotinoide während der Einwirkung des Molisch'schen Reagenzes wandern, was die Resultate, wenn man keine Reinkulturen benutzt, sehr ungewiß machen würde.

Reinkulturen von Fungi erhielt ich aus dem phytopathologischen Institut in Amsterdam und Reinkulturen von Algen aus dem bakteriologischen Laboratorium der technischen Hochschule in Delft. In der nachfolgenden Tabelle bezeichnet ein Sternchen vor dem Namen der Spezies, daß ich für die Untersuchung eine Reinkultur benutzte.

Die Kalimethode von Molisch habe ich bei den folgenden Objekten geprüft:

Blüten:

Asclepias curassavica L.
Calceolaria rugosa Hook.
Calendula arvensis L.
Chelidonium majus L.
Chrysanthemum frutescens L.
Clivia miniata Regel
Corydalis lutea DC.
Cucurbita melanosperma A. Br.
Cytisus Laburnum L.
Cytisus sagittalis Koch (Genista sagittalis L.)
Dendrobium thyrsiflorum Rchb. fil.
Doronicum Pardalianches L.
Doronicum plantagineum L. excelsum.
Eranthis hyemalis Salisb.
Erysimum Perofskianum Fisch. et Mey.
Ferula sp.
Fritillaria imperialis L.
Gazania splendens Hort.
Gongora galeata Reichb.
Hemerocallis Middendorffii Trautv. et Mey.
Hieracium aurantiacum L.
Hieracium murorum L.
Inula Helenium L.
Iris Pseudacorus L.
Isatis tinctoria L.
Kerria japonica DC.
Kleinia Galpini
Lilium croceum Chaix

Meconopsis cambrica Vig.
Narcissus poeticus L.
Narcissus Pseudonarcissus L.
Nuphar luteum Sm.
Sinapis alba L.
Spartium junceum L.
Taraxacum officinale Wigg.
Thermopsis lanceolata R. Br.
Trollius caucasicus Stev.
Tulipa Gesneriana L.
Tulipa hortensis Gaertn.
Viola cornuta L. var. Daldowie Yellow.

Grüne Blätter:

Aglaonema commutatum Schott.
Calceolaria rugosa Hook.
Chelidonium majus L.
Chrysanthemum frutescens L.
Cucurbita melanosperma A. Br.
Dendrobium thyrsiflorum Rchb. fil.
Elodea canadensis Michx.
Erysimum Perofskianum Fisch. et Mey.
Narcissus Pseudonarcissus L.
Selaginella Kraussiana A. Br.
Taraxacum officinale Wigg.
Triticum repens L.
Tulipa Gesneriana L.
Urtica dioica L.

Gelbbunte Blätter:

Croton ovalifolius Vahl.
Graptophyllum pictum Griff.
Sambucus nigra L. fol. var.

Früchte:

Aglaonema commutatum Schott.
Capsicum annuum L.
Physalis Francheti
Rosa rugosa Thunb.
Solanum Dulcamara L.
Solanum Lycopersicum Trn.
Sorbus Aria Crantz
Sorbus aucuparia L.
Tamus communis L.
Viburnum Opulus L.

Arilli:

Evonymus latifolius Mill.
Taxus baccata L.

Wurzel:

Daucus Carota L.

Algen:

*Anabaena sp.
Ascophyllum nodosum (L.) Le Jol.
Ceramium rubrum (Huds.) Ag.
*Chlorella protothecoides
*Chlorella variegata
Chondrus crispus (L.) Stackh.
Cladophora conglomerata
*Cystococcus humicola

Euglena sp.
Fucus serratus L.
Fucus vesiculosus L.
*Haematococcus pluvialis Flot.
Laminaria digitata (L.) Lam.
Laminaria saccharina (L.) Lam.
Nodularia sp.
*Nostoc sp. aus Peltigera canina
Nitella sp.
Oedogonium sp.
*Pleurococcus vulgaris
Spirogyra maxima (Hass.) Wittr.
*Stichococcus majus
Zygnema cruciatum (Vauch.) Ag.

Fungi:

*Acrostalagmus cinnabarinus Corda
*Amblyosporium albo-luteum Cost.
*Aspergillus giganteus Wehmer
*Bulgaria inquinans Fr.
Calocera cornea Fr.
Calocera palmata Schum.
Calocera viscosa Pers.
*Coprinus sp.
Dacryomyces stillatus Nees.
*Discomyces caprae Silberschmidt
*Discomyces Eppingeri Silberschmidt Gasp.
*Epicoccum purpurascens Ehrenberg
*Fusarium aquaeductum (Rabenh.) Radlkof.
*Fusarium metachroum Appel et Wollenw.
*Lactarius sanguifluus Fries
*Monascus purpureus Went
*Monascus sp.
*Monilia sitophila (Mont.) Dacc.
*Mucor flavus Bainier
Nectria cinnabarina Tode
*Ozonium croceum Pers.
*Penicillium africanum Doebelt
*Penicillium purpurogenium Fleroff
*Penicillium No. 29 Thom.
Pholiota spectabilis Fr.
*Polyporus sulfureus (Bull) Fr.
Puccinia glumarium E. et H.
Russula rosacea Fr.
*Saccharomyces glutinis (Frees) Cohn.
*Saccharomyces rosaceus Frankl.
*Sphaerostilbe coccophila Tul.
*Torula cinnabarina Jörgensen.
*Torula rubra Schimonn
*Verticillium rufum (Schwabe) Rabenh.

Säurenmethode.

Bei Behandlung grüner Pflanzenteile mit verdünnten Säuren beobachtete Frank[1]) die Bildung von roten oder rötlich gelben Kristallen, besonders bei den Spaltöffnungen. Molisch[2]) wiederholte den Versuch mit Elodea-Blättern und bestätigte die Beobachtung von Frank.

---

1) Siehe A. Tschirch, Untersuchungen über das Chlorophyll. Landw. Jahrb. 1884, Bd. XIII, pag. 490. Hans Molisch, l. c. pag. 26.

2) l. c. pag. 26.

Nach Molisch stimmen die Kristalle mit denen, die man mittels der Kalimethode bekommt, überein. Tammes[1]) untersuchte eine große Anzahl Pflanzen und verschiedene Pflanzenteile mit verdünnten Säuren, nämlich mit Salzsäure, Oxalsäure, Weinsteinsäure, Chromsäure, Pikrinsäure, Essigsäure und Fluorwasserstoffsäure. Die Pikrinsäure wandte sie in 50%iger alkoholischer Lösung an, die anderen Säuren in wässerigen Lösungen verschiedener Stärke. Bei Blättern und anderen grünen Pflanzenteilen, grünen Algen und Fucaceen führte die Untersuchung zu positiven Resultaten. In allen untersuchten Fällen, gut 30, bildeten sich nach einigen Stunden oder Tagen Kristalle, die aus Carotin bestanden und vollkommen übereinstimmten mit den Kristallen, die man mittels der Kalimethode erhält. Bei gelbbunten, herbstlich gelben und etiolierten Blättern führte die Untersuchung zu negativen Resultaten. Aus welcher Ursache in diesen Blättern das Carotin nicht auskristallisierte, blieb der genannten Forscherin unbekannt[2]).

Wenn man chlorophyllhaltige Pflanzen oder Plfanzenteile mit verdünnten Säuren untersucht, muß man die Einwirkung der Säuren auf das Chlorophyll berücksichtigen. Bei Einwirkung des Molisch'schen Reagenzes löst sich das Chlorophyll. Dieses wird verseift, wobei Chlorophyllinkalium entsteht und Phytol sich abspaltet[3]). Bei der Einwirkung von Säuren entstehen aber unlösliche Chlorophyllderivate. Willstätter, welcher kalt gewonnene, alkoholische Extrakte getrockneter Blätter mit Säuren behandelte, erhielt, während das Magnesium eliminiert wurde, Phäophytin[4]). Wie das Chlorophyll[5]), besteht das Phäophytin aus zwei Komponenten, nämlich aus Phäophytin a (Phytilphäophorbid a) und Phäophytin b (Phytilphäophorbid b).

---

1) l. c. pag. 216ff. und pag. 242ff.

2) l. c. pag. 220.

3) Richard Willstätter (Untersuchungen über Chlorophyll), II. Zur Kenntnis der Zusammensetzung des Chlorophylls. Justus Liebig's Annalen der Chemie 1906, Bd. CCCL, pag. 48. Richard Willstätter und Ferdinand Hocheder, III. Über die Einwirkung von Säuren und Alkalien auf Chlorophyll, l. c. Bd. CCCLIV, 1907, pag. 205.

4) R. Willstätter, II. Zur Kenntnis der Zusammensetzung des Chlorophylls, l. c. R. Willstätter und F. Hocheder, l. c. Richard Willstätter und Max Isler, XX. Über die zwei Komponenten des Chlorophylls, l. c. Bd. CCCXC, 1912, Heft 3, pag. 269.

5) Richard Willstätter und Max Utzinger, XVI. Über die ersten Umwandlungen des Chlorophylls, l. c. Bd. CCCLXXXII, pag. 129. R. Willstätter und M. Isler, l. c.

Frühere Forscher haben auch schon Produkte untersucht, die sie durch Einwirkung von Säuren auf das Chlorophyll bekommen hatten. Hoppe-Seyler[1]) erhielt aus Gras durch Extraktion mit kochendem Alkohol ein kristallinisches Chlorophyllderivat, das er einer Anzahl Operationen unterwarf, um es von anderen Stoffen zu trennen und zu reinigen. Er nannte dieses Chlorophyllderivat Chlorophyllan. Tschirch[2]) erwähnt, daß, wenn man chlorophyllhaltige Pflanzen mit Säuren behandelt, Chlorophyllan in den Zellen auskristallisiert. Willstätter, Isler und Hug[3]) haben das Chlorophyllan von Hoppe-Seyler aufs neue untersucht und mit dem Phäophytin verglichen. Nach den genannten Forschern ist das Chlorophyllan keine reine Verbindung, sondern ein durch Pflanzensäure zersetztes und bei der Behandlung mit Lösungsmitteln mehr oder weniger weitgehend allomerisiertes Chlorophyll. Daher finden sie es unzweckmäßig, die Bezeichnung Chlorophyllan für das durch Säure gebildete Spaltungsprodukt des Chlorophylls anzuwenden.

Tammes[4]) bespricht auch die Einwirkung von Säuren auf das Chlorophyll und kommt dabei zu dem Schluß, daß die Bildung des Chlorophyllans der Nachweisung des Carotins nicht schadet, weil die erhaltenen Kristalle, obschon sie vielleicht mit etwas Chlorophyllan verunreinigt sein können, der Hauptsache nach doch aus Carotin bestehen. Kohl[5]) ist offenbar mit Tammes ganz einverstanden. Kohl schreibt: „Mehr oder minder unbewußt ist die Säuremethode schon früher von einigen Forschern angewandt worden, unbewußt insofern, als das auskristallisierende Carotin irrtümlich für Chlorophyllan gehalten und nur in einzelnen Fällen als solches erkannt wurde". Ich finde die Auseinandersetzung von Tammes nicht zutreffend und Kohl begründet seine Behauptung nicht. Eine einfache Untersuchung der Kristalle zeigt, daß sie sich von Carotinkristallen sehr unterscheiden, und daß es selbst überhaupt keinen Grund gibt, sie als etwas carotinhaltig zu betrachten.

Auf frische, chlorophyllhaltige Pflanzenteile und Pflänzchen ließ ich bei der gewöhnlichen Temperatur Säuren einwirken, nämlich Oxalsäure von 1 und 10%, Salzsäure von 5%, Weinsteinsäure von 10% und Fluorwasserstoffsäure von 2%. Ohne Ausnahme hatten sich nach einem

1) F. Hoppe-Seyler, Zeitschr. f. physiol. Chemie 1879, 3, pag. 339.
2) l. c. pag. 441.
3) R. Willstätter und M. Isler, l. c. pag. 287ff. und pag. 337.
4) l. c. pag. 217 und pag. 218.
5) l. c. pag. 47.

Tag in den Objekten Kristalle ausgeschieden. Diese bilden kleine Aggregate, die an den Chromatophoren festsitzen. Die Kristallaggregate sind sphärischen Körperchen ähnlich, aber bei starker Vergrößerung kann man die Kristallplättchen, aus denen sie zusammengesetzt sind, unterscheiden. Nur in einem Fall, nämlich bei Cladophora conglomerata, sah ich aus den Aggregaten lange peitschenförmige Kristalle hervorragen. Die Kristallaggregate sind nicht, wie Carotinoidkristalle deutlich gelb, orangegelb, orange, orangerot oder rot, sondern braun. In Azeton lösen sie sich sehr leicht, schwer in Eisessig. Konzentrierte oder etwas verdünnte Schwefelsäure, z. B. 66½%ige, färbt die Aggregate nicht blau, sondern grün (Kl. et V. 326). Niemals aber ist diese Farbe derjenigen blauen Farbe, welche die Carotinoidkristalle annehmen, ähnlich, welche nie eine grüne, sondern bisweilen wohl etwas violette Nuance zeigt. Die grün gefärbten Aggregate lösen sich in der Schwefelsäure. Konzentrierte Salzsäure (38%ige) färbt die braunen Kristallaggregate auch grün; darauf lösen sie sich allmählich auf. Konzentrierte Salpetersäure färbt sie nicht wie Carotinoide vorübergehend blau; die braunen Kristallaggregate verflüssigen und bilden Kügelchen, die unter schwacher Erwärmung allmählich farblos werden und vermutlich aus Phytol bestehen. Auch Bromwasser färbt die braunen Aggregate nicht wie Carotinoide vorübergehend blau; die braune Farbe ändert sich anfangs nicht. Auch Kalilauge gegenüber verhalten die braunen Kristallaggregate sich ganz anders als die Carotinoidkristalle. Die braunen Kristallaggregate lösen sich. Auch lösen sie sich vollkommen in verdünnter, alkoholischer Kalilauge, z. B. in dem Molisch'schen Reagens, in dem die Carotinoidkristalle natürlich unlöslich sind. Weil sie bei der Auflösung nichts zurücklassen, hat man keinen Grund anzunehmen, daß sie Carotin oder Carotinoide enthalten.

Das Verhältnis der braunen Kristallaggregate zu Reagenzien zeigt, daß sie aus einem Chlorophyllderivat bestehen. Dieselben Reaktionen gibt auch Phäophytin[1]), das bisweilen auch mehr oder weniger eine deutliche kristallinische Struktur zeigt. Tammes und Kohl haben Carotin mit einem Chlorophyllderivat verwechselt. Besonders Fig. 22 von Tammes von Elodea canadensis zeigt deutlich, daß eine derartige Verwechslung stattgefunden hat. In jeder Zelle sind viele braune, runde Kristallaggregate an und auf den Chromatophoren abgebildet. Die kristallinische Struktur ist in der Figur nicht angegeben, aber in den vollen Zellen auch nicht immer leicht zu unterscheiden. Außer diesen Kristall-

1) R. Willstätter und F. Hocheder, l. c. pag. 222 und pag. 223.

aggregaten fand ich in vielen Zellen, jedoch nicht in allen, rote Kristallaggregate, die dem Carotin ähnlich sahen und durch konzentrierte oder etwas verdünnte Schwefelsäure, nämlich durch 76%ige, blau gefärbt wurden. Diese Kristallaggregate hat Tammes nicht abgebildet und auch nicht erwähnt.

Jetzt ist es einigermaßen begreiflich, daß Tammes[1]) bei gelbbunten Blättern, gelben Herbstblättern und etiolierten Blättern negative Resultate erhielt. Diese Objekte oder deren gelbe Teile enthalten kein Chlorophyll, und daher können in denselben keine braunen Kristallaggregate eines Chlorophyllderivates entstehen. Hiermit ist aber noch nicht alles erklärt. Denn die nicht grünen Teile der bunten Blätter und die Herbstblätter und die etiolierten Blätter enthalten doch Stoffe, die den Carotinoiden angehören. Diese hat Tammes nicht gefunden, während diese Forscherin bei anderen nicht grünen Pflanzenteilen, nämlich bei Blüten immer nach einigen Tagen gut gebildete Kristalle erhielt, die mit Reagenzien die für das Carotin charakteristischen Reaktionen zeigten. Daß in den gelben Teilen der gelbbunten Blätter Carotinoide vorhanden sind, kann man leicht mit Hilfe des Molisch'schen Reagenzes nachweisen. Bald erhielt ich orangegelbe Kristalle, bald orangerote oder rote, die alle mit Reagenzien Carotinoidreaktionen zeigten. Bei etiolierten Blättern gelangte Kohl[2]) zu einem anderen Resultate als Tammes. Ich bemerke, daß Kohl die Resultate von Tammes, mit denen er ganz einverstanden ist, nicht immer richtig angibt. Tammes schreibt: Ich habe auch gelbbunte, herbstlich gelbe und etiolierte Blätter in verdünnte Säurelösungen gebracht, aber stets mit negativen Resultaten. Und bei Kohl heißt es: Durch die neueren Untersuchungen der etiolierten Pflanzen mit Säuren, welche T. Tammes in großer Zahl ausführte und welche ich, um in die unsicheren Anschauungen einige Klarheit zu bringen, planmäßig fortgesetzt habe, ist es nun mit Sicherheit erwiesen, daß in allen etiolierten Pflanzenteilen, so weit sie gelb gefärbt, durch verdünnte Säuren Carotinkristalle zur Ausscheidung gebracht werden können.

Ich selbst habe sehr verschiedene chlorophyllhaltige und chlorophyllfreie Objekte, grüne und gelbbunte Blätter, gelbe, orangegelbe und orange Blüten, Früchte und Algen bei der gewöhnlichen Temperatur mit Säuren behandelt, nämlich mit 1-, 2- und 10%iger Oxalsäure, mit 1- und 5%iger Salzsäure, mit 10%iger Weinsteinsäure und mit 2%iger Fluorwasserstoffsäure. Am meisten habe ich 10%ige Oxalsäure

1) l. c. pag. 220.
2) l. c. pag. 48.

angewandt. Viele Objekte habe ich mit verschiedenen Säuren untersucht. Die Behandlung dauerte oft ein, zwei oder mehrere Monate.

Die folgenden Objekte habe ich auf obenerwähnte Weise mit Säuren untersucht.:

Blüten:

Die in der Tabelle auf Seite 383 und 384 genannten Blüten, ausgenommen: Chrysanthemum frutescens, Eranthis hyemalis, Gongora galeata, Kerria japonica, Kleinia Galpini, Narcissus poeticus, Tulipa Gesneriana.

Grüne Blätter:

Chelidonium majus, Elodea canadensis, Selaginella Kraussiana, Taraxacum officinale, Triticum repens, Urtica dioica.

Gelbbunte Blätter:

Croton ovalifolius, Graptophyllum pictum, Sambucus nigra.

Algen:

Anabaena, Cladophora glomerata, Haematococcus pluvialis, Nodularia, Nostoc, Spirogyra.

Früchte:

Solanum Lycopersicum, Sorbus aucuparia.

Wurzel:

Daucus Carota.

In allen chlorophyllhaltigen Objekten, auch in Blaualgen und in den grünen Teilen chlorophyllhaltiger Objekte, entstanden unter dem Einfluß von Säuren die oben besprochenen braunen Kristallaggregate. In jeder chlorophyllhaltigen Zelle bildeten sie sich. In den meisten Fällen, nämlich in den ganz grünen Blättern, in den gelbbunten von Sambucus nigra und in Anabaena konnte ich außerdem rötliche Kristallchen wahrnehmen. In dem gelben Teil der gelbbunten Blätter von Graptophyllum pictum fand Ausscheidung orangeroter Plättchen und sehr kleiner orangegelber Kristallaggregate statt.

In Blüten erhielt ich mit der Säurenmethode meistens keine Ausscheidung von Kristallen. Nur in zwei Fällen war das Resultat positiv, nämlich bei Asclepias curassavica, wo Ausscheidung von rötlichen Kristallen stattfand, von denen viele die Form von Parallelogrammen hatten, und bei Calceolaria rugosa, wo kleine orangegelbe Aggregate sich ausschieden. Bei den zwei obengannten Früchten und bei der Wurzel von Daucus Carota war die Untersuchung erfolglos.

Die roten und orangegelben Kristalle, welche durch Säureeinwirkung auskristallisieren, verhalten sich Reagenzien gegenüber wie Carotinoidkristalle.

Die Ausscheidungen, die man mittels der Säurenmethode erhält, sind im allgemeinen gering. Sie befinden sich in den Zellen nebst orangenen und gelben Kugeln und Massen. Offenbar kristallisiert nur ein Teil der Carotinoide aus.

Die Untersuchung der Blüten hat zu Resultaten geführt, welche sehr von denen, die Tammes[1]) erhielt, abweichen. Während diese Forscherin in allen Fällen gut gebildete Kristalle erhielt, konnte ich nur in zwei der 33 untersuchten Blüten Ausscheidung von Kristallen beobachten.

Auf Grund der obenerwähnten Resultate darf ich annehmen, daß die Säurenmethode für die Auskristallisierung der Carotinoide in den Pflanzen im allgemeinen keine Empfehlung verdient. Wie Molisch[2]) mit Recht behauptet, ist die Kalimethode viel besser. In einigen Fällen läßt die Säurenmethode den Forscher ganz im Stiche. Besonders die gelben Carotinoide kristallisieren meistens nicht aus. .Häufig scheiden sich rote Kristalle im Gewebe aus. In mehreren Fällen aber, in welchen die Kalimethode zu positiven Resultaten führt, bilden sie sich nicht. Das ist unter anderen der Fall in den Blüten von Nuphar luteum, Isatis tinctoria, Cytisus Laburnum und Thermopsis lanceolata und in den Blumenstielchen von Trollius caucasicus. In diesen Fällen bekommt man mit dem Molisch'schen Reagens viele orangegelbe und wenig rote Kristalle. In der Blüte von Asclepias curassavica dagegen, in welcher unter dem Einfluß von Säuren rote Kristalle auskristallisieren, erhält man mit der Kalimethode viel rote und wenig orangegelbe. Falls die Carotinoide, welche rote Kristalle bilden, in großer Quantität verhanden sind, kann man sie mit Säuren nachweisen. Wenn sie aber in geringer Quantität anwesend sind, entgehen sie der Beobachtung.

Ein großer Nachteil der Säurenmethode ist der, daß die orangegelben Carotinoide sehr der Zersetzung ausgesetzt sind. Eine lange dauernde Einwirkung der Säure unter Verhältnissen, wie bei der Säurenmethode vorliegen, schadet oft sehr und kann zu einer völligen Zersetzung der Carotinoide führen. Sie sind viel mehr der Zersetzung durch Säuren ausgesetzt, wenn sie noch in der fettartigen Substanz der Plastiden gelöst sind, als wenn sie auf die eine oder andere Weise in der Form von

---

1) l. c. pag. 243.
2) Hans Molisch, Mikrochemie der Pflanze 1913, pag. 227.

Kristallen ausgeschieden worden sind. Nach Husemann[1]) hatte Wackenroder schon in 1832 auf diese Zersetzung hingewiesen. Bei der Säurenmethode kann man bisweilen schon nach einigen Tagen Zersetzung konstatieren. Die Farbe der Blüten wird schwächer und die gelben oder orangenen ölartigen Kugeln und Massen, die sich in den Zellen gebildet haben und das Carotinoid enthalten, verlieren auch mehr oder weniger ihre Farbe. Durch Schwefelsäure werden sie dann gar nicht oder viel schwächer blau gefärbt als beim Anfang des Versuches. Das Carotinoid zersetzt sich und kristallisiert nicht aus. Die Zersetzung kann man unter anderen leicht feststellen bei den Blüten von Chelidonium majus, Narcissus Pseudonarcissus, Doronicum Pardalianches und Tulipa hortensis.

Für die Ausscheidung der Carotinoide in der Form von Kristallen in den Zellen oder in den Geweben hat Tammes besonders Fluorwasserstoffsäure empfohlen. Bei einigen Objekten, nämlich bei den Blüten von Asclepias curassavica, Calceolaria rugosa und Inula Helenium und beim Blatt von Urtica dioica habe ich diese Säure geprüft. Die Resultate bei diesen Objekten stimmten mit denen, die ich mit anderen verdünnten Säuren erhielt, überein. Im allgemeinen macht es wenig aus, welche Säure man anwendet. Die Kieselfluorwasserstoffsäure scheint keinen Vorteil vor anderen Säuren voraus zu haben. Wohl ist die Anwendung dieser Säure mit einem Nachteil verbunden, nämlich ihre Eigenschaft, das Glas stark anzugreifen, wogegen man Vorsichtsmaßregeln treffen muß.

Resorzinmethode.

Tswett[2]) hat eine Methode angegeben, um die Carotinoide in der Form von Kristallen in den Pflanzen oder Pflanzenteilen unter dem Mikroskop auszuscheiden. Man legt die Objekte auf den Objektträger in konzentrierte Resorzinlösung (10—12 Gewichtsteile Resorzin in 10 Gewichtsteilen Wasser).

In neun Fällen habe ich diese Methode geprüft, nämlich bei den Blättern von Urtica dioica, bei den Blüten von Chelidonium majus, Erysimum Perofskianum, Gazania splendens, Calceolaria rugosa und Narcissus Pseudonarcissus, bei der Frucht und dem Kelch von Physalis Francheti, bei Cladophora glomerata und bei Haematococcus pluvialis.

---

1) A. Husemann, Über Carotin und Hydrocarotin. Ann. der Chemie und Pharm. 1861, Bd. CXVII, pag. 200.

2) l. c. pag. 630.

In fünf Fällen, nämlich bei Urtica, Chelidonium, Calceolaria, Narcissus und Cladophora konnte ich bald Ausscheidung von Kristallen beobachten. Bei Chelidonium, Calceolaria und Cladophora entstanden die Kristalle in den Zellen, bei Urtica und Narcissus auch außerhalb der Präparate. Bei Erysimum, Gazania und Haematococcus erhielt ich mit Resorzinlösung negative Resultate, während die Kalimethode zu positiven führte. Bei Haematococcus pluvialis konnte Jacobsen[1]) auch keine Ausscheidung von Kristallen durch Resorzinlösung bekommen.

Die Form der Kristalle ist sehr verschieden. Tswett[2]) hat auch schon auf diese Verschiedenheit hingewiesen und bei Lamium mit Hilfe seiner Adsorptionsmethode gezeigt, daß verschiedene chemische Körper, Carotin und Xanthophyll, anwesend sind.

In den Fällen, wo ich mit dem Molisch'schen Reagens rote und orangegelbe Kristalle erhielt, erhielt ich auch dergleichen mit der Resorzinlösung, aber unter der Bedingung, daß der Versuch zu einem positiven Resultate führte.

Reagenzien gegenüber verhalten die Kristalle sich der Hauptsache nach auf dieselbe Weise wie die Carotinoidkristalle, die man mit der Kalimethode bekommt. Doch können die auf beiderlei Weise erhaltenen Kristalle, was Farbe, Form und Verhältnis zu Reagenzien betrifft, verschieden sein. Bei Narcissus Pseudonarcissus z. B. bekommt man mit dem Molisch'schen Reagens orangegelbe (Kl. et V. 151), plättchenförmige Kristalle und mit dem Tswett'schen Reagens orangefarbige (Kl. et V. 126) Kristallaggregate, während beiderlei Kristalle Reagenzien und Lösungsmittel gegenüber außerdem noch kleine Unterschiede zeigen.

Es lohnt wahrscheinlich die Mühe, die Resorzinmethode eingehender zu studieren und ihre Resultate mit denen der Kalimethode zu vergleichen.

Neue Methoden.

Chloralhydrat. Kohl[3]) hat bemerkt, daß man für die Auskristallisierung des Carotins wahrscheinlich auch andere Stoffe anwenden kann. Er vermutet, daß das Chloralhydrat dafür in Betracht kommen könnte, was er zu untersuchen beabsichtigt. Wenn man beobachtet, daß die Carotinkristalle dem Chloralhydrat sehr lange Wider-

---

1) H. C. Jacobsen, Die Kulturbedingungen von Haematococcus pluvialis. Folia Microbiologica 1912, I, pag. 25.

2) l. c.

3) l. c. pag. 124.

stand leisten im Gegensatz zu den Xanthophyllkristallen, und wenn man dabei auch die lösende Wirkung des Chloralhydrates auf verschiedene Bestandteile des Zellinhalts berücksichtigt, so könnte man vermuten, daß das Chloralhydrat ein geeignetes Mittel für die Auskristallisierung des Carotins sei.

Das Chloralhydrat habe ich in konzentrierter Lösung (7 Gewichtsteile in 3 Gewichtsteilen Wasser) bei den Blättern von Urtica dioica geprüft. Wir wissen durch die Untersuchungen von Willstätter und Mieg[1]), daß diese Blätter Carotin und Xanthophyll enthalten. Als ich ein Stückchen des chlorophyllhaltigen Gewebes in die Chloralhydratlösung brachte und unter dem Mikroskop beobachtete, konnte ich bei den Chromatophoren bald Veränderungen wahrnehmen, und sah ich in jeder Zelle eine Kugel entstehen, die sich allmählich löste und ein kleines Aggregat roter Kristallchen zurückließ. Orangegelbe Xanthophyllkristalle schieden sich nicht aus. Wie zu erwarten war, kann deshalb die Methode für die Ausscheidung von Xanthophyll nicht in Betracht kommen, weil es zersetzt wird. Für die Ausscheidung von Carotinkristallen darf ich sie aber auch nicht empfehlen, weil das Chloralhydrat auch das Carotin angreift und kleine Quantitäten desselben deshalb der Beobachtung entgehen könnten.

Phenol. Nach Willstätter und Mieg[2]) ist das Xanthophyll in Phenol „spielend“ löslich. Viele Stoffe lösen sich in verflüssigtem Phenol, das Carotin aber um vieles langsamer als das Xanthophyll. Auf Grund dieser Tatsachen erhob sich die Frage, ob verflüssigtes Phenol vielleicht für die Ausscheidung des Carotins und verwandter Carotinoide dienen könnte. Ich entschloß mich, dieses in einigen Fällen zu untersuchen.

Ich wandte zwei Gemische an. Das eine bestand aus 10 Gewichtsteilen Phenol in losen Kristallen und einem Gewichtsteil Wasser und das andere aus drei Gewichtsteilen Phenol in losen Kristallen und einem Gewichtsteil Glyzerin. Dem letzteren Gemisch gab ich den Vorzug, weil es sich schneller mit dem Wasser, das den Objekten anhaftet, vermischt.

Ich untersuchte die Blüten von Erysimum Perofskianum, Asclepias curassavica, Taraxacum officinale und Gongora galeata, das Blatt von Urtica dioica, die Frucht von Rosa rugosa und die Frucht und den Kelch von Physalis Francheti.

---

1) l. c. pag. 10.
2) l. c.

Bei den Blumenblättern von Erysimum Perofskianum hatte die Kalimethode kein befriedigendes Resultat gegeben, und die Säurenmethode war erfolglos. Teile der Blumenblätter legte ich zwischen Objektträger und Deckglas in die oben angegebenen Gemische. Unter dem Mikroskop sah ich, daß die orangenen Plastiden sich bald in orangegelbe Kugeln umwandelten; bald entstanden in diesen Kugeln Kristalle. Während die Kugeln sich auflösten, blieben die Kristalle zurück. Es sind orangerote Plättchen und Aggregate, die sich sehr langsam in dem Phenolgemisch lösen. Wenn man die Kristalle untersuchen will, muß man die Präparate erst mit verdünntem Alkohol (70%igem) und darauf mit Wasser auswaschen. Mit Reagenzien zeigen sie die für die Carotinoide charakteristischen Reaktionen.

Wenn man Teile der Blüte von Asclepias curassavica in das Gemisch von Phenol und Glyzerin legt, entstehen bald in allen Zellen auf ähnliche Weise wie bei Erysimum Perofskianum zahlreiche hell- und dunkelrote oder orangerote (Kl. et V. 11, 46, 51, 71, 91) Kristalle, unter denen sich viele Plättchen und Aggregate befinden. Sie lösen sich nicht in der Phenollösung; wenigstens ändern sie in 3 Tagen ihr Äußeres nicht. Mit Reagenzien zeigen sie die für die Carotinoide charakteristische Reaktionen.

Im Gewebe des Blattes von Urtica dioica bildeten sich hier und da orangerote (Kl. et V. 81) Kristallaggregate, die ich nach 3 Tagen in dem Gemisch von Phenol und Glyzerin noch beobachten konnte. In den Blüten von Taraxacum officinale bildeten sich bald gelbe Kugeln, die sich schnell lösten; Kristalle schieden sich nicht aus. In der Blüte von Gongora galeata und in der Frucht von Rosa rugosa beobachtete ich Auflösung der Plastiden, aber keine Auskristallisation der Carotinoide. Bei Physalis Francheti konnte ich nach einer Woche noch keine Änderung der Plastiden wahrnehmen.

Offenbar finden sich in den sechs obengenannten Objekten Carotinoide, die, was ihre Löslichkeit in einem Gemisch von Phenol und Glyzerin betrifft, sehr verschieden sind. Sie lösen sich in diesem Gemisch schnell, langsam oder gar nicht auf. Wenn sie leicht löslich sind, können sie sich natürlich nicht kristallinisch ausscheiden. Auch wenn die Plastiden dem Gemisch Widerstand leisten und das Carotinoid festhalten, wie bei Physalis, ist das Resultat negativ. Die Lösung der Frage, inwiefern Phenol Wert hat für die Nachweisung des Carotins und verwandter Carotinoide in der Form von Kristallen in den Pflanzen erfordert ausführlichere Untersuchungen.

Pyridin, Picolin, Lutidin, Piperidin. Außer den schon erwähnten Stoffen gibt es noch andere, mit denen die Auskristallisierung der Carotinoide in den Zellen gelingt. Wie ich bei dem Arillus von Evonymus latifolius und bei der Blüte von Narcissus Pseudonarcissus feststellen konnte, ist das der Fall mit Pyridin, Picolin, Lutidin und Piperidin.

Alkohol. Willstätter und Mieg[1]) haben die Frage, ob das Xanthophyll, wie das Carotin, auch in der lebendigen Pflanze vorkommt, behandelt und darauf eine bejahende Antwort gegeben. Beide Stoffe kann man nämlich mit einfachen Lösungsmitteln ausscheiden, das Carotin aus getrockneten Blättern mit Petroleumäther, das Xanthophyll aus den alkoholischen Extrakten frischer Blätter nach den Entmischungsmethoden von G. G. Stokes, G. Kraus, H. C. Sorby und R. Sachsse[2]). Es liegt also auf der Hand anzunehmen, daß in einigen Fällen die Anwendung einfacher Lösungsmittel, in welchen die Carotinoide selbst nicht oder weniger löslich sind, zu ihrer Ausscheidung führen könnte. In der Tat gelingt diese in einigen Fällen mit solchen.

Bei den zungenförmigen Blüten von Taraxacum officinale und Doronicum Pardalianches gelang es mir, mit dem Molisch'schen Reagens überhaupt nicht das Carotinoid in Kristallform auszuscheiden. Es blieb in den gelben oder orangegelben Kugeln, die sich in den Zellen gebildet hatten, gelöst. Als ich darauf eine Blüte sehr kurze Zeit mit absolutem Alkohol oder mehrere Blüten mit sehr wenig absolutem Alkohol behandelt hatte, konnte ich beobachten, daß der ölartige Stoff, der das Carotinoid festhielt, sich gelöst hatte und dieses sich zum Teil mehr oder weniger kristallinisch ausgeschieden hatte. Diese Ausscheidung gab mit Reagenzien die für die Carotinoide charakteristischen Reaktionen. Direkte Behandlung der Blüten mit absolutem Alkohol führte zu Übereinstimmung mit den eben erwähnten Resultaten. Behandelt man zu lange mit absolutem Alkohol oder nimmt man eine zu große Quantität, so löst sich das Carotinoid ganz auf.

In einigen Fällen gelang es mir schon mit verdünntem Spiritus Ausscheidung von Carotinoiden in der Form von Kristallen zu erhalten. Die Blumenkrone von Calceolaria rugosa enthielt nach einem Aufenthalt von einem Tage in 70%igem Spiritus orangegelbe Kristalle, lose Plättchen und Aggregate. Die Blumenblätter von Chelidonium majus enthielten nach einem monatlichen Aufenthalt in 20%igem Spiritus nebst orangegelben und gelben Kugeln und Kügelchen auch orangegelbe, nadelförmige

1) l. c. pag. 10.
2) Siehe Willstätter und Isler, l. c. pag. 275ff.

und fadenförmige Kristalle, welche gerade oder stark gebogen und lang sind. Die Kugeln hafteten oft an den Kristallen. Ich erhielt den Eindruck, daß die Kristalle aus den Kugeln hervorgekommen waren. In der Blüte von Narcissus Pseudonarcissus beobachtete ich nach einem Aufenthalt von einem Tage in 20%igem Spiritus eine kristallinische Ausscheidung von Carotinoid.

Was die Anwendung von verdünntem Spiritus betrifft, bemerke ich, daß eine lange dauernde Behandlung der Objekte zur völligen Zersetzung der Carotinoide führen kann. Bei Narcissus Pseudonarcissus war das schon nach einigen Tagen der Fall.

Erwärmung bis auf 140° C in 10%iger Lösung von Kaliumhydroxyd in Glyzerin und in Glyzerin allein. Erwärmung in 10%iger Lösung von Kaliumhydroxyd in Glyzerin bis auf 140° C bewirkte in einigen Fällen, nämlich bei den Früchten von Solanum Lycopersicum, Solanum Dulcamara, Aglaonema commutatum und Tamus communis, Ausscheidung von gut gebildeten, rotvioletten, plättchenförmigen Carotinoidkristallen. Bei der Tomate führte schon Erwärmung in Glyzerin bis auf 140° C zu demselben Resultate.

Das Verhältnis der Carotinoide zu Reagenzien und Lösungsmitteln.

Mit den folgenden Reagenzien zeigen die Carotinoide Färbungen: mit konzentrierter Schwefelsäure, Schwefligsäure, konzentrierter Salpetersäure, Bromwasser, konzentrierter Salzsäure mit ein wenig Phenol oder Thymol und mit Jodjodkaliumlösung oder Jodchloralhydrat. Mit Ausnahme der Jodreagenzien, die meist Grünfärbung hervorrufen, verursachen alle genannten Reagenzien Blaufärbung.

Im folgenden gebe ich die Resultate über die Anwendung von Schwefelsäure, Salpetersäure, Bromwasser, Jodjodkaliumlösung und einigen neuen Reagenzien für Carotinoide, nämlich Selensäure und konzentrierte Lösungen von Antimonchlorür, Zinkchlorid und Aluminiumchlorid in 25- oder 38%iger Salzsäure, an. Außer Reagenzien können auch Lösungsmittel mit Erfolg bei der mikroskopischen Untersuchung der Carotinoide angewandt werden. Hierüber wird im folgenden auch etwas angeführt.

Schwefelsäure.

Tammes[1]), die bei ihrer Untersuchung über Carotin konzentrierte Schwefelsäure, konzentrierte etwas phenolhaltige Salzsäure, konzentrierte Salpetersäure und Bromwasser anwandte, trocknete die Präparate

1) l. c. pag. 213.

so lange im Exsikkator über Schwefelsäure, bis sie vollkommen trocken waren. Nach Tammes ist das bei der Anwendung von Schwefelsäure und phenolhaltiger Salzsäure absolut notwendig und bei der Anwendung von Salpetersäure und Bromwasser empfehlungswert. Selbst wenn die Präparate nur einigermaßen feucht sind, mißlingen nach genannter Forscherin die Reaktionen oft, was besonders bei Schwefelsäure auf die Anwesenheit von äußerst geringen Quantitäten Wasser zurückzuführen ist. Sowohl bei der Untersuchung der in den Zellen und Geweben ausgeschiedenen Kristalle wie bei der von Pflanzen und Pflanzenteilen, welche noch nicht mit anderen Reagenzien behandelt worden sind, schreibt Tammes sorgfältig Trocknen der Präparate vor.

Kohl[1]) ist mit der Ansicht genannter Forscherin ganz einverstanden. Ich habe jedoch nicht den Eindruck erhalten, daß seine Meinung sich auf Versuche gründet. G. und F. Tobler[2]) haben bemerkt, daß die Behauptung, die Reaktion mit Schwefelsäure gelingt nur mit wasserfreien Objekten, falsch ist und Rothert[3]) hat erwähnt, daß er, wenn er nach der Vorschrift von Tammes arbeitete, unbefriedigende Resultate erhielt und bald zu der Überzeugung gelangte, daß das Austrocknen der Präparate ganz überflüssig ist.

Was die Arbeitsmethode von Tammes betrifft, bemerke ich, daß man theoretisch nicht erklären kann, aus welchem Grunde das Austrocknen der Präparate stattfinden muß, denn konzentrierte Salpetersäure enthält 50% Wasser, konzentrierte Salzsäure 75% und Bromwasser ist eine gesättigte Lösung von Brom in Wasser und enthält fast 97% Wasser, während konzentrierte Schwefelsäure 4—6% Wasser enthält. Nur bei der Anwendung konzentrierter Schwefelsäure würde ich mir vorstellen können, daß geringe Quantitäten Wasser in den Präparaten einen Einfluß ausüben könnten, aber in diesem Fall gibt es ein viel einfacheres Mittel, als das starke Austrocknen der Präparate, nämlich die Anwendung von Nordhäuser Schwefelsäure, welche mit dem Wasser, mit dem sie in Kontakt kommt, Schwefelsäure bildet ($H_2S_2O_7 + H_2O = 2\,H_2SO_4$). Nordhäuser Schwefelsäure wirkt deshalb noch intensiver als konzentrierte Schwefelsäure.

---

1) l. c. pag. 44.

2) G. und F. Tobler, Untersuchungen über Natur und Auftreten von Carotinen. III. Zur Bildung des Lycopins und über Beziehungen zwischen Farb- und Speicherstoffen bei Daucus. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1912, 30. Jahrg., Heft I, pag. 33.

3) W. Rothert, Über Chromoplasten in vegetativen Organen. Bulletin intern. de l'académie des sciences de Cracovie, Classe des sciences mathém. et nat. Sér. B., sciences nat. Année 1912, pag. 218.

Wie es sich unten zeigen wird, ist die Behauptung, daß äußerst geringe Quantitäten Wasser die Reaktion verhindern können, überhaupt falsch. Im Gegenteil gelangt man zu den besten Resultaten mit einigermaßen verdünnter Schwefelsäure. Durch Mischung von konzentrierter Schwefelsäure von 95% mit 10, 20, 30, 40 und 50% Wasser, erhielt ich verdünnte Schwefelsäure von 85½, 76, 66½, 57 und 47½%.

Bei ungefähr 125 Objekten, bei Blüten, Blättern, Früchten, Algen, Fungi usw., habe ich Schwefelsäure verschiedener Stärke geprüft. Die Carotinoide, die selten in der Natur im kristallinischen Zustande vorkommen, wurden zuvor mit Hilfe des Molisch'schen Reagenzes in der Form von Kristallen ausgeschieden, was mit Ausnahme von ein paar Fällen gelang. Die Schwefelsäure ließ ich unter dem Deckglase zu den Präparaten fließen, die sich in Wasser befanden, oder ich brachte sie zu den Präparaten, die in einer minimalen Quantität Wasser auf dem Objektträger lagen. Immer fand dabei eine geringe Verdünnung des angewendeten Gemisches mit dem Wasser statt, in dem das Präparat sich befand.

Das Resultat dieser Reihe von Versuchen war, daß die schöne Blaufärbung mit Schwefelsäure sich immer zeigte. In den meisten Fällen gelang die Reaktion schon mit Schwefelsäure von 66½ oder 76 %. Selten war es nötig Schwefelsäure von 85½% anzuwenden. In einigen Fällen wurde schon durch Schwefelsäure von 57% allmählich Blaufärbung oder Violettfärbung hervorgerufen, unter anderen bei der Blüte von Narcissus Pseudonarcissus, dem Blatt von Urtica dioica und Cladophora conglomerata. Bei der Blüte von Tulipa Gesneriana gelang die Reaktion selbst mit Schwefelsäure von 47½ und 38%.

Bei Anwendung stärkerer Schwefelsäure, nämlich von 95%, treten meist allerlei Nebenerscheinungen auf. Die Kristalle lösen sich bisweilen und bilden blaue Wölkchen in der farblosen Flüssigkeit. Oft verlieren die Kristalle ihre Form und fließen zu blauen Tropfen zusammen. Bisweilen entsteht nach der Lösung der Kristalle in der Nähe ein Präzipitat kleiner blauer Tropfen. Oft wird die blaue Farbe schwächer und verschwindet ganz. Manchmal beobachtet man einige der genannten Erscheinungen nacheinander. Es ist schwer festzustellen, inwiefern die Verschiedenheiten, die man bei der Einwirkung der Schwefelsäure beobachtet, durch zufällige Verhältnisse hervorgerufen werden und inwiefern sie von der chemischen Natur der Carotinoide abhängen. Es ist aber gewiß, daß auch dieses bei dem Verlauf der Reaktion eine Rolle spielt.

Bei vielen Objekten kommt es nämlich vor, daß in denselben Zellen sich zweierlei Kristalle ausscheiden, die sich zu Schwefelsäure auf ver-

schiedene Weise verhalten. Man kann sie vor der Einwirkung der Schwefelsäure schon an der Farbe und an der Form unterscheiden, besonders an der Farbe, die orangegelb oder orange und rot oder orangerot ist. Die Blaufärbung mit Schwefelsäure tritt bei beiderlei Kristallen nicht gleichzeitig ein und um sie hervorzurufen, bedarf man Schwefelsäure verschiedener Konzentration. Durch Schwefelsäure von 66½ oder 76% werden die orangegelben oder orangenen Kristalle sofort blau gefärbt nnd die roten oder orangeroten viel später oder gar nicht. Wenn die verschiedenen Kristalle ungefähr gleich dick sind und sich nebeneinander in denselben Zellen befinden, darf man annehmen, daß die Einwirkung der Schwefelsäure unter gleichen Verhältnissen stattfindet. Weil außer dem verschiedenen Verhalten zu Schwefelsäure sich Unterschiede in der Farbe und der Form zeigen und die Kristalle sich auch anderen Reagenzien und Lösungsmitteln gegenüber auf verschiedene Weise verhalten, was ich unten besprechen werde, so darf man annehmen, daß die Erscheinung mit Unterschieden in der chemischen Natur zusammenhängt.

Wenn konzentrierte Schwefelsäure auf ausgetrocknete Präparate einwirkt, bemerkt man nichts von dem verschiedenen Verhalten der Kristalle der Schwefelsäure gegenüber. Die Reaktion verläuft so schnell, daß sie bisweilen ganz der Beobachtung entgeht. Vor der Behandlung ausgetrockneter Präparate mit konzentrierter Schwefelsäure muß ich warnen, denn dieses vermindert sehr den Wert der schönen, für die mikrochemische Untersuchung ganz besonders geeigneten Reaktion.

Die lebhafte Farbe, die bei der Reaktion entsteht, nennt man gewöhnlich blau, bisweilen auch wohl blauviolett. Man kann sie blau nennen, obschon eine schwach violette Nuance bisweilen wahrnehmbar ist (vgl. Klincksieck et Valette, 426 und 451).

Eine Erklärung der Reaktion habe ich in der Literatur nicht gefunden. Husemann[1]) erwähnt, daß durch Wasser die blaue Farbe wieder verschwindet und das Carotin unverändert zurückbleibt. Wenn man die blaugefärbten Kristalle mit einer reichlichen Quantität Wasser behandelt, nehmen sie wieder ihre ursprüngliche orangegelbe oder rote Farbe an. Schwefelsäure ruft aufs neue Blaufärbung hervor.

Die Objekte, bei denen ich die Schwefelsäurereaktion studierte, sind alle, insofern es mit dem Molisch'schen oder einem anderen Reagens gelang Carotinoid nachzuweisen, auf pag. 383, 384 und 385 genannt.

---

1) l. c. pag. 226.

Salpetersäure.

In fast 50 Fällen habe ich die Carotinoide, nachdem ich sie mit dem Molisch'schen oder einem anderen Reagens in der Form von Kristallen in den Zellen ausgeschieden hatte, mit Salpetersäure von 50% untersucht. Mit Ausnahme von ein paar kleinen Objekten, die nur wenig Carotinoid enthielten, erhielt ich immer eine vorübergehend blaue Färbung, so daß wir annehmen dürfen, daß die Reaktion für Carotinoide allgemein ist. Nach der Einwirkung der Salpetersäure haben die Kristalle ihre ursprüngliche Farbe eingebüßt.

Die verschiedenen Carotinoide verhalten sich Salpetersäure gegenüber nicht ganz gleich. Bisweilen ist die Farbe nicht rein blau, sondern grünlichblau. Alle Carotinoide färben sich nicht gleich schnell blau und verlieren nicht gleich schnell die blaue Farbe. Bei dem Blatt von Chelidonium majus und bei Euglena konnte ich bemerken, daß die orangegelben Kristalle sich eher blau färbten als die roten und auch eher die blaue Farbe verloren. Bei der Frucht von Sorbus aucuparia trat die Blaufärbung und die Entfärbung bei den roten Kristallen eher ein als bei den orangefarbigen und bei den Früchten von Solanum Lycopersicum, Solanum Dulcamara und Aglaonema commutatum zeigten die rotvioletten Kristalle früher die Reaktion als die orangeroten, welche die blaue Farbe länger beibehielten.

Bei den folgenden Objekten beobachtete ich die Salpetersäurereaktion.

Blüten: Calendula arvensis, Chelidonium majus, Calceolaria rugosa, Clivia miniata, Cucurbita melanosperma, Dendrobium thyrsiflorum, Doronicum Pardalianches, Erysimum Perofskianum, Gazania splendens, Inula Helenium, Hieraceum aurantiacum, Kerria japonica, Kleinia Galpini, Lilium croceum, Narcissus Pseudonarcissus, Narcissus poeticus.

Blätter: Aglaonema commutatum, Calceolaria rugosa, Chelidonium majus, Cucurbita melanosperma, Erysimum Perofskianum, Urtica dioica.

Früchte: Aglaonema commutatum, Physalis Francheti, Rosa rugosa, Solanum Dulcamara, Solanum Lycopersicum, Sorbus Aria, Sorbus aucuparia.

Arillus: Evonymus latifolius.

Wurzel: Daucus Carota.

Algen: Ceramium rubrum, Chlorella protothecoides, Chlorella variegata, Chondrus crispus, Cystococcus humicola, Euglena sp.,

Fucus serratus, Fucus vesiculosus, Laminaria digitata, Laminaria saccharina, Nodularia sp., Zygnema cruciatum.

Fungi: Calocera viscosa, Dacryomyces stillatus, Monilia sitophila, Sphaerostilbe coccophila.

Brom.

In 65 Fällen studierte ich das Verhalten der Carotinoidkristalle Bromwasser gegenüber. In den meisten Fällen hatte ich sie mit Hilfe des Molisch'schen Reagenzes ausgeschieden. In fast allen Fällen nahmen die Kristalle eine blaue Farbe an, welche bald verschwand. Nur bei ein paar kleinen Objekten, die wenig Carotinoid enthielten, konnte ich die Reaktion nicht wahrnehmen. Auf Grund dieser Beobachtungen darf man annehmen, daß die Reaktion für Carotinoide allgemein ist. Nach Einwirkung des Broms haben die Kristalle ihre ursprüngliche Farbe eingebüßt.

Bei einigen Objekten zeigt die Reaktion geringe Abweichungen. Bisweilen ist die Farbe rein blau (Kl. et V. 426), meistens aber grünlich blau (Kl. et V. 381). Oft herrscht anfangs das Blau und später das Grün vor. Die rotvioletten (Kl. et. V. 581) Kristalle in der Frucht von Solanum Lycopersicum und anderen Früchten zeigen während der Einwirkung des Broms aufeinanderfolgend eine blauviolette (476), blaue, grünblaue (386) und grüne Farbe, die zuletzt verschwindet. Die Blaufärbung ist nicht immer gleich stark; die Reaktion tritt nicht immer gleich schnell ein und die Färbung verschwindet nicht gleich schnell. Bei den Blüten von Chelidonium majus und Spartium junceum ist die blaue Farbe schwach und schnell vorübergehend und herrscht gewöhnlich das Grün vor.

Bei den folgenden Objekten habe ich die Reaktion mit Bromwasser beobachtet:

Blüten: Asclepias curassavica, Calendula arvensis, Chelidonium majus, Calceolaria rugosa, Clivia miniata, Corydalis lutea, Cucurbita melanosperma, Cytisus sagittalis, Doronicum Pardalianches, Dendrobium thyrsiflorum, Eranthis hyemalis (Blumen- und Kelchblätter), Erysimum Perofskianum, Gazania splendens, Gongora galeata, Hieraceum aurantiacum, Hemerocallis Middendorffii, Isatis tinctoria, Inula Helenium, Iris Pseudacoris, Kleinia Galpini, Kerria japonica, Lilium croceum, Narcissus Pseudonarcissus, Narcissus poeticus, Spartium junceum, Thermopsis lanceolata, Tulipa Gesneriana.

Blätter: Aglaonema commutatum, Calceolaria rugosa, Chelidonium majus, Cucurbita melanosperma, Erysimum Perofskianum, Elodea canadensis, Dendrobium thyrsiflorum, Urtica dioica.

Früchte: Aglaonema commutatum, Capsicum annuum, Physalis Francheti (Frucht und Kelch), Rosa rugosa, Solanum Dulcamara, Solanum Lycopersicum, Sorbus Aria, Sorbus aucuparia, Tamus communis.

Arillus: Evonymus latifolius.

Wurzel: Daucus Carota.

Algen: Ceramium rubrum, Chlorella protothecoides, Chlorella variegata, Chondrus crispus, Cladophora conglomerata, Cystococcus humicola, Euglena sp., Fucus serratus, Fucus vesiculosus, Haematococcus pluvialis, Laminaria digitata, Laminaria saccharina, Nodularia sp., Zygnema cruciatum.

Fungi: Calocera viscosa, Dacryomyces stillatus, Monilia sitophila, Sphaerostilbe coccophila.

Jod.

Jod bildet mit Carotinoiden Jodadditionsprodukte. In gut 50 Fällen studierte ich das Verhalten der Carotinoidkristalle zu Jodjodkaliumlösung. In den meisten Fällen hatte ich sie mit Hilfe der Kalimethode ausgeschieden. Im allgemeinen nahmen die Kristalle mit Jod eine grüne Farbe an, aber die Farbe war oft nicht rein grün und besonders, wenn die Kristalle sich stark gefärbt hatten, war es oft sehr schwer, die Farbe zu bestimmen. Oft schien sie dunkel gelbgrün (Kl. et V. 258), bisweilen dunkelgelb (213, 218) oder blaugrün (352, 368, 372) und in einzelnen Fällen blauviolett (477) oder rotviolett (528, 568).

Oft färben die Kristalle sich sofort; in einigen Fällen färben sie sich allmählich, was bei den orangegelben Kristallen in den Blüten von Chelidonium majus und Spartium junceum und bei den rötlichen Kristallen in der Blüte von Asclepias curassavica und in den Blättern von Aglaonema commutatum, Calceolaria rugosa, Chelidonium majus, Dendrobium thyrsiflorum und Urtica dioica der Fall ist. In anderen Fällen konnte ich überhaupt keine Färbung beobachten; selbst nach 24 Stunden hatten die Kristalle noch ihre ursprüngliche Farbe beibehalten. Ich konnte das bei den orangefarbigen Kristallaggregaten in der Blüte von Dendrobium thyrsiflorum, den orangeroten Kristallplättchen in den Früchten von Solanum Lycopersicum, Solanum Dulcamara und Aglaonema commutatum, den orangegelben Kristallaggregaten in dem Arillus von Evonymus latifolius, den roten Kristallplättchen in dem Kelch von Eranthis hyemalis und den orangefarbigen (106) und gelben (210) Kristallaggregaten in der Blüte von Tulipa Gesneriana feststellen. In allen diesen Fällen kommen neben Kristallen, die sich gar nicht oder

nur langsam färben, auch Kristalle vor, die sich sofort färben. Wie aus obigem hervorgeht, ist Jodjodkaliumlösung in vielen Fällen ein geeignetes Mittel, um verschiedene Carotinoide zu unterscheiden.

Die Objekte, an denen ich die Jodreaktion studierte, waren dieselben, bei welchen ich die Bromreaktion beobachtete.

Neue Reagenzien für Carotinoide.

Nicht allein mit Schwefelsäure, sondern auch mit verschiedenen anderen Reagenzien gelingt es, Carotinoide bleibend blau zu färben, nämlich mit Selensäure und mit gesättigten Lösungen von Antimonchlorür, Zinkchlorid und Aluminiumchlorid in Salzsäure von 25 oder 38% und wahrscheinlich kann man noch mehr solche Reagenzien finden.

Selensäure. Mit Selensäure gelang es mir unter anderen bei der Blüte von Narcissus Pseudonarcissus, die mit Hilfe des Molisch'schen Reagenzes ausgeschiedenen Carotinoidkristalle schön blau zu färben. Wenn die Selensäure aus dem Handel zu viel Wasser enthält, muß sie durch Eindampfen konzentriert werden. Die Selensäure ist, so viel ich weiß, noch nicht als mikrochemisches Reagens benützt worden. Ob sie Vorteile über die Schwefelsäure gewährt, kann ich in Rücksicht auf die wenigen Versuche, die ich angestellt habe, nicht sagen.

Antimonchlorür und Zinkchlorid. Das Antimonchlorür und das Zinkchlorid löste ich in 25%iger Salzsäure. Von beiden gebrauchte ich eine gesättigte Lösung. Mit diesen beiden Lösungen, die bis jetzt als Reagenzien für Carotinoide noch nicht benutzt worden sind, gelang es mir bei den Carotinoidkristallen, die in der Natur in den Zellen vorkommen oder künstlich in denselben ausgeschieden worden sind, eine schöne, dunkle, sehr lange bleibende, blaue Farbe hervorzurufen. Die beiden Lösungen prüfte ich in mehr als 40 Fällen. Ich ließ sie unter dem Deckglas zu den Präparaten fließen oder ich brachte sie zu den Präparaten, die sich in einer minimalen Quantität Wasser auf dem Objektträger befanden. Bei Anwendung von Antimonchlorürlösung muß man die Präparate erst in Salzsäure bringen, um Entstehung des im Wasser unlöslichen Antimonoxychlorürs vorzubeugen. Bei Anwendung von Zinkchloridlösung ist die vorhergehende Übertragung in Salzsäure nicht unbedingt notwendig.

Bei allen Kristallen tritt die Reaktion nicht gleich schnell ein. Die orangegelben und orangenen Kristalle färben sich eher blau als die orangeroten, roten und rotvioletten. Mit Chlorzinklösung nehmen die orangeroten, roten und rotvioletten Kristalle bei der gewöhnlichen

Temperatur nicht immer eine blaue Farbe an. In vielen Fällen habe ich mich überzeugt, daß eine schwache Erwärmung auf dem Objektträger über eine Mikroflamme ausreicht, um die Reaktion doch hervorzurufen. Bei Anwendung von Antimonchlorürlösung färben sich bei der gewöhnlichen Temperatur schließlich immer alle Kristalle blau. Als allgemeines Reagens für Carotinoide kann ich die Antimonchlorürlösung sehr empfehlen. Besonders zeigte sich das bei der Untersuchung kleiner Objekte und bei der Anwesenheit von wenig Carotinoid.

Die Farbe, welche die beiden Lösungen hervorrufen, ist meist rein blau (Kl. et V. 426), beim Anfang der Einwirkung manchmal blauviolett (476, 451). Bisweilen zeigen sich, wie bei der Anwendung konzentrierter Schwefelsäure, Nebenerscheinungen, wie Verflüssigung der gebildeten Kristalle zu blau gefärbten Tropfen, Auflösung der Kristalle oder Tropfen und Ausscheidung von sehr kleinen blauen Tröpfchen aus der Lösung.

Wenn man die durch Antimonchlorür oder Zinkchlorid blau gefärbten Kristalle hintereinander mit verdünnter Salzsäure und Wasser abwäscht, so taucht die ursprüngliche orangegelbe oder rote Farbe wieder hervor, wenn auch etwas weniger rein.

Schwefelsäure und Chlorzink greifen in mehr oder weniger konzentriertem Zustand die Zellwände stark an. Mit Antimonchlorürlösung ist das viel weniger der Fall. Dieses ist ein Vorteil bei der Anwendung des letztgenannten Reagenzes.

Die Antimonchlorür- und Zinkchloridlösung habe ich bei den folgenden Objekten geprüft:

Blüten: Asclepias curassavica, Chelidonium majus, Calceolaria rugosa, Calendula arvensis, Cucurbita melanosperma, Dendrobium thyrsiflorum, Doronicum Pardalianches, Ferula sp., Gazania splendens, Hieraceum aurantiacum, Inula Helenium, Isatis tinctoria, Iris Pseudacoris, Kleinia Galpini, Kerria japonica, Lilium croceum, Narcissus Pseudonarcissus, Narcissus poeticus, Spartium junceum, Thermopsis lanceolata, Trollius caucasicus.

Blätter: Chelidonium majus, Urtica dioica.

Früchte: Aglaonema commutatum, Physalis Francheti (Frucht und Kelch), Solanum Dulcamara, Solanum Lycopersicum, Sorbus aucuparia, Tamus communis.

Arillus: Evonymus latifolius.

Wurzel: Daucus Carota.

Algen: Anabaena sp., Ceramium rubrum, Chlorella protothecoides, Chlorella variegata, Chondrus crispus, Cladophora conglomerata, Cystococcus humicola, Euglena sp., Fucus serratus, Fucus vesiculosus, Haematococcus pluvialis, Laminaria digitata, Laminaria saccharina, Pleurococcus vulgaris, Stichococcus majus.

Fungi: Aspergillus giganteus; Calocera viscosa, Dacryomyces stillatus, Monilia sitophila, Mucor flavus, Sphaerostilbe coccophila.

Die Antimonchlorürlösung habe ich außer den obengenannten Objekten auch noch bei den folgenden geprüft:

Algen: Nodularia sp., Zygnema cruciatum.

Fungi: Discomyces Eppingeri, Torula rubra.

Aluminiumchlorid. Prof. J. Böeseken in Delft machte mich auf Aluminiumchlorid aufmerksam. Genannter Forscher vermutete, daß man auch mit diesem Stoff bei den Carotinoiden eine blaue Farbe hervorrufen könnte. Ich kam zu dem Resultate, daß das in der Tat der Fall war. Jedoch verdient Antimonchlorür und Zinkchlorid den Vorzug. Man muß eine gesättigte Lösung von kristallwasserfreiem Aluminiumchlorid darstellen und für ihre Darstellung als Lösungsmittel konzentrierte Salzsäure (von 37—38%) gebrauchen; weiter muß man die Reaktion durch Erwärmen auf dem Objektträger unterstützen. Auf diese Weise erhielt ich eine schöne Blaufärbung der Carotinoidkristalle und zwar bei allen fünf von mir untersuchten Objekten, nämlich bei den Blüten von Eranthis hyemalis, Lilium croceum, Narcissus Pseudonarcissus und Narcissus poeticus und bei den Arillus von Evonymus latifolius.

Lösungsmittel.

Die Lösungsmittel, die bei der mikroskopischen Untersuchung der Carotinoidkristalle am meisten in Betracht kommen, sind solche, die sich mit Wasser vermischen. Die Präparate kann man dann sofort aus dem Wasser in die Lösungsmittel übertragen oder man kann diese unter dem Deckglas zu den Präparaten fließen lassen, welche sich im Wasser befinden. Lösungsmittel, welche genannter Bedingung entsprechen, sind z. B. Alkohol und Azeton. Weiter kann man eine alkoholische Seifenlösung (Seifenspiritus der Niederländischen Pharmacopee, 4. Ausgabe, ohne Lavendelöl) und 70%ige Chloralhydratlösung anwenden. Mit diesen beiden Lösungen gelang es mir unter anderen bei den Blättern von Urtica dioica festzustellen, daß die orangegelben Kristalle sich schneller lösen als die roten. Die besten Resultate erhielt ich mit Phenollösungen.

Nach Willstätter und Mieg[1]) ist Xanthophyll „spielend" löslich in Phenol. Wenn man unter dem Deckglas verflüssigtes Phenol (10 Gewichtsteile Phenol in losen Kristallen und ein Gewichtsteil Wasser) zufließen läßt, so beobachtet man, daß die orangegelben Kristalle sich gewöhnlich sehr schnell lösen, während das Lösungsmittel sich orangegelb färbt. Der Auflösung geht oft eine Verflüssigung und Bildung orangegelber Kugeln und Massen vorher. Andere Kristalle lösen sich oft gar nicht oder sehr langsam.

Weil durch Wasser verflüssigtes Phenol sich etwas schwer mit Wasser mischt, habe ich für die mikroskopische Untersuchung einem Gemisch von drei Gewichtsteilen Phenol in losen Kristallen und einem Gewichtsteil Glyzerin den Vorzug gegeben. Dieses Gemisch nenne ich der Kürze halber Phenolglyzerin. Die Erscheinungen, die man beobachtet, sind dieselben, aber die Mischung und Auflösung geht schneller vor sich. Mit diesem Lösungsmittel habe ich in gut 70 Fällen die Carotinoidkristalle untersucht, nämlich bei Blüten, Blättern, Früchten, Algen, Fungi usw. Ich bin dabei zu dem Schluß gekommen, daß die Löslichkeit der Carotinoide sehr verschieden ist.

Die gelben und orangegelben Kristalle verschiedener Nuance lösen sich im allgemeinen sehr schnell. Einige orangefarbige Kristalle lösen sich auch bald, z. B. die orangenen (Kl. et V. 102) Kristallnadeln in der Blumenkrone von Lilium croceum und dem Arillus von Evonymus latifolius und die orangefarbigen (126), platten Kristallnadeln, die bei Cucurbita melanosperma sich in der Blumenkrone, besonders in den auf derselben vorkommenden Haren, ausscheiden. Die orangefarbigen (101) Kristallaggregate in der Blüte von Dendrobium thyrsiflorum lösen sich im Vergleich mit den orangegelben Kristallen, die sich auch in derselben ausgeschieden haben, sehr langsam auf. Die orangeroten, roten und violettroten Kristalle lösen sich im allgemeinen gar nicht oder sehr langsam in Phenolglyzerin. Zu dieser Rubrik gehören auch die Carotinkristalle in der Wurzel von Daucus Carota und die Lycopinkristalle in der Frucht von Solanum Lycopersicum, die man beide nach einem Aufenthalt von einigen Tagen in Phenolglyzerin noch zurückfinden kann.

Einzelne Carotinoide, die, in bezug auf die Farbe, zu der letztgenannten Rubrik gehören, machen, was die Löslichkeit in Phenolglyzerin betrifft, eine Ausnahme. In Sphaerostilbe coccophila kommt z. B. ein Carotinoid vor, daß mit Hilfe des Molisch'schen Reagenzes

1) l. c.

sich in violettroten (576) Kristallen ausscheidet, die in Phenolglyzerin sich schnell lösen. In Haematococcus pluvialis findet sich nebst zwei anderen Carotinoiden ein Carotinoid, dem die Alge ihre blutrote Farbe verdankt und unter gewissen Verhältnissen sich als violettfarbige Plättchen ausscheidet, die sich schnell in Phenolglyzerin lösen und das Lösungsmittel dunkel rotviolett färben.

Eine eigentümliche Erscheinung beobachtete ich in einigen Fällen bei orangegelben Kristallen, nämlich bei den Blüten von Narcissus Pseudonarcissus und Isatis tinctoria und auch bei zwei Algen, Cystococcus humicola und Pleurococcus vulgaris. Bald nach der Auflösung der orangegelben Kristalle fand Ausscheidung von mehr rötlich gefärbten Kristallen statt (bei Narcissus orangerot, Kl. et V. 91).

Es erhob sich nun die Frage, ob in den orangegelben Kristallen ein oder zwei Carotinoide vorkommen. Falls die rotfarbigen Kristalle eine Verbindung des orangegelben Carotinoids mit Phenol sind, braucht nur ein Carotinoid anwesend zu sein. Die Erscheinung kann aber auch auf eine andere Weise erklärt werden, nämlich dadurch, daß zwei Carotinoide vorhanden sein könnten. In dem speziellen Teil meiner Abhandlung werde ich bei Narcissus die Erscheinung im einzelnen besprechen.

Obschon ich die Erscheinung nur in vier Fällen beobachtet habe, ist es möglich, daß man sie bei einer Wiederholung meiner Versuche in mehr Fällen sehen würde; dagegen habe ich mich überzeugt, daß sie in vielen Fällen niemals eintritt.

In 10 Fällen habe ich mit wässeriger, gesättigter Phenollösung Versuche angestellt. (Die Löslichkeit von Phenol im Wasser ist ungefähr 1 zu 12½.) Bei den orangegelben Kristallen beobachtete ich oft ein allmähliches Zerfließen zu orangegelben Kugeln, die sich in der wässerigen Phenollösung nicht lösten. In zwei Fällen, nämlich bei Narcissus Pseudonarcissus und Isatis tinctoria schieden sich nach einiger Zeit in vielen dieser Kugeln orangerote Kristalle aus.

Spezieller Teil.

Von den gut 100 Objekten, welche ich untersuchte, werde ich auf den nachfolgenden Seiten einige im besonderen besprechen.

Das Blatt von Urtica dioica L.

Bei der Brennessel haben Willstätter und Mieg[1]) die Begleiter des Chlorophylls genau untersucht. Durch ihre Untersuchungen wissen

1) l. c.

wir, daß in den Brennesselblättern zwei Carotinoide vorkommen, Carotin, identisch mit dem Daucus-Carotin, und Xanthophyll. Genannte Forscher fanden viermal so viel Xanthophyll wie Carotin.

Wenn man die Blätter von Urtica dioica oder Teile derselben in das Molisch'sche Reagens bringt und nach einigen Tagen untersucht, so hat sich in jeder chlorophyllhaltigen Zelle ein Kristallaggregat gebildet. Dasselbe besteht aus kleinen roten Parallelogrammen, welche kleinen Nadeln ähnlich sind, und orangegelben Plättchen, die einige Male länger als breit sind und mehr oder weniger abgerundete Enden zeigen. Bisweilen ragen aus dem Aggregat ein paar orangegelbe, gebogene, fadenförmige Kristalle hervor. Die Aggregate bestehen zum größten Teil aus den orangegelben Kristallen.

Untersucht man die Kristalle mit Reagenzien und Lösungsmitteln, so zeigen sie Unterschiede. Wenn man die Kristalle mit Schwefelsäure von 76% behandelt, färben sie sich schließlich alle blau, jedoch die orangegelben nehmen zuerst die blaue Farbe an, dagegen behalten die roten oft noch lange ihre ursprüngliche Farbe. Die verschiedenen Kristalle kann man dann sehr scharf unterscheiden. Nimmt man anstatt 76%iger Schwefelsäure Schwefelsäure von 66½%, so färben sich nur die orangegelben Kristalle blau. Wenn man Präparate mit den nach der Kalimethode ausgeschiedenen Kristallen auf einen Objektträger in starke Chloralhydratlösung bringt (in 70%ige), so zeigt es sich, daß nach einiger Zeit, z. B. nach 1½ Stunde, die Aggregate sich sehr verändert haben; die orangegelben Kristalle haben sich gelöst und die roten sind zurückgeblieben. Nach 24 Stunden sind letztere noch nicht ganz aus den Präparaten verschwunden.

Mit Seifenspiritus (Pharm. Nederl. Ed. IV, ohne Lavendelöl) zeigt sich auch ein großer Unterschied in Löslichkeit. Nach eintägigem Aufenthalt im Seifenspiritus sind aus den Präparaten die orangegelben Kristalle verschwunden, während die roten noch vorhanden sind.

Mit Phenolglyzerin erhielt ich ein noch besseres Resultat. Läßt man dieses Gemisch unter dem Deckglas zu dem Präparat fließen, so sieht man die orangegelben Kristalle sich schnell lösen, während die roten zurückbleiben; letztere haben sich nach 24 Stunden noch nicht gelöst und scheinen noch unverändert.

Wenn man die Untersuchung der orangegelben und roten Kristalle erleichtern will, so kann man z. B. folgendes Verfahren benutzen: Man legt Stückchen der Blätter in eine 10%ige Oxalsäurelösung und bringt sie danach in das Molisch'sche Reagens. In dem Gewebe bilden sich

dann große rote und orangegelbe Kristallaggregate, welche man leicht mikrochemisch untersuchen kann.

Berücksichtigt man, was Willstätter und Mieg[1]) über Carotin und Xanthophyll geschrieben haben, so muß man annehmen, daß die oben beschriebenen roten Kristalle aus Carotin und die orangegelben aus Xanthophyll bestehen.

Wie bei den Blättern von Urtica dioica habe ich in vielen anderen Fällen, bei Blüten, Blättern und Algen, gelbe, orangegelbe oder orangefarbige und rote oder orangerote Kristalle unterscheiden können. Ihre Form war auch verschieden und bei der Behandlung mit Reagenzien und Lösungsmitteln zeigten sie ähnliche Unterschiede, wie ich sie bei der Brennessel beobachtete. Ich halte es für gewiß, daß in allen diesen Fällen verschiedene Carotinoide nebeneinander in der Pflanze vorkommen. In den meisten Fällen scheinen zwei Carotinoide einander zu begleiten, von denen das eine zu den Carotinen und das andere zu den Xanthophyllen gehört. Wahrscheinlich kommt öfter dasselbe Carotin und dasselbe Xanthophyll nebeneinander vor, aber gewiß ist es, daß oft ein anderes Carotin oder Xanthophyll anwesend ist.

Die Blüte von Dendrobium thyrsiflorum Rchb. fil.

In der Blütenhülle von Dendrobium thyrsiflorum kommen wenigstens zwei Carotinoide vor, von denen das eine sich durch seine Farbe und sein Verhalten Reagenzien gegenüber von vielen anderen Carotinoiden unterscheidet. Nach Behandlung mit dem Molisch'schen Reagens fand ich in den Zellen verschiedene orangegelbe (Kl. et V. 151) Kristalle, nämlich stark gebogene, fadenförmige Kristalle, und Kristallplättchen, die meist wetzsteinförmig waren, bisweilen zu Aggregaten vereinigt. Weiter fand ich große und kleine Aggregate von lebhaft orangenen (Kl. et V. 101, sich etwas neigend zu orangerot 81), dünnen nadelförmigen Kristallen. Der Unterschied der Farbe ist sehr auffallend. In einigen Zellen findet man besonders die eine, orangegelbe, in anderen die andere, orangene Art von Kristallen.

Die verschiedenen Kristalle verhalten sich Schwefelsäure verschiedener Stärke gegenüber auf ähnliche Weise. Dasselbe gilt von Bromwasser. Jodjodkaliumlösung gegenüber verhalten die Kristalle sich aber sehr verschieden. Mit dieser färben die orangegelben Kristalle sich sofort schön grün. Die orangefarbigen Aggregate nehmen dagegen über-

1) l. c.

haupt keine andere Farbe an; selbst nach 24 Stunden haben sie noch ihre ursprüngliche Farbe beibehalten. Der Unterschied der Farbe der Kristalle ist dann sehr auffallend. Durch Antimonchlorür- und Zinkchloridlösung werden die orangegelben Kristalle blau gefärbt, die orangefarbigen erst rotviolett (551), dann blauviolett (476) und schließlich blau.

Phenolglyzerin gegenüber verhalten die Kristalle sich auch sehr verschieden. Wenn man dieses unter dem Deckglas zu den Präparaten fließen läßt, so sieht man alle orangegelben Kristalle sofort zerfließen und gelbe Kugeln bilden, die sich schnell lösen. Von einer Lösung der orangefarbigen Kristallaggregate bemerkt man anfangs nichts. Man sieht sie bisweilen inmitten der gebildeten Kugeln liegen. Später beobachtet man nur orangene Aggregate in einer gelben Flüssigkeit. Allmählich lösen sich auch die orangenen Kristalle. Nach 24 Stunden zeigt es sich, daß sie verschwunden sind.

Auf Grund der verschiedenen Farbe, des verschiedenen Verhaltens Jodjodkaliumlösung gegenüber und der verschiedenen Löslichkeit in Phenol nehme ich an, daß in der Blütenhülle von Dendrobium thyrsiflorum zwei verschiedene Carotinoide vorkommen. Das orangefarbige kommt nicht allgemein im Pflanzenreich vor. Ein Carotinoid, das demselben vollkommen ähnlich ist, habe ich in anderen Objekten nicht gefunden.

Die Blüte von Narcissus Pseudonarcissus L.

Die Blüte von Narcissus Pseudonarcissus mit orangegelber, becherförmiger Nebenkrone gehört allerdings zu den schönsten Objekten für die mikrochemische Untersuchung der Carotinoidkristalle. Wenn man die Nebenkrone in das Molisch'sche Reagens bringt, so bilden die orangegelben Plastiden bald Kugeln oder Massen aus seifenähnlichem Stoffe ohne scharfe Kontur, welche sich schnell lösen. Aus der orangegelben Lösung, die in den Zellen entsteht, scheiden sich bald orangegelbe (Kl. et V. 151) Kristalle aus. Die meisten dieser Kristalle sind verhältnismäßig große Plättchen ohne charakteristische Form. Außer diesen Plättchen kommen oft noch gerade oder mehr oder weniger gebogene, nadelförmige Kristalle vor, die oft zu Aggregaten vereinigt sind.

In der orangefarbigen Nebenkrone einer anderen Varietät von Narcissus Pseudonarcissus fand ich orangegelbe Plastiden und rote nadelähnliche Kristalle und nach Behandlung mit dem Molisch'schen Reagens orangegelbe (151) plättchen- und nadelförmige Kristalle, welche den oben beschriebenen orangegelben Kristallen völlig ähnlich waren, die schon erwähnten roten (46) nadelähnlichen Kristalle, die sich bei

näherer Betrachtung oft als Parallelogramme mit sehr scharfen Ecken erwiesen und einzelne orangerote (66) Kristallaggregate.

Die Kristalle verhalten sich zu den verschiedenen Carotinoidreagenzien auf die in dieser Abhandlung angegebene Weise. Was die Schwefelsäurereaktion betrifft, bemerke ich, daß die orangegelben Kristalle schon durch 66½%ige Schwefelsäure blau gefärbt werden. In 95%iger Schwefelsäure findet nach der Blaufärbung Auflösung statt. Die roten Kristalle werden durch Schwefelsäure von 76% noch nicht blau gefärbt, wohl durch Schwefelsäure von 85½%; Schwefelsäure von 95% bewirkt Blaufärbung und Auflösung.

Merkwürdig ist das Verhalten der Kristalle zu Phenollösungen. Die orangegelben Kristalle lösen sich in Phenolglyzerin, während die orangeroten keine Veränderung zeigen. Wenn man das Verhalten der orangegelben Kristalle zu Phenolglyzerin näher studieren will, so benutzt man am besten die Varietät, in deren Präparate nur solche Kristalle vorkommen. Man kann dann feststellen, daß aus der erhaltenen Lösung in Phenolglyzerin sich orangerote (Kl. et V. 91) Kristalle ausscheiden, kleine fast rechtwinklige Parallelogramme und kleine Kristallaggregate.

Zu Reagenzien verhalten diese orangeroten Kristalle sich wie Carotinoidkristalle. Was die Schwefelsäurereaktion betrifft, bemerke ich, daß Schwefelsäure von 66½% sofort Blaufärbung hervorruft. Darauffolgende Behandlung mit Wasser bewirkt ein Wiederhervortreten der orangeroten Farbe.

Wenn man die mit dem Molisch'schen Reagens behandelten Präparate in eine gesättigte, wässerige Phenollösung (ein Gewichtsteil Phenol in losen Kristallen in 12 Gewichtsteilen Wasser) bringt, so erfahren die roten Kristalle keine Veränderung, während die orangegelben schnell zerfließen und orangegelbe Tropfen bilden. Allmählich nehmen die meisten dieser Tropfen eine grüne und nachher blaugrüne Farbe an und oft scheiden sich in denselben orangerote (91) Kristalle, einzelne Kristalle oder kleine Aggregate, aus. In Phenolglyzerin lösen sich die Tropfen, während die orangeroten Kristalle zurückbleiben.

Untersucht man Carotinoidkristalle, die man aus verschiedenen Objekten mit dem Molisch'schen Reagens erhalten hat, mit Phenollösungen, z. B. Kristalle aus der Blüte von Clivia miniata, Asclepias curassavica, Dendrobium thyrsiflorum oder aus Brennesselblättern bereitetes Xanthophyll, so beobachtet man bei den orangegelben Kristallen wohl Auflösung in Phenolglyzerin und Verflüssigung zu Tropfen in gesättigter wässeriger Phenollösung, aber keine Ausscheidung von

Kristallen und auch keine Grünfärbung der Tropfen. Nur in ein paar Fällen beobachtete ich Erscheinungen, welche denen von Narcissus ähnlich waren, unter anderen bei der Blüte von Isatis tinctoria. Mit dem Molisch'schen Reagens erhielt ich bei diesem Objekt Ausscheidung von orangegelben und roten Kristallen. Die orangegelben waren meist plättchenförmig, die roten waren es immer und hatten bisweilen Parallelogrammform. In Phenolglyzerin lösten sich die orangegelben schnell auf, während die roten zurückblieben. Aus der Lösung der orangegelben schieden sich bisweilen rötliche Kristallaggregate aus. In wässeriger Phenollösung bildeten alle orangegelben Kristalle Tropfen, von denen einige eine grüne Farbe annahmen und nach einiger Zeit orangerote Kristallaggregate enthielten,

Der Unterschied zwischen den orangegelben Kristallen von Narcissus Pseudonarcissus und Isatis tinctoria besteht hauptsächlich darin, daß bei Narcissus fast alle orangegelben Kristalle sich auf gleiche Weise verhalten, während bei Isatis nach dem Zerfließen in wässeriger Phenollösung nur ein Teil der Tropfen Grünfärbung zeigt und rötliche Kristalle ausscheidet.

Die Frage, wie man bei Narcissus Pseudonarcissus und Isatis tinctoria das eigentümliche Verhalten der Kristalle zu Phenollösungen erklären muß, ist auf mikrochemischem Wege schwer zu lösen. Es ist möglich, daß die neu gebildeten rötlichen Kristalle eine Verbindung des Carotinoids mit dem Phenol sind. Wie diesem auch sei, bin ich doch der Meinung, daß in den orangegelben Kristallen zwei Carotinoide vorkommen und wohl besonders auf Grund des verschiedenen Verhaltens der Kristalle zu Phenollösungen, was bei Isatis am meisten auffällt. Das eine Carotinoid bleibt gelöst, das andere scheidet sich aus.

Die Blüten von Chelidonium majus L. und Spartium junceum L.

In den Blumenblättern von Chelidonium majus befindet sich ein Carotinoid, das große Ähnlichkeit mit dem der Blumenblätter von Spartium junceum zeigt. Mit dem Molisch'schen Reagens gelingt es bei beiden Objekten, die Carotinoide in den Zellen auszuscheiden. Man findet bisweilen feine, mehr oder weniger fadenförmige Ausscheidungen, aber oft auch Kristallplättchen und Aggregate, die aus Kristallplättchen zusammengesetzt sind. Bei Chelidonium haben die Plättchen meist die Form des Durchschnittes einer bikonvexen Linse; sie haben spitze Enden und an einem Ende oft zwei oder drei Spitzen. Bei Spartium sind die Plättchen meist asymmetrisch; die eine Seite ist fast gerade,

die andere krumm und mit einer oder mehreren Buchten versehen. In durchgehendem Lichte zeigen die Kristalle beider Objekte eine orangegelbe (Kl. et V. 151) Farbe und in reflektiertem Lichte eine grüne Fluoreszenz. Nach Behandlung mit dem Molisch'schen Reagens zeigen die Blumenblätter auf schwarzem Hintergrunde eine grüne Farbe, während sie auf weißem Hintergrund orangegelb aussehen. In keinem der untersuchten Fälle habe ich diese Erscheinung bei den mikroskopischen Präparaten so deutlich wahrgenommen. Bei den orangegelben Kristallen des aus Brennesselblättern bereiteten Xanthophylls beobachtete ich nur eine schwache grüne Fluoreszenz.

Carotinoidreagenzien gegenüber verhalten die Kristalle beider Objekte sich auf gleiche Weise. Durch Schwefelsäure von 66½% z. B. werden sie blau gefärbt; 95%ige Schwefelsäure bewirkt Blaufärbung und Auflösung. Die vorübergehende grünlich blaue Färbung mit Bromwasser ist bei beiden schwach. Durch Jodjodkaliumlösung werden die Kristalle nicht sofort gefärbt; allmählich nehmen sie eine grüne Farbe an. Zu den übrigen von mir benutzten Reagenzien verhalten sie sich, wie Carotinoide überhaupt. In Phenolglyzerin lösen sie sich schnell auf.

Die Farbe und das Verhalten zu Schwefelsäure von 66½% und Phenol zeigen, daß beide Carotinoide zu den Xanthophyllen gehören. Weiter geht aus obigem hervor, daß beide sehr ähnlich sind. Ob in beiden Objekten dasselbe Carotinoid vorhanden ist, kann man natürlich auf Grund mikroskopischer Untersuchungen nicht mit Sicherheit sagen.

Die Zungenblüten von Gazania splendens Hort., Hiëraceum aurantiacum L., Calendula arvensis L. und Doronicum Pardalianches L.

In den Zungenblüten der vier obengenannten Compositae fand ich nach Behandlung mit dem Molisch'schen Reagens dunkel orangegelbe (Kl. et V. 151) Kristallplättchen und Aggregate solcher Kristallplättchen. Die Kristallplättchen in den verschiedenen Blüten waren einander sehr ähnlich. Bei Gazania splendens waren die Plättchen meist einige Male länger als breit und hatten sie abgerundete Ecken. Bei Hiëraceum aurantiacum waren sie bisweilen kürzer und fand ich auch wetzsteinförmige und ovale Plättchen. Bei Calendula arvensis waren sie länger und bei Doronicum Pardalianches kurz und einigermaßen rhombenförmig mit abgerundeten Ecken. Wahrscheinlich ist die Form der Plättchen von verschiedenen Einflüssen abhängig, wie z. B. von der Form und Größe der Zellen und von der chemischen Natur der fettartigen Substanz der Plastiden, in welcher das Carotinoid gelöst ist und die bei Einwirkung

des Molisch'schen Reagenzes die Bildung von fettähnlichen Kugeln veranlaßt.

Zu Reagenzien und Lösungsmitteln verhalten die Kristallplättchen in den vier Objekten sich auf dieselbe Weise. Durch Schwefelsäure von 66½% werden sie blau gefärbt. In 95%iger Schwefelsäure färben sie sich blau und lösen sich auf. Durch Jodjodkaliumlösung werden sie dunkel gelbgrün (Kl. et V. 258) gefärbt. Die übrigen von mir benutzten Reaktionen kann man in allen Fällen deutlich beobachten. In Phenolglyzerin lösen die Plättchen sich ohne vorhergehende Zerfließung bald auf.

Die übereinstimmende Farbe, das gleiche Verhalten zu Reagenzien und Lösungsmitteln und die Tatsache, daß die vier untersuchten Objekte derselben Familie angehören, weckt die Vermutung, daß darin dasselbe Carotinoid vorkommt. Auf Grund der Farbe, des Verhaltens zu Schwefelsäure von 66½% und der Löslichkeit in Phenol soll man es zu den Xanthophyllen zählen.

Ein zweites Carotinoid habe ich in keiner der vier obengenannten Blüten gefunden.

Die Blüte von Lilium croceum Chaix. und der Arillus von Evonymus latifolius Mill.

Wenn man die beiden obengenannten Objekte mit dem Molischschen Reagens behandelt, scheiden sich bei beiden in den Zellen zahlreiche, dunkel orangene (Kl. et V. 102, etwas neigend zu 101), gerade, nadelförmige Kristalle aus. Zu Reagenzien und Lösungsmitteln verhalten diese sich auf gleiche Weise. Schwefelsäure von 76% färbt sie allmählich schön blau (401, 426); die Farbe ist anfangs grünlich blau. In stärkerer Schwefelsäure tritt die Reaktion schneller ein und findet Auflösung der Kristalle statt. Mit Antimonchlorür- und Zinkchloridlösung tritt Blaufärbung ein; die Farbe ist nicht sofort blau; Nuancen, besonders blauviolett, kann man beobachten. Der Blaufärbung durch Antimonchlorürlösung folgt Zerfließung und Auflösung der Kristalle. Durch Jodjodkaliumlösung werden die Kristalle dunkel gelbgrün gefärbt, durch Salpetersäure und Bromwasser vorübergehend blau. In Phenolglyzerin lösen die Kristalle sich ohne vorhergehende Zerfließung; sie färben das Lösungsmittel orangegelb. In wässeriger Phenollösung (1 zu 12) zerfließen die Kristalle sehr langsam zu orangefarbigen Tropfen. Die Übereinstimmung der Carotinoidkristalle in den beiden Objekten ist so groß, daß die Frage sich erhebt, ob beide dasselbe Carotinoid enthalten.

In dem Arillus von Evonymus latifolius scheidet sich mit Hilfe des Molisch'schen Reagenzes noch ein zweites Carotinoid in der Form von orangeroten (61) Kristallaggregaten aus. Es unterscheidet sich von dem oben besprochenen durch seine Unlöslichkeit in Phenolglyzerin und durch sein Verhalten zu Jodjodkaliumlösung. Nach einem Aufenthalt von 24 Stunden in genannten Lösungen zeigte es sich, daß die Kristalle nicht verändert waren, resp. sich nicht gelöst und ihre ursprüngliche Farbe beibehalten hatten.

Die Frucht von Sorbus aucuparia L.

Die Frucht von Sorbus aucuparia gehört zu den Objekten, bei welchen nach Schimper[1]) der Farbstoff im kristallinischen Zustande in den Plastiden vorkommt; bei genannter Frucht nämlich in der Form von Aggregaten, die aus Kristallnädelchen zuasmmengesetzt sind. Tammes[2]) erwähnt, daß in der Frucht von Sorbus aucuparia rotgelbe, spindelförmige Plastiden vorkommen. Genannte Forscherin sagt, daß in den meisten, der von ihr untersuchten Früchte Farbstoffkristalle vorkommen, aber nicht ob dies bei Sorbus aucuparia auch der Fall ist. Nachdem das Molisch'sche Reagens gut 2 Monate bei der gewöhnlichen Temperatur eingewirkt hatte, fand Tammes rotgelbe, spitze, oft gekrümmte Kristalle, einzeln und in Büscheln.

Ich selbst fand in dem reifen Fruchtfleisch orangegelbe (Kl. et V. 151) Plastiden und in der Schale rote und bisweilen gelbe Kugeln von fettähnlicher Substanz. Die Plastiden waren lang, mehr oder weniger gebogen und hatten spitze Enden. Kristallaggregate habe ich in denselben nicht unterscheiden können.

Nachdem das Molisch'sche Reagens gut 2½ Monat bei der gewöhnlichen Temperatur eingewirkt hatte, fand ich die Plastiden noch zurück. Ihre Farbe war orangerot geworden, aber ihre Form war noch dieselbe geblieben. Inzwischen waren die Carotinoide zum Teil auskristallisiert. Ich beobachtete in den Zellen des Fruchtfleisches orangerote (76) Kristallaggregate und besonders in der Schale rote (21) Kristallplättchen.

Die Beschreibung der Plastiden und Kristalle, welche Tammes gibt, paßt mehr oder weniger sowohl auf die unveränderten Plastiden, als auf die, welche man lange mit dem Molisch'schen Reagens behandelt hat. Deswegen halte ich es für wahrscheinlich, daß bei Aucuparia eine

---

1) l. c. pag. 127.
2) l. c. pag. 236.

Verwechslung von Plastiden mit Kristallen stattgefunden hat. Die langen, gekrümmten, zugespitzten, orangeroten Körperchen, die ich nach einer Behandlung von 2½ Monaten mit dem Molisch'schen Reagens zurückfand, sind gewiß mehr oder weniger modifizierte Plastiden, aber durchaus keine Kristalle, wie besonders aus folgendem hervorgeht. Bei schwacher Erwärmung unter dem Deckglase, deshalb weit unter 100° C schmelzen die Körperchen sofort zu Kugeln zusammen. Wenn es Kristalle von einem Carotinoid wären, so könnte man solches nicht erwarten, weil die Schmelzpunkte der Carotinoide weit über 100° C liegen. Wie sichs zeigen wird, gilt dies nicht allein für die Carotinoide, welche chemisch genau untersucht sind, sondern auch für die, welche in der Frucht von Sorbus aucuparia vorkommen. Läßt man die Früchte sehr lange in dem Molisch'schen Reagens verweilen, z. B. ein ganzes Jahr, so haben die Plastiden sich ganz aufgelöst. Man findet dann in der Frucht, besonders in der Schale, Kristalle verschiedener Farbe und Form. Ich konnte dreierlei Kristalle beobachten: orangerote (76) in der Form von Kristallaggregaten, selten als feine kristallinische Ausscheidung oder in der Form von manchmal sehr langen Plättchen, rote (21) Plättchen von verschiedener Form, oft beinahe die eines Parallelogrammes ähnlich, aber mit gebogenen Seiten, und in geringerer Quantität orangegelbe (151) Kristalle, unregelmäßige Kristallmassen und einzelne lange Plättchen.

Wie aus obigem hervorgeht, gehört die Frucht von Sorbus aucuparia zu den Objekten, wobei das Molisch'sche Reagens bei der gewöhnlichen Temperatur sehr langsam einwirkt. Deswegen studierte ich auch die Einwirkung bei erhöhter Temperatur. Es zeigte sich, daß nach kurzer Erwärmung in dem Molisch'schen Reagens bis auf 50° C, in viele Zellen die Plastiden schon zu Kugeln ineinander geschmolzen waren und daß nach Erwärmung bis auf 70° C diese Erscheinung allgemein war. Als ich während einiger Tage die Einwirkung des Molisch'schen Reagenzes auf die früher angegebene Weise durch Erwärmung unterstützte, lösten die Plastiden sich ganz auf und kristallisierten die Carotinoide aus. Nach der Farbe konnte ich wieder dreierlei Kristalle unterscheiden: In der Schale beobachtete ich rote (16, 21, 41) Kristallplättchen, die manchmal beinahe die Form eines Parallelogramms hatten und orangerote (76) Plättchen und Aggregate und im Fruchtfleisch auch lange orangefarbige, orangene oder orangegelbe (131, 141, 151—152) Plättchen und Nadeln, die gerade oder etwas gebogen und bisweilen verzweigt oder gespalten waren.

Die verschiedenen Kristalle zeigten mit den von mir benutzten Reagenzien die schon früher beschriebenen Färbungen. Gewisse Unter-

schiede konnte ich wieder dabei beobachten. Bei den roten trat z. B. die Blaufärbung mit Schwefelsäure nicht so bald ein wie bei den orangefarbigen. Die roten und orangeroten sind in Phenolglyzerin unlöslich; die orangefarbigen oder orangegelben lösen sich, aber die Auflösung geht oft sehr langsam vor sich.

Wenn ich Präparate mit Carotinoidkristallen bis auf 150° C (nicht korr.) in einem zugeschmolzenen Röhrchen mit Wasser in einem Ölbade erhitzte, so konnte ich die Kristalle unverändert zurückfinden. Nach Erwärmung bis auf 175° C (nicht korr.) zeigte es sich, daß sie zu Kugeln zusammengeschmolzen waren. Wie oben erwähnt, liegen deshalb die Schmelzpunkte der Carotinoide in der Frucht von Sorbus aucuparia weit über 100° C.

In der Frucht von Sorbus Aria Crantz kommen Plastiden, welche den oben besprochenen von Sorbus aucuparia ähnlich sind, vor. Nach sehr langer Einwirkung des Molisch'schen Reagenzes, nämlich während 15 Monate, fand ich in der Fruchtwand dreierlei Kristalle: dünne, orangerote (71) Plättchen von verschiedener Form, bisweilen parallelogrammähnlich, orangefarbige (101, 102) Kristallbündel und orangegelbe (151) Kristallmassen.

Die Früchte von Solanum Lycopersicum Trn., Solanum Dulcamara L., Aglaonema commutatum Schott. und Tamus communis L.

Den Farbstoff der Tomate, der Frucht von Solanum Lycopersicum, hat man schon zu wiederholten Malen untersucht. Millardet[1]) (1876) sonderte zuerst den Farbstoff ab, den er Solanorubin nannte. Mehrere Forscher, Arnaud[2]), Passerini[3]), Kohl[4]) und Tammes[5]) hielten ihn für identisch mit dem Carotin aus der Wurzel von Daucus Carota. Schunck[6]) gelangt zu dem entgegengesetzten Resultate und nannte den Farbstoff Lycopin. Auf Grund der Untersuchungen von Willstätter und Escher[7]), die den Namen Lycopin übernahmen, darf man es für

1) Siehe Richard Willstätter und Heinr. H. Escher, l. c. pag. 47.

2) A. Arnaud, Recherches sur la composition de la carotine usw. Comptes rendus 1886, T. CII, I, pag. 1119.

3) Siehe Richard Willstätter und Heinr. H. Escher, l. c. pag. 47.

4) l. c. pag. 74.

5) l. c. pag. 237 u. 244.

6) C. A. Schunck, The Xanthophyll group of yellow colouring matters. Proc. Roy. Soc. 1903, T LXXII, pag. 165.

7) l. c.

bewiesen halten, daß die beiden Farbstoffe nicht identisch sind. Letztgenannte Forscher fanden, daß Lycopin dieselbe empirische Formel hatte wie Carotin, nämlich $C_{40}H_{56}$. Beide Stoffe sind deshalb isomer. Bei mikroskopischer Untersuchung zeigen beide Stoffe nebst Punkte von Übereinstimmung auch deutliche Unterschiede; die Farbe der Kristalle und die Reaktion mit Bromwasser sind verschieden.

Lycopin hat man bis jetzt nur in der Tomate gefunden. Unter den von mir untersuchten Objekten fand ich drei Früchte, welche Farbstoff enthielten, der so große Ähnlichkeit mit dem Lycopin zeigte, daß die Frage sich erhob, ob die Farbstoffe dieser Früchte mit dem Lycopin identisch seien. Es sind die Früchte von Solanum Dulcamara, Aglaonema commutatum und Tamus communis.

Nach den Untersuchungen von Schimper[1]) und Courchet[2]) hat bei der Tomate das Lycopin sich in den Plastiden kristallinisch ausgeschieden, und zwar in der Form von röhrenförmigen Kristallen. Schimper hat uns auf die Ähnlichkeit dieser Kristalle mit denen in der Wurzel von Daucus Carota aufmerksam gemacht, wo nebst parallelogrammförmigen Kristallplättchen auch röhrenförmige Körperchen vorkommen.

In der Tomate beobachtete ich auch diese eigentümlichen Körperchen; es waren verhältnismäßig lange, rollenförmige, oft zugespitzte Röhrchen. Auch in den Früchten von Aglaonema commutatum und Tamus communis fand ich ähnliche röhrenförmige Körperchen. In der Frucht von Solanum Dulcamara kommen keine Röhrchen vor, sondern die Plastiden enthalten da sehr kleine Körperchen, deren Form schwer zu bestimmen ist.

Die Farbe der eigentümlichen Körperchen und der Plastiden in den vier obengenannten Früchten ist verschieden; bei Solanum Lycopersicum und Solanum Dulcamara ist sie rotviolett, bei Aglaonema commutatum orangerot und bei Tamus communis orange. Nebst Lycopin kommen in allen vier Früchten ein oder mehrere andere Carotinoide vor; daher ist die Farbe nicht dieselbe.

Ob bei den vier obengenannten Objekten die Carotinoide in der Tat in der Form von Kristallen vorkommen, wie Schimper, Courchet und andere Forscher meinen, ist schwer zu entscheiden. Zwei Fragen erhoben sich, nämlich: ob man die Röhrchen anstatt gewöhnlicher Kristalle nicht vielmehr als organische Bildungen betrachten muß, und ob die Röhrchen ausschließlich aus Carotinoid bestehen. Wie ich unten besprechen

---

1) l. c. pag. 96.
2) l. c. pag. 301.

werde, gelang es mir in allen vier Fällen, aus den Plastiden oder aus den aus diesen entstandenen Röhrchen die Carotinoide in der Form von deutlichen Kristallplättchen abzusondern. Wenn in der Tat schon reine Carotinoidkristalle vorlagen, würde eine derartige Umkristallisation sehr wahrscheinlich nicht stattgefunden haben.

Bemerkenswert ist das verschiedene Verhalten der Carotinoide zu dem Molisch'schen Reagens. Wenn dieses bei der gewöhnlichen Temperatur einwirkt, bleiben bei der Tomate die röhrenförmigen Gebilde in den Zellen zurück. Es zeigt sich, daß dieselben ihre ursprüngliche Form beibehalten haben. Ihre Farbe ist rotviolett (Kl. et V. 586). Außer diesen aus Lycopin bestehenden Gebilden befinden sich im Gewebe noch große orangerote (61, 76) sechsseitige Plättchen mit stumpfen und ungefähr rechten Winkeln. Sie kommen in geringer Anzahl an beliebigen Stellen im Gewebe vor. Sie sind nicht, wie die rotvioletten röhrenförmigen Gebilde schon in dem lebenden Objekt anwesend, sondern sie haben sich während der Einwirkung des Molisch'schen Reagenzes ausgeschieden. Die Tomate enthält deshalb außer dem Lycopin noch ein zweites Carotinoid.

Bei Sonalum Dulcamara erleiden die violettroten (586) Körperchen der Plastsiden bei der gewöhnlichen Temperatur in dem Molisch'schen Reagens keine wahrnehmbare Änderung. Trotzdem bilden sich während der Einwirkung des Reagenzes dünne violettrote parallelogrammförmige Kristallplättchen nebst einigen großen orangeroten (61) plättchenförmigen Kristallen mit stumpfen und fast rechten Winkeln, wie ich sie auch bei der Tomate antraf.

Bei Aglaonema commutatum und Tamus communis findet man nach der Behandlung mit dem Molisch'schen Reagens bei gewöhnlicher Temperatur die röhrenförmigen Gebilde in den Zellen zurück. Ihre Farbe ist in beiden Fällen dann rotviolett (586). Bei Tamus communis findet man außerdem an beliebigen Stellen im Gewebe noch orangerote (81) Kristallmassen und orangegelbe (151) Kristallaggregate.

Wie aus obigem hervorgeht, löst das rotviolette Carotinoid während der Einwirkung des Molisch'schen Reagenzes bei gewöhnlicher Temperatur sich nicht auf, und unterscheidet sich dadurch von den anderen Carotinoiden, die sich lösen und wandern, bevor sie auskristallisieren. Nur bei Solanum Dulcamara löst sich etwas rotviolettes Carotinoid, das sich darauf in der Form von kleinen, dünnen Parallelogrammen ausscheidet.

In allen vier Fällen habe ich auch untersucht, welche Resultate man erhält, wenn man auf die früher angegebene Weise die Objekte lange

mit dem Molisch'schen Reagens bis auf 80° C erwärmt. Bei Solanum Lycopersicum, Aglaonema commutatum und Tamus communis fand ich anstatt der röhrenförmigen Gebilde sehr kleine rotviolette Plättchen von unbestimmter Form. Bei Solanum Dulcamara fand ich nebst den kleinen rotvioletten Körperchen aus den Plastiden wieder dünne kleine rotviolette Parallelogramme. Bei Solanum Lycopersicum, Solanum Dulcamara sowie auch jetzt bei Aglaonema commutatum beobachtete ich an beliebigen Stellen im Gewebe große orangerote (61) plättchenförmige Kristalle mit stumpfen und fast rechten Winkeln.

Weil nach meiner Meinung keine genügenden Gründe vorlagen um anzunehmen, daß die röhrenförmigen Gebilde bei Solanum Lycopersicum, Aglaonema commutatum und Tamus communis sich gelöst hatten und die kleinen rotvioletten Plättchen auskristallisiert waren und keine Stücke der Röhrchen waren, versuchte ich auf andere Weise das rotviolette Carotinoid auskristallisieren zu lassen.

Weil es sich während der Behandlung mit dem Molisch'schen Reagens weniger löslich als andere Carotinoide zeigte, meinte ich, daß stärkere Erwärmung und langsamere Einwirkung des Kaliumhydroxyds auf die Stoffe, welche die Carotinoide festhalten, vielleicht zu besseren Resultaten führen könnte. Darum erwärmte ich die Objekte bis auf 140° C (unkorr.) in einer 10%igen Lösung von Kaliumhydroxyd in Glyzerin mit Hilfe eines Ölbades. Die Temperatur blieb deshalb bedeutend unter dem Schmelzpunkt des Lycopins zurück. In allen vier Fällen beobachtete ich nach nicht sehr langer Erwärmung, daß sich Schmelzungsprodukte gebildet hatten, nämlich rotviolette Kugeln. Destomehr diese zersetzt und gelöst wurden, kristallisierte das Carotinoid aus; schließlich hatten sich zahlreiche Carotinoidkristalle in den Zellen gebildet. Es waren mehr oder weniger stark rotviolette (Kl. et V. 581, 586, 591, 596, bei Solanum Dulcamara außerdem 576, 577, 578, 582) Plättchen von verschiedener Dicke, Länge und Breite. Bisweilen waren sie langen Nadeln ähnlich. Die Längsseiten waren parallel; die Ecken waren oft abgerundet. Zur völligen Entwicklung gelangte Plättchen waren meistens parallelogrammförmig, selten rautenförmig. In allen vier obengenannten Objekten zeigten die Kristalle dieselbe Farbe und Form. Bei der Tomate gelang die Ausscheidung von ähnlichen Kristallplättchen schon durch lange dauernde Erwärmung in Glyzerin bis auf 140° C. Nach der Erwärmung in Glyzerin oder in Glyzerin mit Kaliumhydroxyd beobachtete ich nur Kristalle des rotvioletten Carotinoids. Andere Carotinoide schieden sich nicht kristallinisch aus.

Die Kristalle des rotvioletten Carotinoids, sowohl die durch Behandlung mit dem Molisch'schen Reagens wie die mit Hilfe von Glyzerin oder von Glyzerin und Kaliumhydroxyd erhaltenen, untersuchte ich mit verschiedenen Reagenzien und Lösungsmitteln. Es zeigte sich dabei, daß ihr Verhalten zu denselben vollkommen dasselbe war.

Schwefelsäure von 85½% färbt die Kristalle schön blau. Schwefelsäure von 76% ruft die Reaktion, falls sie eintritt, nur langsam und manchmal weniger stark hervor. Mit Schwefelsäure von 95% wird die Blaufärbung bald durch eine Zusammenfließung und Auflösung gefolgt. Chlorzinklösung bewirkt bei der gewöhnlichen Temperatur allmählich und unter schwacher Erwärmung sofort eine Blaufärbung. Antimonchlorürlösung färbt die Kristalle bald blau, worauf sie zu blauen Tropfen zusammenfließen. Salpetersäure verursacht vorübergehende Blaufärbung. Eigentümlich sind die Nuancen, die sich während der Behandlung mit Bromwasser zeigen. Die ursprüngliche rotviolette (586) Farbe der Kristalle wandelt sich in lebhaft blauviolett (476) um; darauf werden die Kristalle blaugrün (386), grün, gelblich und schließlich farblos. Wenn das Bromwasser langsam zufließt, kann man bei demselben Präparat alle Nuancen zugleich beobachten. Der Farbenwechsel ist sehr charakteristisch. Bei anderen Carotinoiden habe ich einen derartigen niemals wahrgenommen. Durch Jodjodkaliumlösung werden die Kristalle sofort dunkel gelbgrün gefärbt. In Phenolglyzerin sind sie fast unlöslich. Wenn die Präparate während einiger Tage auf einem Objektträger in Phenolglyzerin gelegen haben, kann man erst feststellen, daß Auflösung angefangen hat.

Die Carotinoide, welche nebst dem rotvioletten Carotinoid in den vier untersuchten Früchten vorkommen, unterscheiden sich von diesem außer durch die Farbe noch in anderen Hinsichten. Bei Tamus communis lösen sich die Carotinoide, ausgenommen das rotviolette, in Phenolglyzerin. Bei Solanum Lycopersicum, Solanum Dulcamara und Aglaonema commutatum wird das orangerote Carotinoid im Gegensatz zu dem rotvioletten durch Jodjodkaliumlösung nicht gefärbt.

Auf Grund der Übereinstimmung, betreffs Farbe, Kristallform, Verhalten zu Reagenzien, Lösungsmitteln und Mitteln, welche dienen, um die Carotinoide in Kristallform auszuscheiden, vermute ich, daß die rotvioletten Carotinoide in den Früchten von Solanum Dulcamara, Aglaonema commutatum und Tamus communis mit dem Lycopin in der Frucht von Solanum Lycopersicum identisch sind. Makrochemische Untersuchungen werden uns hierüber Gewißheit verschaffen müssen. Überdies bin ich zu dem Resultate gelangt, daß in den Früchten von So-

lanum Lycopersicum, Solanum Dulcamara und Aglaonema commutatum noch ein zweites Carotinoid und in der Frucht von Tamus communis noch zwei andere Carotinoide vorkommen. Auch in der Tomate, in welcher Frucht bis jetzt nur Lycopin gefunden ist, kommt deshalb ein zweites Carotinoid vor, sei es auch nur in geringer Quantität.

Haematococcus pluvialis Flot.

Der Farbstoff dieser interessanten Alge ist von Zopf[1]) untersucht worden. Das Resultat seiner Untersuchungen war, daß sie nicht ein, sondern zwei Farbstoffe enthielt, die zu den Carotinoiden gehörten. Nach Zopf kommt ein gelbes Carotinoid vor, wie es allgemein bei chlorophyllhaltigen Pflanzen der Fall ist, und ein rotes, dem die Alge ihre dunkel blut- oder braunrote Farbe und ihren Namen zu danken hat. Es gelang ihm, die beiden Farbstoffe auf die folgende Weise zu trennen: Der rohe alkoholische Extrakt der Alge wurde mit Natronlauge verseift. Das Chlorophyll wurde hierbei in eine Natriumverbindung übergeführt, das Fett in fettsaures Alkali und Glyzerin; das gelbe Carotinoid wurde frei gemacht und das rote wandelte sich in eine im Wasser unlösliche Natriumverbindung um. Wenn die mit Wasser verdünnten Verseifungsprodukte mit Petroläther behandelt wurden, löste sich darin das gelbe Carotinoid, während die Natriumverbindung des roten sich ausschied. Nach Reinigung der Natriumverbindung wurde das rote Carotinoid durch verdünnte Schwefelsäure freigemacht, in Äther gelöst und spektroskopisch untersucht. Das rote Carotinoid unterschied sich vom gelben, was seine Farbe und die Farbe seiner Lösungen betraf, spektroskopisch und dadurch, daß es mit Alkalien und alkalischen Erden Verbindungen einging.

Haematococcus pluvialis ist auch von Jacobsen[2]) untersucht worden. Mit Hilfe der Molisch'schen Kalimethode erhielt dieser Forscher Ausscheidung von Kristallen, dagegen nicht mit verdünnten Säuren und auch nicht mit der Tswett'schen Resorzinlösung. Von Herrn Jacobsen empfing ich eine Kultur von Haematococcus pluvialis auf Agar Agar, wodurch mir die Gelegenheit verschafft wurde, diese merkwürdige Alge zu untersuchen. Die obenerwähnten Resultate von Jacobsen konnte ich bestätigen. Wie auch aus seinen Abbildungen hervorgeht, sehen die Aplanosporen, was ihre Farbe betrifft, sehr verschieden aus;

---

1) W. Zopf, Cohn's Hämatochrom ein Sammelbegriff, l. c. pag. 417.

2) l. c. pag. 24ff.

bei einigen sieht der Inhalt wegen des Chlorophylls grün aus; bei anderen ist der Inhalt nur an der Peripherie grün und im Zentrum rot und bei wieder anderen ist die grüne Farbe des Chlorophylls ganz verdeckt und scheint nur roter Inhalt anwesend zu sein. Der rote Farbstoff ist an flüssiger fettartiger Substanz gebunden oder eigentlich darin aufgelöst. Diese kommt in der Form von Tropfen in dem Inhalt vor.

Wie ich erwarten konnte, führt die Untersuchung der Aplanosporen, welche betreffs der Farbe verschieden aussehen, zu verschiedenen Resultaten. Bei den grünen gelingt es mit dem Molisch'schen Reagens bald Ausscheidung von orangegelben Kristallen zu bekommen; meistens bilden diese gebogene Nadeln, die oft bündelweise vereinigt sind, bisweilen auch orangegelbe Kristallplättchen. Außer diesen Plättchen kommen auch einige kleine, rote, parallelogrammförmige Plättchen vor. Wenn man Schwefelsäure von 66½ oder 76% zufügt, so werden die orangegelben Kristalle blau gefärbt, ohne daß darauf Zusammenfließung zu Kügelchen oder Auflösung stattfindet, was bei Anwendung von 95%-iger Schwefelsäure wohl der Fall ist. Die kleinen, parallelogrammförmigen, roten Kristalle werden durch Schwefelsäure nicht so bald blau gefärbt wie die orangegelben. Um die roten Kristalle blau zu färben, braucht man stärkere Schwefelsäure als für die Blaufärbung der orangegelben. Auch zu Phenolglyzerin verhalten die Kristalle sich verschieden. Die orangegelben lösen sich darin bald auf, während die roten ungelöst zurückbleiben. Die orangegelben verhalten sich deshalb wie Xanthophyllkristalle und die roten wie Carotinkristalle. Als Begleiter des Chlorophylls kommen in den grünen Aplanosporen zwei Carotinoide vor, ein orangegelbes und in geringerer Quantität ein rotes, wie es bei chlorophyllhaltigen Pflanzen und Pflanzenteilen allgemein der Fall ist.

In den mehr oder weniger rotfarbigen Aplanosporen findet man nach der Behandlung mit dem Molisch'schen Reagens rotviolette Kristallaggregate und oft rotviolette, gebogene, bandförmige Kristalle. Die kleinen, parallelogrammförmigen, roten Kristalle lasse ich jetzt weiter außer Betracht. Die Kristallausscheidung geht in den rotfarbigen Aplanosporen nicht so schnell vor sich wie in den grünen. Wünschenswert ist es, daß das Molisch'sche Reagens wenigstens einige Tage einwirkt, um die fettartige Substanz, welche den Farbstoff festhält, zu zersetzen. Bleibt diese Substanz zurück, so wird die weitere Untersuchung dadurch erschwert.

Schwefelsäure von 66½% färbt die rotvioletten Kristalle blau; dieses ist auch mit 76%iger Schwefelsäure der Fall, aber die Einwirkung ist dann mit einer beginnenden Lösung verbunden und bisweilen auch

mit einer dieser vorhergehenden Zusammenfließung. Die umgebende Flüssigkeit färbt sich dabei blau. Aus obigem geht hervor, daß die rotvioletten Kristalle zu Schwefelsäure verschiedener Stärke sich auf etwas andere Weise verhalten wie die orangegelben. In Phenolglyzerin lösen die rotvioletten Kristalle sich schnell auf; das Lösungsmittel färbt sich dabei dunkel rotviolett.

Die Farbe der Kristalle war nicht ausschließlich orangegelb oder rotviolett, sondern oft schwankte sie dazwischen. Niemals beobachtete ich orangegelbe und rotviolette Kristalle in einer Spore nebeneinander. Auf Grund dieser Tatsachen und der Löslichkeit in 76%iger Schwefelsäure vermutete ich, daß die rotvioletten Kristalle aus zwei Carotinoiden bestanden. Ich versuchte durch Lösungsmittel beide zu trennen, was mir gelang. Die Kristalle lösen sich in Azeton und absolutem Alkohol oft ganz auf. Das orangegelbe Carotinoid bleibt gelöst, aber das andere scheidet sich wieder bald in den Sporen aus und bildet zahlreiche violette Plättchen. Den Versuch kann man in einem Probiergläschen und auf dem Objektträger anstellen. Im letzten Fall kann man die Auflösung der Kristalle, die Gelbfärbung der Flüssigkeit in und außer den Sporen und die Ausscheidung der violetten Plättchen unter dem Mikroskop beobachten.

Die obenerwähnten Erscheinungen lassen sich auf die folgende Weise erklären. Das orangegelbe Carotinoid ist in Azeton und absolutem Alkohol löslich; das andere ist so gut wie unlöslich, aber bei Anwesenheit des orangegelben ist es leichter löslich. In den Sporen entsteht eine Lösung beider Carotinoide, welche bald verdünnt wird. Demzufolge scheidet das in Azeton und Alkohol unlösliche Carotinoid sich aus. Eine Beobachtung von Zopf[1]) verstärkt diese Vermutung. Als dieser Forscher der wässerigen Lösung der Verseifungsprodukte mit Petroläther das gelbe Carotinoid entzog, schied das andere sich unter dem Petroläther aus.

Die violetten Plättchen zeigten keine bestimmte Form. Zu Reagenzien und Lösungsmitteln verhalten sie sich auf die folgende Weise: Durch Schwefelsäure von 66½% wird ihre Farbe gar nicht oder nur wenig modifiziert, aber 76%ige Schwefelsäure färbt die Kristalle bald blau und löst sie schnell auf. Zinkchlorid- und Antimonchlorürlösung bewirken Blaufärbung der Plättchen; gewöhnlich zerfließen diese zu blauen Kügelchen und schließlich lösen sie sich auf. Die Lösungen zeigen eine blaue oder blauviolette Farbe. Bromwasser ruft eine schnell ver-

1) l. c. pag. 419.

schwindende blaugrüne Farbe hervor. In Phenolglyzerin lösen die Plättchen sich; das Lösungsmittel färbt sich dabei stark rotviolett.

Vergleicht man die violetten Plättchen aus Alkohol oder Azeton mit den rotvioletten und orangegelben Kristallen, die während der Einwirkung des Molisch'schen Reagenzes in roten und grünen Aplanosporen entstehen, so zeigt es sich, daß die Eigenschaften der rotvioletten Kristalle die Mitte halten zwischen denen der orangegelben und violetten, was mich in der Vermutung, daß in den rotvioletten zwei Carotinoide vorkommen, bestärkt.

Ich bemerke, daß nach Zopf[1]) das violettrote oder blutrote Carotinoid mit Kaliumhydroxyd eine Verbindung eingeht. Auf Grund dieser Ansicht würde man annehmen müssen, daß die rotvioletten Kristalle, welche sich aus dem Molisch'schen Reagens ausscheiden, die Kaliumverbindung des Carotinoids enthalten und die Kristalle, welche sich aus Azeton oder Alkohol ausscheiden, aus genannter Kaliumverbindung bestehen. Bei der mikroskopischen Untersuchung habe ich aber dafür keine Anhaltspunkte gefunden. Ließ ich die violetten Plättchen aus Azeton oder Alkohol während 24 Stunden bei gewöhnlicher Temperatur in verdünnter Schwefelsäure verweilen, so hatten sie sich nicht verändert und ihre Löslichkeit in verschiedenen Lösungsmitteln war noch dieselbe. Wie dem auch sei, hierin stimmen die Resultate von Zopf und die meinigen miteinander überein, daß bei Haematococcus pluvialis mehr als ein Carotinoid vorkommt, nach Zopf nämlich zwei, während es mir gelang, drei in den Zellen auskristallisieren zu lassen und jedes von den beiden anderen zu trennen.

Schließlich mache ich ein paar Bemerkungen zu der Kultivierung von Haematococcus pluvialis in verschiedenen Lösungen und zu der Untersuchungsmethode. Ich kultivierte die Alge in zwei verschiedenen Lösungen, nämlich in: KNO_3 0,01, $(NH_4)_2HPO_4$ 0,01, $MgCl_2$ 0,01, Na_2SO_4 mit Kristallwasser 0,01, H_2O 100 und NH_4NO_3 0,02, K_2HPO_4 0,02, $MgSO_4$ 0,02, H_2O 100[2]). In ersterer Lösung erhielten die meisten Aplanosporen einen grünen Inhalt, in letzterer einen roten, wodurch die Untersuchung erleichtert wurde. Bei der Übertragung von Haematococcus aus der einen Flüssigkeit in die andere und beim Auswaschen der Alge, wendete ich Zentrifugieren an. Das Untersuchungsmaterial setzt sich und die Flüssigkeit kann abgegossen werden.

---

1) l. c. pag. 419.
2) H. C. Jacobson, l. c. pag. 8.

Fungi.

Wie früher erwähnt, hat Zopf[1]) schon bei mehreren Fungi Carotinoide gefunden. Selbst untersuchte ich 34 Fungi. Es zeigte sich dabei, daß in ungefähr 10 derselben größere oder kleinere Quantitäten von Carotinoiden vorkommen. Wenn man berücksichtigt, daß ich nur farbige Fungi untersuchte, besonders gelbe, orangene und rote, so geht daraus hervor, daß Carotinoide verhältnismäßig selten bei Fungi vorkommen.

Bei Calocera viscosa erhielt ich mit dem Molisch'schen Reagens zwischen den Hyphen eine reichliche Ausscheidung von lebhaft orangenen (Kl. et V. 61) Kristallen, welche stäbchenförmig waren und oft Aggregate bildeten. Diese Kristalle zeigten mit Schwefelsäure, Salpetersäure, Bromwasser, Jodjodkaliumlösung, Antimonchlorür- und Zinkchloridlösung die für die Carotinoide charakteristischen Reaktionen. Schwefelsäure von 66½% färbte die Kristalle allmählich blau; 76%ige Schwefelsäure bewirkte sofort Blaufärbung; 85½%ige Blaufärbung, Zusammenfließung und Auflösung und 95%ige Blaufärbung und schnelle Auflösung. In Phenolglyzerin lösen die Kristalle sich allmählich. Bei Calocera cornea und Calocera palmata schieden sich während der Einwirkung des Molisch-schen Reagenzes ähnliche Kristalle aus.

Bei Dacryomyces stillatus scheiden sich während der Einwirkung des Molisch'schen Reagenzes einzelne Kristalle und Kristallaggregate aus, welche den bei Calocera gefundenen völlig ähnlich sind und sich zu Reagenzien und Phenolglyzerin auf ähnliche Weise verhalten. Außer diesen Kristallen fand ich rötliche (22), die eine andere Form hatten und durch Schwefelsäure etwas schneller blau gefärbt wurden. Auch beobachtete ich noch orangegelbe (126) Aggregate. Bei Dacryomyces stillatus kommen deshalb mehrere Carotinoide vor.

Bei Monilia sitophila, Nectria cinnabarina und Torula rubra gelang es mit Hilfe des Molisch'schen Reagenzes rote Kristalle auszuscheiden und bei Aspergillus giganteus und Mucor flavus erhielt ich damit eine orangegelbe Ausscheidung. Auch in diesen fünf Fällen erhielt ich mit Reagenzien die in dieser Abhandlung besprochenen Carotinoidreaktionen.

Bei Sphaerostilbe coccophila, die eine orangerote (81) Farbe hat, kommen im Zellinhalt rotfarbige fettähnliche Kügelchen vor. Während der Einwirkung des Molisch'schen Reagenzes scheiden sich zwischen den Hyphen sehr viele violettrote (576) Kristalle ab, nämlich Plättchen und gebogene Nadeln, als einzelne Kristalle und in Aggregaten. Mit

---

1) Zur Kenntnis der Färbungsursachen niederer Organismen, l. c.

76%iger Schwefelsäure tritt Blaufärbung ein; mit stärkerer Schwefelsäure auch Zerfließung und Auflösung. Mit Salpetersäure, Bromwasser, Jodjodkaliumlösung, Antimonchlorür- und Zinkchloridlösung erhält man die beschriebenen Carotinoidreaktionen. In Phenolglyzerin findet sofort Auflösung statt. In dieser Hinsicht ist das bei Sphaerostilbe gefundene Carotinoid von anderen Carotinoiden, welche auch zu den rotfarbigen gehören, verschieden.

Schließlich bemerke ich, daß es möglich ist, daß einige der untersuchten Fungi, bei denen die Untersuchung zu einem negativen Resultate führte, doch in geringer Masse Carotinoid enthalten, denn in ein paar Fällen, nämlich bei Discomyces Eppingeri und Torula cinnabarina erhielt ich z. B. mit Antimonchlorürlösung Blaufärbung, obschon es nicht gelungen war, Kristalle auszuscheiden.

Zusammenfassung der Resultate.

Für die Ausscheidung von Carotinoiden in Kristallform in der Pflanze sind verschiedene Methoden empfohlen worden. Die Kalimethode von Molisch mit einer Lösung von Kaliumhydroxyd in verdünntem Alkohol (20 Gewichtsprozent KOH und 40 Volumenprozent Alkohol) ist die wichtigste. Sie läßt den Forscher fast niemals im Stiche. Ist das der Fall, so kann man versuchen die Einwirkung des Molisch'schen Reagenzes durch Erwärmung bis auf 70—80° C zu befördern. Diese Modifikation führt in mehreren Fällen, in welchen die Kalimethode bei der gewöhnlichen Temperatur versagt oder sehr viel Zeit erfordert, zu guten Resultaten.

Bei der Untersuchung nach der Lokalisation muß man berücksichtigen, daß die Körper, welche die Carotinoide enthalten, wie die Plastide und der Augenfleck bei Euglena, durch das Molisch'sche Reagens destruiert werden und daß die Carotinoide sich nicht immer in den Zellen ausscheiden, in welchen sie sich in der lebenden Pflanze befinden, sondern bisweilen wandern. Darum muß man in diesem Falle die Reagenzien, welche Färbungen hervorrufen, wie Schwefelsäure, Antimonchlorürlösung usw. direkt einwirken lassen. Die Plastide und der Augenfleck bei Euglena werden dann lebhaft blau gefärbt.

Die Säurenmethode, mit welcher man Ausscheidung der Carotinoide in Kristallform durch verdünnte Säuren beabsichtigt, steht der Kalimethode bei weitem nach. Mit der von Tammes empfohlenen Fluorwasserstoffsäure erhielt ich keine besseren Resultate als mit anderen Säuren. Besonders die gelben und orangegelben Carotinoide kristalli-

sieren nicht aus. Die Einwirkung der Säuren ist oft mit einer Zersetzung verbunden. Auch Molisch[1]) urteilt ungünstig über die Säurenmethode.

Mehr Aufmerksamkeit verdienen die Resorzinmethode von Tswett mit konzentrierter wässeriger Resorzinlösung und meine Phenolmethode mit konzentrierten Phenollösungen. Letztere kann man nur brauchen für die Ausscheidung von Carotinoiden, welche mit dem Carotin Ähnlichkeit haben, weil Xanthophyll und verwandte Carotinoide in Phenol sehr löslich sind und deshalb nicht auskristallisieren können. In einigen Fällen wandte ich mit Erfolg Erwärmung in einer 10%igen Lösung von Kaliumhydroxyd in Glyzerin an. Vielleicht kann man auch Pyridin und noch andere Stoffe für die Ausscheidung der Carotinoide in Kristallform benutzen. Die letztgenannten Methoden sind nur in wenigen Fällen geprüft worden und deshalb kann man noch nicht genau über ihren Wert urteilen.

Was die verschiedenen Carotinoideraktionen betrifft, bemerke ich zunächst, daß die Behauptung von Tammes, daß die Schwefelsäurereaktion durch sehr geringe Quantitäten Wasser verhindert wird, nicht richtig ist. Die besten Resultate erhält man gerade mit Schwefelsäure, welche ein wenig Wasser hinzugefügt ist. Empfehlenswert ist es bei der Untersuchung Schwefelsäure verschiedener Stärke zu benutzen, z. B. von 66½, 76, 85½ und 95%. Mit Schwefelsäure genügender Stärke färben sich alle untersuchten Carotinoidkristalle blau. Durch Salpetersäure und Bromwasser werden sie vorübergehend blau gefärbt. Mit Jodjodkaliumlösung nehmen sie in den meisten Fällen sofort oder nach einiger Zeit eine grünliche Farbe an. In einigen Fällen aber behalten sie in Jodjodkaliumlösung ihre ursprüngliche Farbe bei.

Neue Carotinoidreagenzien sind gesättigte Lösungen von Antimonchlorür und Zinkchlorid in 25%iger Salzsäure und eine gesättigte Lösung von kristallwasserfreiem Aluminiumchlorid in 38%iger Salzsäure. Mit der Antimonchlorürlösung erhält man stets bei der gewöhnlichen Temperatur eine dunkelblaue Farbe; mit der Zinkchloridlösung ist das meistens auch der Fall. Wenn die Blaufärbung nicht eintritt, muß man, um sie hervorzurufen, die Präparate auf dem Objektträger schwach erwärmen. Mit der Aluminiumchloridlösung kann man auch eine schöne Blaufärbung bekommen, wenn man durch schwache Erwärmung auf dem Objektträger die Einwirkung befördert.

Zu Lösungsmitteln, nämlich zu Alkohol, Azeton, Chloralhydratlösung (70%ige), alkoholischer Seifenlösung und konzentrierten Phenol-

---

1) Mikrochemie der Pflanze, pag. 227.

lösungen verhalten die Carotinoide sich verschieden. Verflüssigtes Phenol (10 Gewichtsteile Phenol und ein Gewichtsteil Wasser) und Phenol in Glyzerin (drei Gewichtsteile Phenol und ein Gewichtsteil Glyzerin) eignen sich besonders um die Carotinoide zu trennen und voneinander zu unterscheiden. Auch eine wässerige gesättigte Phenollösung (ungefähr 8%ige) kann man benutzen. Einige Kristalle zerfließen sofort, andere überhaupt nicht.

Die Carotinoidkristalle, welche man nach der Methode von Molisch oder auf andere künstliche Weise erhält, und auch die, welche in der lebenden Pflanze vorkommen, unterscheiden sich in der Farbe und in dem Verhalten zu Reagenzien und Lösungsmitteln. Das Verhalten der Carotinoide zu Schwefelsäure verschiedener Stärke, Chlorzinklösung, Jodjodkaliumlösung, Bromwasser, Salpetersäure und besonders zu Phenollösungen ist verschieden. Auf Grund dieser Resultate nehme ich an, daß im Pflanzenreich verschiedene Carotinoide vorkommen. Ihre Anzahl kann man vorläufig noch nicht schätzen.

Bisweilen scheint es, daß dasselbe Carotinoid in verschiedenen Objekten anwesend ist, wie beispielsweise das Lycopin, aber es ist schwer, dieses auf mikrochemischem Wege festzustellen. Durch sorgfältige makrochemische Untersuchungen muß in solchen Fällen der Beweis der Identität geliefert werden. Doch kann die mikroskopische und mikrochemische Untersuchung zur Vermehrung unserer Kenntnis der Carotinoide beitragen, wenn sie auf sorgfältige Weise stattfindet. Wenn die Quantität des Materials für eine makrochemische Untersuchung nicht genügt, ist eine mikrochemische Untersuchung noch ausführbar. Weil diese verhältnismäßig wenig Zeit beansprucht, ist es möglich, eine große Anzahl Objekte zu untersuchen und eine Übersicht über das Vorkommen der Carotinoide im Pflanzenreich zu erhalten. Weiter führt die mikrochemische Untersuchung zu Resultaten, welche die Lokalisation der Carotinoide und die Natur der Plastiden betreffen.

Was das Vorkommen der Carotinoide im Pflanzenreich betrifft, bemerke ich, daß in vielen Fällen nicht ein Carotinoid anwesend ist, sondern zwei und bisweilen noch mehr. In den untersuchten chlorophyllhaltigen Objekten, in 17 Blättern, 1 Blumenkelch und 16 Algen fand ich immer zwei Carotinoide, ein rotes oder orangerotes und ein gelbes oder orangegelbes. Bei Haematococcus pluvialis fand ich außerdem noch ein drittes Carotinoid. Von den 40 Blüten, welche ich untersuchte, konnte ich bei den folgenden 14 zwei Carotinoide nachweisen: Asclepias curassavica, Calceolaria rugosa, Cucurbita melanosperma, Erysimum Perofskianum, Eranthis hyemalis, Ferula sp., Hemerocallis Midden-

dorffii, Isatis tinctoria, Narcissus Pseudonarcissus, Narcissus poeticus, Nuphar luteum, Thermopsis lanceolata, Trollius caucasicus und Tulipa hortensis und bei einer, Dendrobium thyrsiflorum, drei Carotinoide. Von den 11 untersuchten Früchten fand ich bei vier zwei Carotinoide, nämlich bei Aglaonema commutatum, Rosa rugosa, Solanum Dulcamara und Solanum Lycopersicum und bei vier drei Carotinoide, bei Capsicum annuum, Sorbus Aria, Sorbus aucuparia und Tamus communis. In dem Arillus von Evonymus latifolius fand ich zwei und in der Wurzel von Daucus Carota[1]) ein Carotinoid. Bei 10 der 34 Fungi, welche ich untersuchte, konnte ich Carotinoid nachweisen. Bei einem, Dacryomyces stillatus, war mehr als ein Carotinoid nachweisbar.

In Verbindung mit der obigen Angabe bemerke ich, daß es möglich ist, daß bei einer wiederholten mikrochemischen Untersuchung mit verfeinerten Methoden es sich zeigen wird, daß noch mehr Carotinoide anwesend sind, als es bis jetzt mit Sicherheit nachgewiesen werden konnte.

Auch muß man berücksichtigen, daß andere Methoden vielleicht zur Entdeckung mehrerer Carotinoide führen könnten als es bei mikrochemischer Untersuchung möglich ist. In Zusammenhang hiermit weise ich auf die Resultate hin, welche Tswett[2]) auf dem Wege der chromatographischen Adsorptionsanalyse erhielt. Tswett konnte nämlich vier Xanthophylle unterscheiden und er hält auf Grund dieser Beobachtung das Xanthophyll von Willstätter und Mieg für ein isomorphes Gemisch von zwei oder drei Xanthophyllen. Willstätter und Stoll[3]) bemerken dazu, daß die Möglichkeit, daß die Kristalle des Xanthophylls des Chloroplasten aus sehr ähnlichen isomorphen und isomeren Körpern bestehen, für deren Trennung man noch keine präparativen Methoden hat, nicht ausgeschlossen ist.

Von mehreren Pflanzen untersuchte ich sowohl die Blüten wie die Blätter, um zu wissen, ob bei einer Pflanze die Carotinoide in beiden Ob-

---

1) Euler und Nordenson fanden bei einer makrochemischen Untersuchung in der Wurzel von Daucus Carota neben dem Carotin auch etwas Xanthophyll, was vielleicht mit der Tatsache zusammenhängt, daß der obere Teil der Wurzel gewöhnlich etwas chlorophyllhaltig ist (Hans Euler und Ebba Nordenson, Zur Kenntnis des Möhrencarotens und seiner Begleitsubstanzen. Hoppe-Seyler's Zeitschr. f. physiol. Chemie 1908, Bd. LVI, pag. 227.)

2) M. Tswett, Physik.-chem. Studien über das Chlorophyll. Die Adsorptionen, l. c. pag. 320. Adsorptionsanalyse und chromatographische Methode usw., l. c. pag. 388. L'état actuel de nos connaissances sur la chimie de la chlorophylle, 1912, pag. 24. Les Chromophylles dans les Mondes Végétal et Animal, 1910 (Russisch).

3) R. Willstätter und A. Stoll, Untersuchungen über Chlorophyll usw. 1913, pag. 234.

jekten eine gewisse Übereinstimmung zeigten. Dies war aber nicht der Fall. Vielmehr stimmen die Carotinoide der Blätter verschiedener Pflanzen miteinander überein, insofern ein rötliches und ein gelbliches Carotinoid immer nebeneinander in den Blättern vorkommt.

Bei meinen mikroskopischen und mikrochemischen Untersuchungen bin ich zu ganz anderen Resultaten gelangt als Tammes und Kohl. Ihr Schluß, daß im Pflanzenreich nur ein Carotinoid (Carotin) vorkommt, ist auch das Resultat mikroskopischer und mikrochemischer Untersuchungen, aber derselbe stützt sich nicht auf zutreffende Gründe. Tswett[1]) und Willstätter[2]) haben auch schon darauf hingewiesen. Die letzten Resultate der makrochemischen Untersuchung haben den Beweis geliefert, daß im Pflanzenreich verschiedene Carotinoide vorkommen. Willstätter und seine Schüler isolierten nämlich aus vier Objekten vier verschiedene Carotinoide. Meine mikrochemischen Untersuchungen haben deshalb zu Resultaten geführt, welche mit denen der makrochemischen Untersuchung in Übereinstimmung stehen.

---

1) l. c.

2) Richard Willstätter und Walter Mieg, l. c.

Groningen, März 1914.

Experimentell-morphologische Beobachtungen.

Von Henrik Lundegårdh.

(Mit 14 Abbildungen im Text.)

1. Die Polarität bei Coleus Hybridus.

In einer vorhergehenden Arbeit habe ich die Polaritätserscheinungen bei der in der Überschrift genannten Pflanze diskutiert[1]). Ich hatte auch Versuche angestellt, die aber keine echte Umkehrung der Polarität bewiesen. Jetzt kann ich einige Ergebnisse mitteilen, die sich auf diese Fragen beziehen.

Ich pflanzte im August 1913 eine Anzahl Stecklinge umgekehrt in Erde ein. Die Pflanzen gedeihen in ihrer umgekehrten Lage erst wenn man schon vorher Wurzelbildung an den jüngeren Internodien hervorgerufen hat, und diese erzielt man nur an umgebogenen Sproßenden, denn gerade Sprosse, mit der Spitze in Wasser oder Erde gesteckt, bringen hier keine Wurzeln hervor (vgl. hierüber meine eben zitierte Abhandlung).

Die vorher an den oberen Internodien bewurzelten, umgekehrt eingepflanzten Stecklinge gediehen meistens gut. Die ursprünglichen Blätter fielen an den basalen Teilen allmählich ab, die Achselsprosse entwickelten sich aber und bogen sich nach einiger Zeit nach oben (siehe Fig. 1). Die unteren Sprosse werden, wie man aus der Fig. 1 sieht, kräftiger als die oberen; also umgekehrt wie in normalen Fällen, wo die Sprosse um so kleiner werden, je näher sie der Spitze stehen.

Hier liegt also eine Art Reversion vor, die aber darauf zurückgeführt werden könnte, daß die Stärke des inneren Nahrungsstromes der Länge der durchgelaufenen Strecke umgekehrt proportional war. Unser Versuch lehrt, daß das Verhältnis, daß die morphologisch unteren (erdständigen) Sprosse kräftiger wie die oberen (luftständigen) sind, nicht nur darauf beruht, daß die ersteren ontogenetisch älter sind und folglich einen Vorsprung haben, sondern daß auch andere physikalische Verhältnisse mit hineinspielen. Denn sonst wäre es nicht zu verstehen, warum an der umgekehrt eingepflanzten Sproßachse die erdständigen,

1) H. Lundegårdh, Experimentelle Untersuchungen über die Wurzelbildung an oberirdischen Stammteilen von Coleus hybridus. Arch. f. Entwicklungsmech. 1913, Bd. XXXVII, pag. 566.

folglich hier ontogenetisch jüngeren Sprosse, kräftiger wie die luftständigen, aber hier älteren Seitensprosse, werden.

Es liegt hier offenbar eine umgekehrte Induktion seitens der Schwerkraft vor. Man kann sich die Sache in einfacher Weise so vorstellen, daß die „Säfte", d. h. die inneren Nahrungsströme von der Schwere beeinflußt werden, so daß der Kreislauf mit der Länge der in vertikaler Richtung durchgelaufenen Strecke schwächer wird. An diesen inneren

Fig. 1.

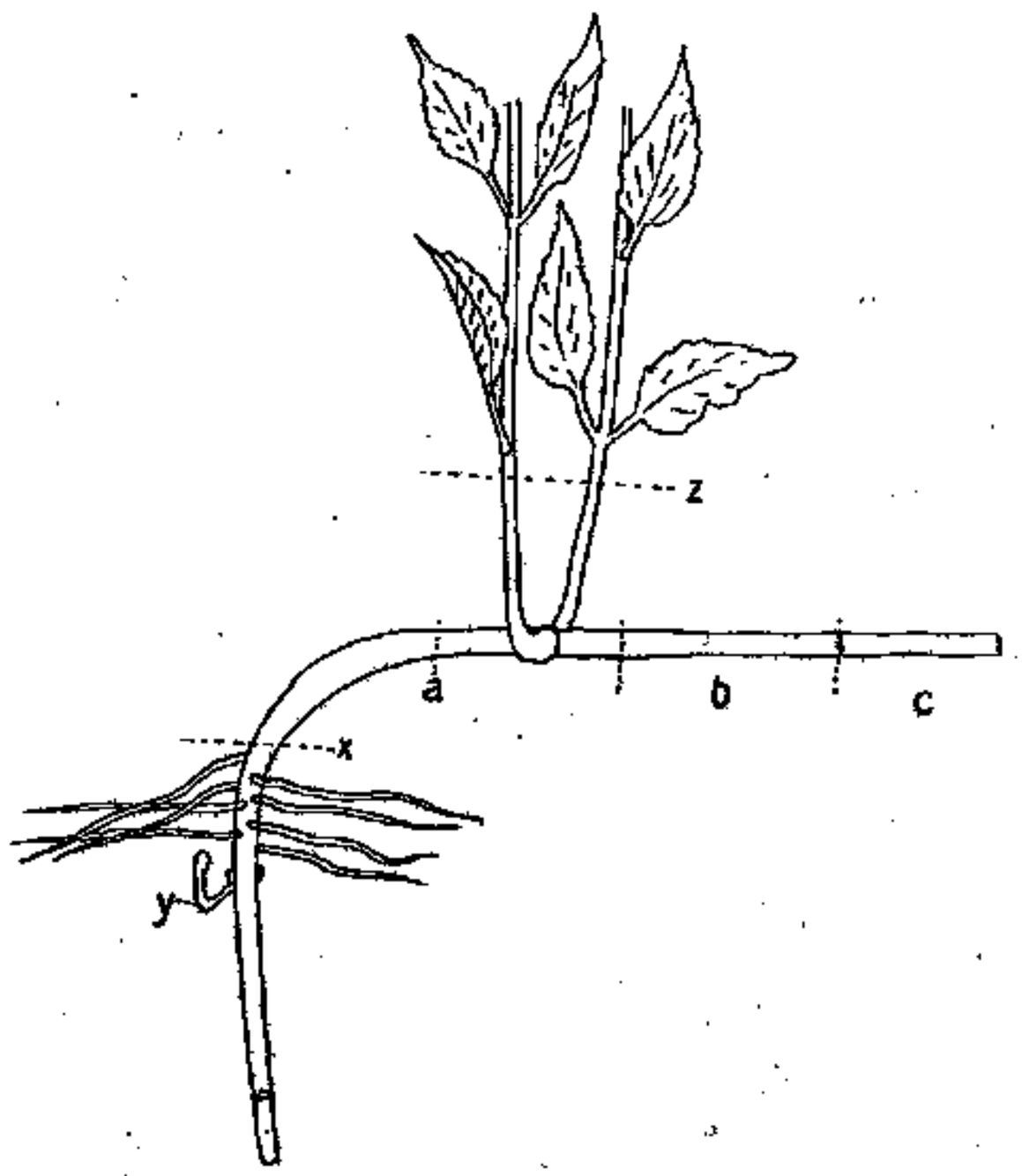


Fig. 2.

Fig. 1. Steckling von Coleus hybridus, umgekehrt in Erde eingepflanzt. Die Größe der Seitensprosse nimmt von unten nach oben ab. An dem untersten Seitensproß sind die beiden ersten Blattwirtel dreizählig, während in normalen Fällen die Blätter dekussiert sitzen.

Fig. 2. Umgekehrt eingepflanzter Steckling von Coleus. Schematisiert. Weitere Erklärung im Text.

Saftstrom nimmt offenbar das von den Wurzeln aufgenommene Wasser (nebst den Salzen) einen bedeutenden Anteil, denn diese Stoffe sind die wesentlichen Bestandteile des aufsteigenden Saftstromes. Aber es wäre nicht undenkbar, daß auch andere wichtige Stoffe in den Wurzeln zubereitet würden. Man weiß ja, welch eine große Rolle die Korrelationen spielen.

Diese durch unseren geschilderten Umkehrungsversuch bewiesene Schwerkraftwirkung auf die Saftströme im Inneren der Pflanze, darf

nicht mit der schon früher bekannten Schwerkraftinduktion bei der Sproßbildung und Wurzelbildung (daß nämlich neue Sprosse auf den oberen Teilen, neue Wurzeln auf den unteren Teilen eines Sproßstückes angelegt werden) verwechselt werden. Denn diese Induktion ist sicher von speziellerer Art wie die oben erwähnte, und kann sich übrigens in entgegengesetzter Weise wie diese äußern.

Die Schwäche der (physikalisch) oberen Sprosse an den umgekehrt eingepflanzten Exemplaren von Coleus kann soweit gehen, daß sie beinahe verkümmern, so daß nur ein erdständiger Sproß, alle Nahrung an sich raffend, kräftig emporschiebt. Dabei gehen die außer Funktion gesetzten Internodien allmählich ein, sie welken und vertrocknen. Dies ist immer der Fall mit dem obersten, blind endigenden Internodium (Fig. 1). In den ersten Wochen bilden sich hier kleine Wurzelanlagen, die auch zu kurzen Wurzeln auswachsen können (vgl. Fig. 40 in meiner zitierten Abhandlung, Fig. 1 hier).

Die „umgekehrten" Pflanzen gedeihen — wie man sieht — gut, und die Säfte bewegen sich ohne größere Schwierigkeiten in den umgekehrten Richtungen. Derartige Fälle sind betreffs holziger Pflanzen seit langem bekannt. Ich verweise auf die Literaturzusammenstellung bei Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich, Bd. I, 1878. — Liegt hier auch eine echte Umkehrung der Polarität vor?

In meiner erwähnten Abhandlung habe ich zwischen „innerer Disposition" und „echter Polarität" eines Sprosses unterschieden. Die „innere Disposition" läßt sich weitgehend beeinflussen. Es gelingt sehr leicht, Wurzelbildung an der Spitze, statt an der Basis hervorzurufen. Derartige Dispositionsveränderungen sind aber temporär: Sie können rückgängig gemacht und wieder in anderer Weise verändert werden.

Die echte Polarität ist aber viel schwieriger umzukehren. Sie ist nämlich ontogenetisch erworben und folglich an der speziellen Struktur der Pflanze (wahrscheinlich der leitenden Gewebe) gebunden.

Auch bei den geschilderten Pflanzen könnte es sich nur um (temporäre) Dispositionsänderungen handeln. Eine echte Umkehrung der Polarität wäre erst bewiesen, wenn der Achselsproß einer dergleichen Pflanze bei Regeneration Sprosse an der früheren Basis, Wurzeln an der früheren Spitze lieber als umgekehrt und normal bildete. Ich habe einige meiner Pflanzen auf ihre Wurzelbildung hin untersucht.

Ein Sproß wurde am 28. Juli 1913 invers gestellt. Es entwickelten sich zwei kräftige Seitensprosse auf derselben Höhe und die ursprüngliche Sproßachse bog horizontal um (siehe Fig. 2). Am 24. September wurde die Pflanze aus der Erde genommen; Wurzeln waren dann nur an der

Strecke x—y (siehe Fig. 2) vorhanden, also auf dem dritten Internodium von der Spitze (x bezeichnet die Grenze zwischen Erde und Luft). Dann wurde der Stengel bei x abgeschnitten und das untere Ende a—x des oberirdischen Teils in Wasser gesetzt. Dabei behielt der die beiden Seitensprosse tragende Teil seine horizontale Lage und befand sich folglich in geringer Entfernung von der Wasserfläche.

Fig. 3. Ursprünglich umgekehrt gewachsner Steckling, jetzt abgeschnitten und mit dem unteren (Spitzen-)Teil in Wasser gesetzt. Wurzeln sind hier gebildet worden, doch erst nachdem solche an dem oberen (basalen) Internodium hervorgekommen waren.

Nach 3 Wochen hatten sich sieben Wurzeln und zahlreiche Wurzelanlagen auf der Strecke b gebildet, dagegen keine auf der Strecke x—y. Das Stück c war trocken und tot.

Wir sehen folglich, daß die Polarität nicht umgekehrt war. Denn die ursprüngliche Neigung, Wurzeln an basalen Teilen früher als an den apikalen Teilen zu bilden, war noch ungeschwächt da. Und dieses, obwohl der Stengel für die Wasseraufnahme auf eben die Strecke x—a hingewiesen war; wenn diese aus dem Wasser gehoben wurde, trat nämlich Welken ein.

Ein anderer Versuch ist in Fig. 3 abgebildet. Auch hier handelt es sich um einen invers eingepflanzten (in diesem Falle vertikalgerichteten) Stengel mit zwei kräftigen Seitensprossen, der bei Erdhöhe abgeschnitten und mit seinem unteren Teil in Wasser gesetzt wurde. Anfangs bildeten sich, wie im vorigen Versuch, eine Anzahl Wurzeln auf dem oberen, ursprünglich basalen Stück. Diese konnten doch nicht in der Luft hinreichend lang werden, um das Wasser zu erreichen, sondern welkten

(vgl. Fig. 3). Das funktionslos gewordene Stengelstück ging auch allmählich ein. Erst nachdem die basalen Wurzeln gewelkt waren, kamen solche an dem unteren, im Wasser stehenden, ursprünglich apikalen Stengelstück hervor. Also keine echte Umkehrung der Polarität.

Das Dickenwachstum des invers gestellten Stengels meiner Versuchspflanzen schien eingestellt zu sein. Die Seitensprosse tragenden Knoten schwollen dagegen mächtig an.

Wenn kleine Seitensprosse an dem in der Erde eingegrabenen apikalen Stück vorhanden sind, geschieht manchmal eine Entwicklung derselben. Sie wachsen über die Erdfläche empor und wetteifern mit denjenigen Sprossen, die ihre Nahrung durch das invers gestellte Stengelstück beziehen müssen. In Fig. 4 sind die unteren Teile eines solchen Sproßsystems abgebildet. Der vertikale Seitensproß rechts ist der neu herangewachsene. Man sieht aus der Figur auch, daß die meisten Wurzeln dicht hinter diesem Sproß stehen. Dies ist wahrscheinlich eine Äußerung der normalen Polarität. Aus meiner vorigen Abhandlung ging hervor, daß bei komplizierten Sproß- und Umbiegungsverhältnissen die Hauptachse sich in mehrere Lebenseinheiten aufspaltet, die die normalen Lageverhältnisse von Sprossen und Wurzeln aufweisen.

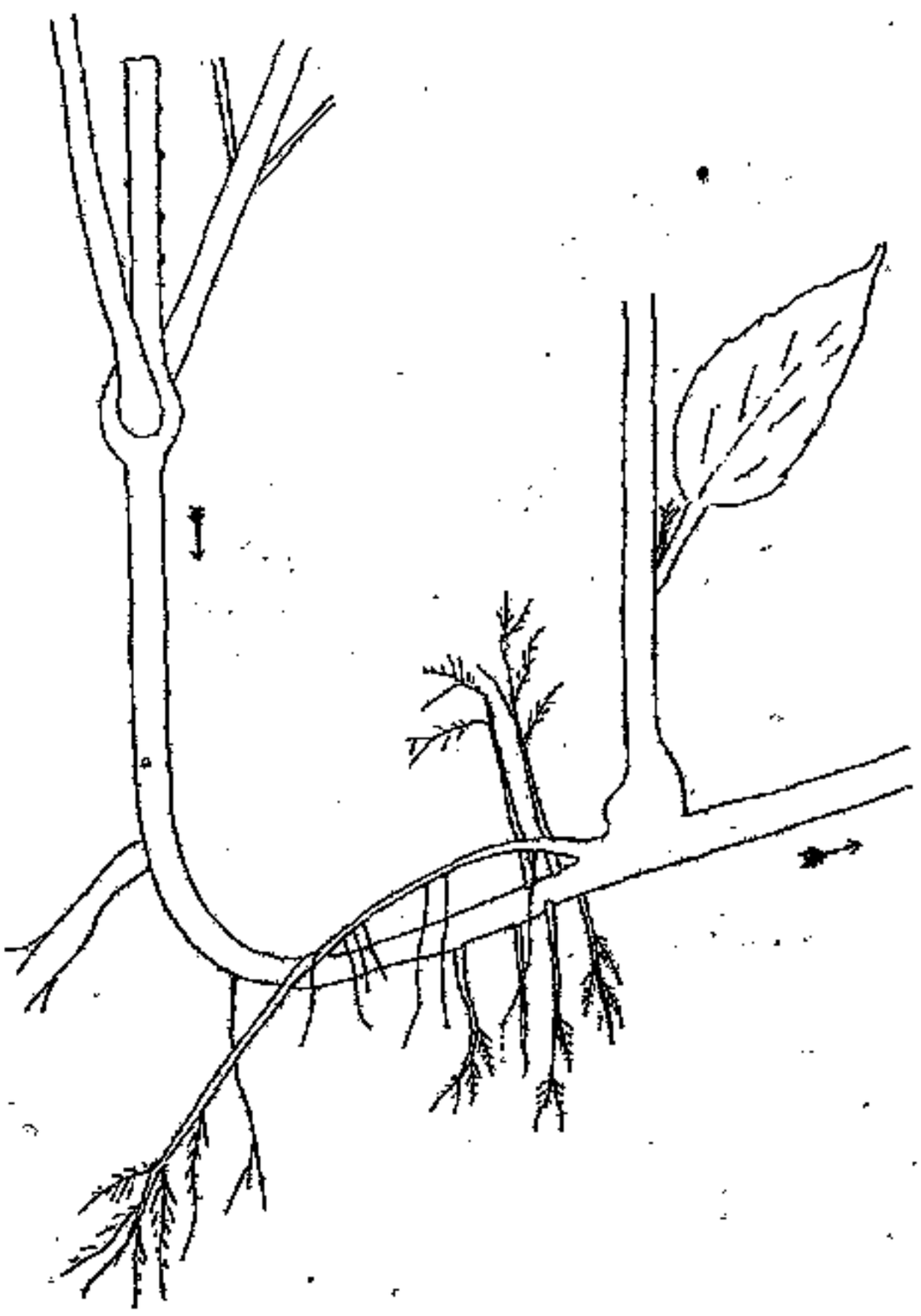


Fig. 4. Unterer Teil eines umgekehrt eingepflanzten Stecklings. Links ist der Basalteil mit zwei Seitensprossen. Rechts ein nachher entwickelter Sproß, der fast so kräftig wie die anderen wurde. Über die Verteilung der Wurzeln vgl. den Text.

In dem in Fig. 4 dargestellten Fall befindet sich die „neutrale Zone", der „Nodus", offenbar bei der Umbiegungsstelle der Hauptachse. Das System rechts vom Nodus ist, wie erwähnt, normal, die Wurzeln stehen basal, der Sproß apikal (vgl. die Pfeile).

Das links vom Nodus befindliche System ist invers. Doch wurde seitens der Pflanze eine Umkehrung zu normalen Verhältnissen versucht,

wie man aus den kleinen Wurzelhöckern auf dem obersten (morphologisch untersten) Internodium ersieht.

Meine Versuche zeigen, daß es nicht gelingt, die echte, ontogenetisch erworbene und in der speziellen Struktur befestigte Polarität umzukehren. Außer dieser in der Längsrichtung des Organs bestehenden Polarität, könnte es wohl auch eine Polarität in der Querrichtung geben. Hierüber ist nichts bekannt; meistens manifestiert sich die Symmetrie in der Querrichtung einer Sproßachse (die Blätter sitzen in Quirlen oder Spirale usw.).

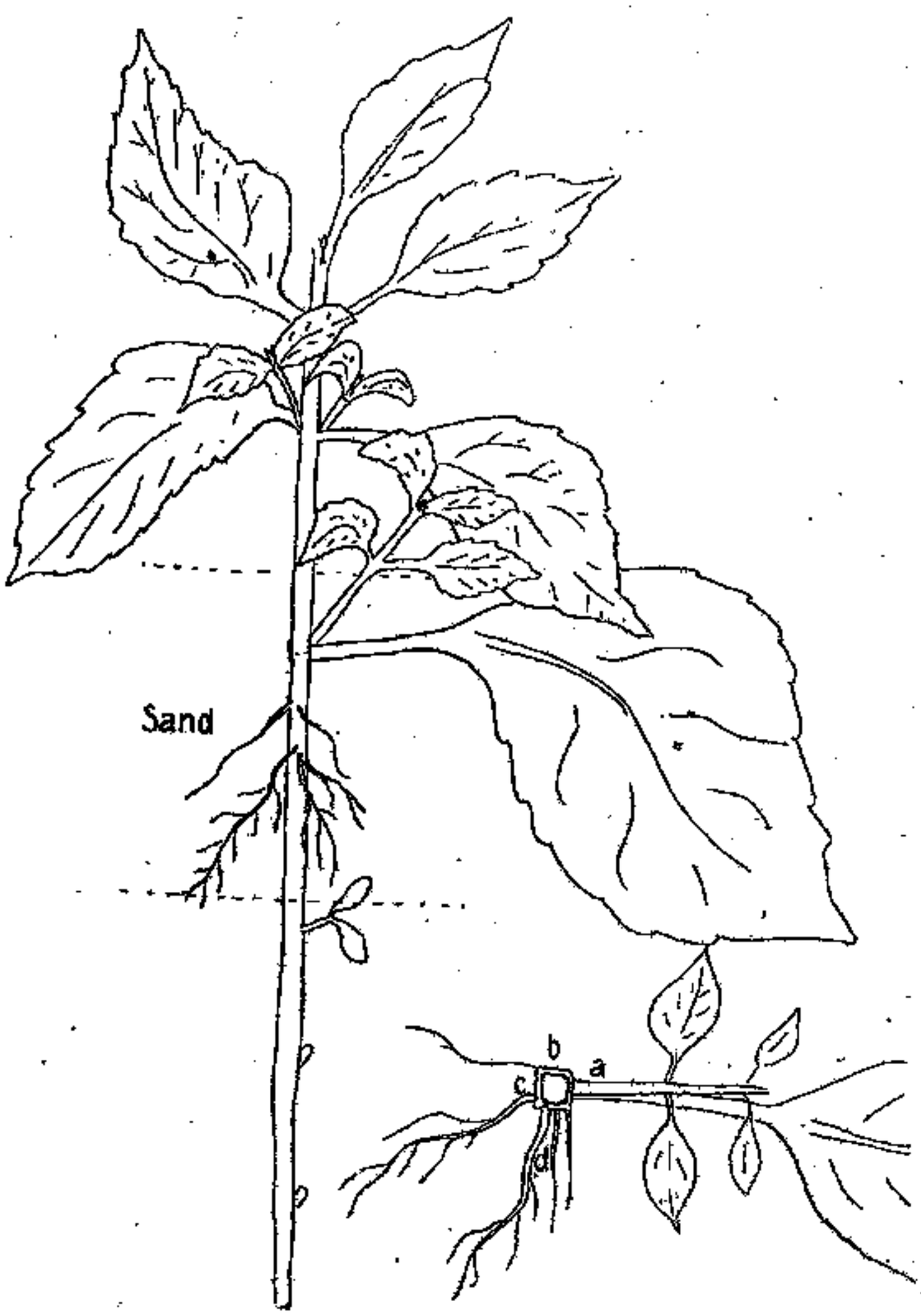


Fig. 5. Versuch über die Induktion von Polarität in der Querrichtung eines Sprosses von Coleus. Schematisiert. Links das Mittelstück des Sprosses von oben gesehen.

Bei Regeneration werden nun merkwürdige Fälle beobachtet, die anscheinend dafür sprechen, daß in der Querrichtung eines alten Sprosses eine Polarität jedenfalls induziert werden kann. Goebel hat einen derartigen Fall beschrieben[1]). Er legte ein älteres Stammstück von Cordyline terminalis horizontal in feuchten Sand. An der Oberseite der apikalen Ende entwickelte sich ein aufrecht wachsender Seitensproß. An der Unterseite bildeten sich Wurzeln. Der neue Laubsproß — sagt Goebel — bezieht sozusagen ein Stück des alten Sprosses in seine Basis ein. Etwas Ähnliches habe ich bei Coleus beobachtet.

Ein längeres beblättertes Stammstück wurde an der Mitte mit feuchtem Sand umgeben; die beiden Enden ragten frei in der Luft hervor

1) Goebel, Einführung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, 1908, pag. 228.

und das Ganze war in einem Terrarium aufgehängt. Vorher waren an einigen mittleren Internodien die auf der einen Seite stehenden Blätter und Seitensproßanlagen entfernt worden (vgl. Fig. 5). Auf einer Länge von vier bis fünf Internodien waren also Blätter und Seitensproßanlagen nur auf einer (der rechten) Seite vorhanden.

Nach einem Monat oder länger wurde der Sand entfernt. Es waren dann einige kräftige Wurzeln auf dem eingebetteten Internodium vorhanden, außerdem, wie man aus den Polaritätsverhältnissen erwarten konnte, der Seitensproß an dem oberen Knoten des Internodiums ausgetrieben (vgl. Fig. 5).

Die Wurzeln waren aber nicht gleichmäßig verteilt, sondern standen vorwiegend auf der blätterlosen Seite des Stammes (vgl. den Querschnitt in Fig. 5), in folgender Weise:

Kante	*a*	*b*	*c*	*d*
Zahl	1	1	4	4

Die auf Kante *c* und *d* stehenden Wurzeln waren außerdem viel kräftiger wie die anderen.

Hier liegt offenbar eine Art von polarer Induktion vor. Diese Induktion würde unter dem Begriff Morphästhesie (Noll) fallen, denn äußere Ursachen lassen sich hier nicht aufspüren. Kausal ist diese merkwürdige Induktion fast unbegreiflich, denn die Seiten, auf welchen die meisten Wurzeln stehen, sind ja die am schlechtesten ernährten. Die Assimilate müssen sich vorwiegend auf derselben Seite wie den Sproß und das große Blatt bewegen. Als Erklärungsversuch könnte man annehmen, daß die Wurzelbildung anregenden Stoffe (es liegt kein Grund vor, diese hypothetischen Stoffe mit dem „Strom der Assimilate“ zu vermengen) vorwiegend an den Stellen des Stammes ausgebildet werden, die von den grünen Sproßteilen am entferntesten liegen.

In Analogie mit dem zitierten Versuch Goebels und mit unseren früheren Erfahrungen könnte man sagen, daß der neue Seitensproß zusammen mit einem Stück des Hauptstengels ein neues „System“ bildet, in welchem System dann die Wurzeln basal auftreten. Die wirkliche Lage der neuen Wurzeln geht hervor als Resultante zwischen der normalen (ursprünglichen) und neu induzierten Polarität des Internodiums.

2. Die Blattheteromorphie bei Ipomoea Leari.

Ipomoea Leari besitzt einfache, herzförmige Blätter (Primärblätter) (Fig. 6*a*) und dreigeteilte Folgeblätter (Fig. 6*b*), deren drei

Lappen in der vegetativen Region etwas schmätiger sind wie in der Blütenregion (Fig. 6*c*).

Das große Exemplar in unserem Gewächshaus hat keine Primärblätter mehr, doch treten diese unter Umtsänden an bei der Basis hervorsprossenden Ausläufern hervor. Übrigens bestehen keine morphologischen Verschiedenheiten zwischen den Blättern der nicht windenden Ausläufer und denjenigen der hinaufstrebenden Sprosse.

Wenn man einen dergleichen kurzen Ausläufer als Steckling benutzt, treiben die in den Blattachseln stehenden Knospen bald aus. Die von mir untersuchten Ausläufer hatten Blätter vom Typus *b* (siehe Fig. 6). Die Achselsprosse bekamen *a*-Blätter oder aber *b*-Blätter. Wir

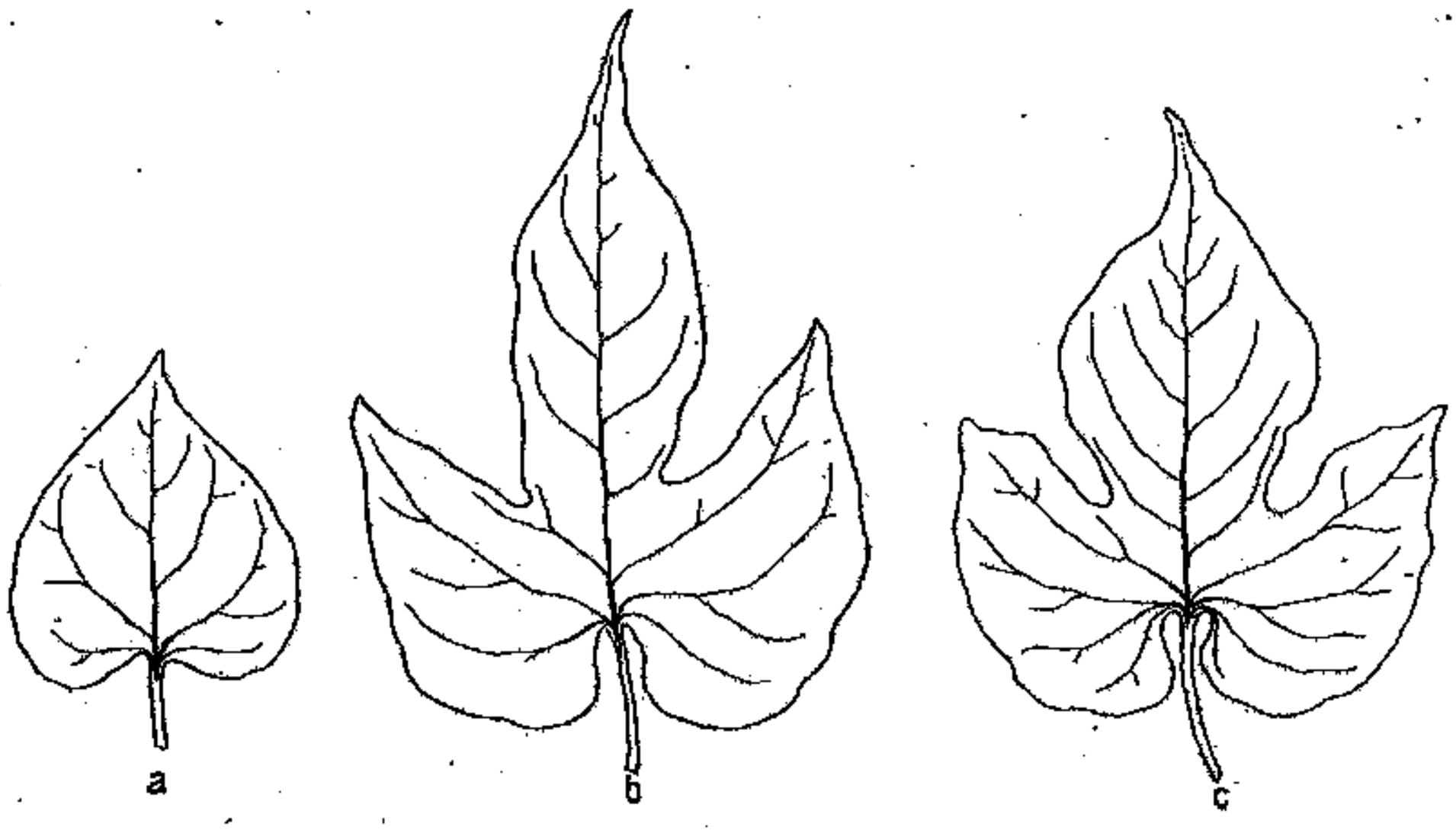


Fig. 6. Die Blattformen von Ipomoea Leari. *a* Primärblatt, *b* Folgeblatt, *c* Folgeblatt in der Blütenregien.

wollen nunmehr die Bedingungen für diese beiden Blattypen untersuchen.

Zuerst sei erwähnt, daß ein Achselsproß mit *a*-Blättern früher oder später zur *b*-Blattbildung schreitet (vgl. Fig. 7). Dabei sind einige Blätter in der Übergangsregion immer Mittelbildungen (*a b*).

Was die ursprünglich vorhandenen Achselsprosse anbelangt, so haben sie, wenn sie zum Austreiben gebracht werden, im allgemeinen recht große Neigung, *b*-Blätter zu bilden. In der Regel gehen sie nach der Hervorbringung von einigen *a*-Blättern allmählich zur Bildung der typischen Folgeblätter über. Dieser allmähliche Übergang mit Mittelbildungen (Blätter mit Ansatz zur Lappenbildung auf der einen Seite usw.) ist ein Zeichen dafür, daß der Wechsel aus inneren Gründen erfolgt.

Wenn man die (ausgetriebenen) Achselsprosse „erster Ordnung" wegschneidet, zeigen sie bald neue, von „zweiter Ordnung". Ob diese schon angelegt waren oder ganz neugeboren sind, kann ich nicht sagen. An diesen Seitensprossen zweiter Ordnung ist die Neigung zur Bildung von *a*-Blättern viel größer wie an den ursprünglichen Knospen. Erst nach einer ganzen Reihe von *a*-Blättern werden Folgeblätter gebildet.

In Anlehnung an die Betrachtungsart Goebel's (Exper. Morph.; Organogr. u. a.) kann man sich dieses Verhalten so vorstellen, daß die Seitenknospen erster Ordnung schon am Mutterindividuum angelegt waren, folglich unter besonders günstigen inneren Ernährungsbedingungen. Die am Vegetationspunkt vorhandenen Anlagen sind daher größtenteils schon zu Folgeblättern prädestiniert. Die Erfahrung hat ja gelehrt, daß Folgeblätter etwas mit „vorzüglicher Nahrung", „vorgeschrittener ontogenetischer Entwicklung" zu tun haben. Die regenerativen Seitenknospen zweiter Ordnung sind dagegen am Steckling gebildet, folglich unter bedeutend schwächeren inneren Nahrungsverhältnissen und hieraus ließen sich die vielen Primärblätter verstehen.

Durch Wegschneiden der Seitenknospen zweiter Ordnung gelingt es sogar, solche von dritter Ordnung hervorzurufen, die ebenfalls zunächst nur Primärblätter bilden. Über diese Sprosse soll unten berichtet werden.

Außer der Quantität der „inneren Nahrung" kommen nun — wie ich glaube — andere Verhältnisse für die Bildung von *a*- oder *b*-Blättern in Betracht.

Fig. 7. Steckling von Ipomoea Learï mit Übergang von Primärblättern zu Folgeblättern an dem emporwachsenden, windenden Stengel.

In Fig. 8 ist ein als Steckling benutzter Ausläufer (*A*) vom Gewächshausexemplar abgebildet. Er hat an der Basis Wurzeln getrieben. Nur ein Blatt ist geblieben, ein Primärblatt (*Ab*). Der Steckling wurde in Erde verpflanzt und trieb nach einiger Zeit zwei Seitensprosse erster Ordnung hervor, einen an der Basis (S_1) und einen an der Spitze (S_2). Das erstgenannte Sproß brachte zunächst vier Primärblätter hervor. dann einige Mittelbildungen zwischen *a*- und *b*-Form, mit nur einem

kleinen Seitenlappen. Der Sproß an der Spitze des Stecklings bildete sogleich Blätter vom *b*-Typus.

Eine auf innere Nahrungsverschiedenheiten bauende Erklärung dieses bemerkenswerten Unterschieds zwischen dem basalen und dem apikalen Sproß taugt hier nicht. Denn der basale Sproß empfängt Wasser und Salze früher wie der apikale, der zwar in dem Achsel eines kleinen Laubblattes sitzt, aber deshalb nicht vorausbestimmt sein muß, *b*-Blätter zu bilden, wie ein Vergleich mit anderen Fällen lehrt.

Meiner Meinung nach haben wir es hier mit einem Einfluß des „morphologischen Ortes“ zu tun.

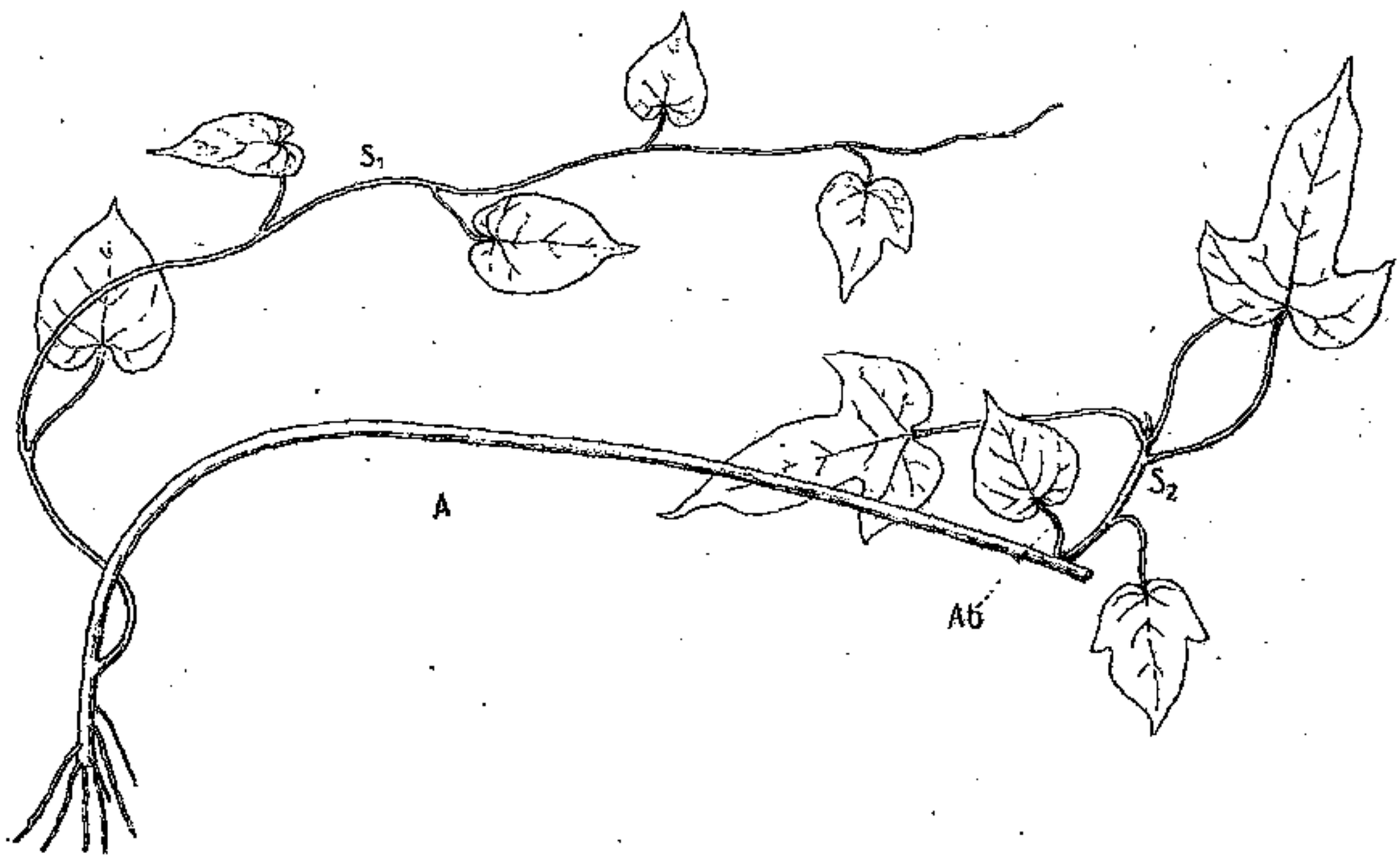


Fig. 8. *A* Steckling von Ipomoea, links aus der Erde genommen. S_1 basaler Seitensproß mit *a*-Blattbildung, S_2 apikaler Seitensproß mit *b*-Blattbildung von Anfang an. *Ab* einziges Blatt des Stecklings. Etwas schematisiert.

Es ist wohl Vöchting gewesen, der diesen Begriff in kausaler Fassung in die Wissenschaft eingeführt hat[1]). Seine Versuche über die Polarität leiteten ihn zu dem Satz, daß die Beschaffenheit eines Organs, bzw. eines Zellkomplexes eine mathematische Funktion von seiner Lage im ganzen ist. In der Botanik scheint dieser Satz nicht viel Anwendung bekommen zu haben, in der Zoologie ist er namentlich durch die analytische Theorie Hans Drieschs[2]) weiter ausgebaut worden, was

1) Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich, 1878, Bd. I.
2) H. Driesch, Analytische Theorie der organischen Entwicklung, 1894.

auch wohl damit zusammenhängen kann, daß derartige örtliche Beziehungen in der tierischen Embryonalentwicklung eine größere Rolle spielen wie in der Ontogenie des Pflanzenkörpers.

Doch erkennt man auch an der Pflanze vielfach den Einfluß des morphologischen Ortes. Am deutlichsten sind natürlich die Polaritätserscheinungen, dazu kommen aber Symmetrieverhältnisse, ferner die Erscheinungen, welche Noll unter dem Begriff Morphästhesie zusammenfaßte usw., kurz, eine Reihe von Tatsachen, die noch ihrer kausalen Auflösung harren, aber alle in Verbindung mit dem Prinzip von „Beziehungen zwischen Lage und Beschaffenheit“ gebracht werden können.

Als ein neues Beispiel auf dieses Prinzip will ich den vorhin erwähnten Versuch aufführen. Dasselbe Ergebnis wurde mehrmals erhalten, und wir können somit den Satz aufstellen, daß die Neigung der Seitenknospen erster Ordnung, Folgeblätter zu bilden, mit der Entfernung von der Basis der Hauptachse zunimmt.

Dieser Satz steht natürlich nicht in Widerspruch mit den Erfahrungen Goebel's u. a., daß die Folgeform bessere „Ernährung“ als Vorbedingung verlangt. Wir haben ja oben auch bei Ipomoea Belege dafür bekommen, daß die Betrachtungsweise Goebel's ein richtiges Erklärungsprinzip enthält. Doch sind „Ernährung“, „günstige Bedingungen“ sehr dehnbare Begriffe. Die soeben angeführten Ergebnisse ermöglichen nun eine etwas mehr differenzierte Aussage über die Ursachen der Blattdimorphie.

Meiner Meinung nach ist es nicht ein bloß quantitatives Mehr, das die Bildung von Folgeblättern veranlaßt. Qualitäten sind hier mit im Spiel. Man könnte das Phänomen auf ein anderes, nämlich die Polarität, zurückführen, damit wäre aber keine Erklärung erzielt, denn wir wissen sehr wenig Bestimmtes über die Ursachen der Polarität. Man könnte hier an die Hypothese von „Wuchsenzymen“ (Beyerinck) denken, besonders da diese durch Untersuchungen Vöchting's[1]) und Doposcheg-Uhlár's[2]) tatsächliche Stützen erhalten hat.

Wenn man diese Hypothesen aufnimmt und von „rhizogenen“, „kaulogenen“ Stoffen spricht, so scheint in einem Stamm oder in einer Wurzel eine Repulsion zwischen ihnen zu bestehen. Dies könnte auf die

---

1) Vöchting erwähnt an einer Stelle in seiner Arbeit über Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 1900), daß er einmal eine Knolle entstehen sah, ohne daß in ihr Stärke aufgespeichert wurde. Hier liegt also eine selbstbewirkte Trennung eines „morphogenen Stoffes“ von dem „inneren Nahrungsstrom“ vor.

2) J. Doposcheg-Uhlár, Studien zur Regeneration und Polarität der Pflanzen. Flora 1911, Bd. CII, pag. 1.

Beschaffenehit der Leitungsbahnen beruhen, indem sie die rhizogenen Stoffe besser in der einen, die kaulogenen in der anderen Richtung fortleiten[1]). Man könnte sich auch vorstellen, daß die Stoffe während der Fortleitung allmählich verändert werden. Der Strom der von den Blättern kommenden Assimilate ist ohne Zweifel chemisch sehr kompliziert. Es finden fortwährend innere Verschiebungen und Austauschvorgänge in dem chemischen Material statt, außerdem ist daran zu denken, daß die Stoffe in lebenden Zellen wandern. Deshalb ist höchstwahrscheinlich die chemische Qualität der Assimilate eine andere, wenn sie eine Strecke im Stamme gewandert haben, als wenn sie eben aus dem Stiel des Blattes heraustreten. Wenn wir diese Betrachtungsweise für unseren Zweck verwenden wollen, so können wir uns vorstellen, daß z. B. die rhizogenen (Wurzelbildung anreizenden) Stoffe bei diesen chemischen Umwandlungen im herunterfließenden Nahrungsstrom allmählich in immer größeren Mengen produziert werden, so daß sie an der Basis die stärkste Wirkung entfalten. Oder man kann sich natürlich die Sache auch so zurechtlegen, daß die „inneren Bedingungen" durch die sich allmählich verändernde Qualität des „Nahrungsstromes" für die aktive Wirkung der Reizstoffe immer günstiger werden.

Kehren wir nunmehr zu unserem speziellen Fall zurück, so können wir, da es sich um eine Äußerung der Polarität handelt, auf denselben eine von den erwähnten Erklärungsmöglichkeiten anbringen. Wurzeln und Sprosse wirken zusammen, sie beziehen Stoffe voneinander, die Wurzeln liefern Salze und Wasser, die Sprosse produzieren Assimilate und es bestehen im Stamm immer zwei entgegengesetzte Strömungen. Unter Bezugnahme auf die soeben erwähnte Hypothese können wir annehmen, daß diese transitorischen Stoffe bei der Wanderung im Stamm von Ipomoea Veränderungen erfahren, so daß die Beschaffenheit derselben an der Basis und an der Spitze verschieden ist. Damit wäre eine gewisse Erklärung unserer obigen Befunde erzielt.

Selbstverständlich spielen für die Bildung von Jugendblättern oder Folgeblättern auch andere Faktoren mit hinein. Die Qualität der im Innern sich bewegenden transitorischen Stoffe hängt von dem ontogenetischen Zustand der Pflanze ab. Außerdem üben die äußeren Bedingungen Einfluß. Goebel faßt ja auch die Jugendblätter als Hemmungsbildungen auf. Doch können, wie ich gefunden habe, die Folgeblätter schon an den Keimpflanzen sehr bald auftreten, viel früher wie an basalen Achselknospen mancher Stecklinge und dies wäre dann darauf

1) Vgl. Lundegårdh, a. a. O. 1913, pag. 573.

zurückzuführen, daß die Samen verschiedene Stoffe gespeichert haben, die erst in einer vollentwickelten Pflanze zubereitet werden können[1]).

Fig. 9. Zwei Keimpflanzen von Ipomoea Leari, die das zweite Laubblatt als Folgeblatt ausbilden.

In Fig. 9 sehen wir zwei Keimpflanzen von Ipomoea Leari, die schon das zweite Laubblatt als Folgeblatt ausgebildet haben. Doch kommt merkwürdigerweise unter Umständen ein Rückschlag an die Jugendform vor, wie man aus Fig. 10 ersieht. Goebel hat durch Variation der äußeren Bedingungen ein ähnliches Herunterdrücken auf die Primärblattstufe an Keimpflanzen von Doodya caudata erzielt[2]).

Fig. 10. Keimpflanze von Ipomoea Leari, die zuerst ein Folgeblatt, dann ein Primärblatt hervorgebracht hat.

Ein ähnliches Verhalten wie die Keimpflanze Fig. 10 zeigte ein Basalsproß eines in Fig. 11 abgebildeten Stecklings. Ein gleichzeitig gebildeter, zwei Internodien höher sitzender Achselsproß ging dagegen

1) Vgl. Heilbronn. Apogamie bei einigen Farnen. Flora 1910, Bd. CI. — Goebel, Organographie, 1913, pag. 379.

2) Goebel, a. a. O. pag. 379.

definitiv nach dem ersten Blatt zur Folgeblattbildung über (siehe die Fig. 11). Dieses spricht wohl dafür, daß außer der Variation der äußeren Bedingungen, innere „Dispositionsverhältnisse" mitgewirkt haben können. Durch seine Lage ist ja — wie wir vorher gefunden haben — der näher an die Spitze sitzende Sproß zur Folgeblattbildung mehr disponiert wie der Basalsproß. Ebenso dürften nach übrigen Erfahrungen Keimpflanzen eine überhaupt geringe Disposition zur Bildung von Folgeblättern besitzen. Dieses würde als zweiter Faktor neben den äußeren Bedingungen die Beschaffenheit der Blätter bestimmen.

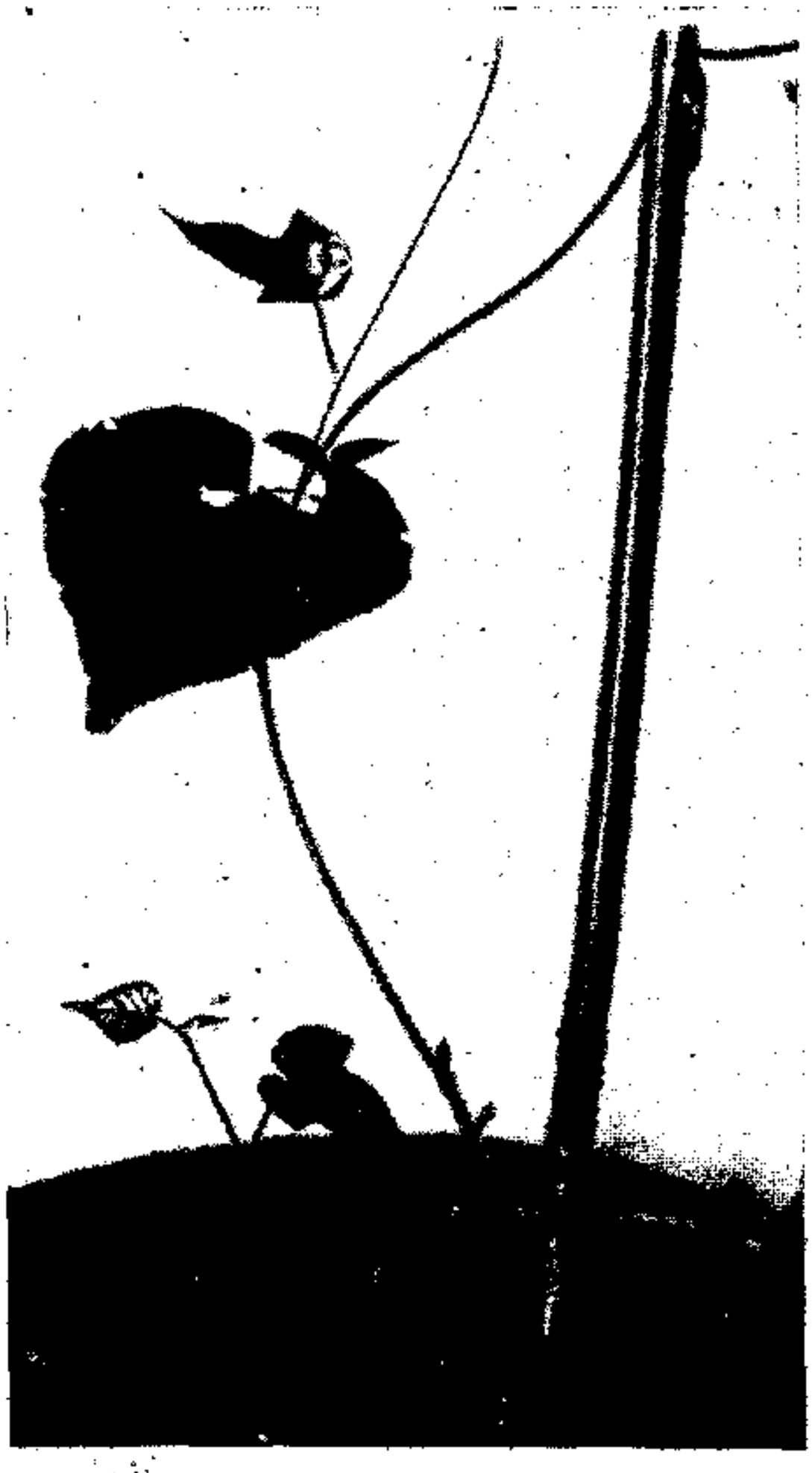


Fig. 11. Unterer Teil eines Stecklings von Ipomoea mit zwei Seitensprossen. Der basale Seitensproß bildet abwechselnd Primär- und Folgeblätter, der höhersitzende Sproß zuerst ein Primärblatt, dann Folgeblätter.

3. Experimentell hervorgerufene Blattasymmetrie bei Ipomoea Leari.

Oben wurde erwähnt, daß wenn die Achselsprosse entfernt werden, Regenerationssprosse leicht entstehen, und daß man sogar Bildung von Achselsprossen „dritter Ordnung" erzielen kann.

Die neuen Knospen sitzen außerhalb einander, wie man aus Fig. 12 ersieht. Die dritte Sproßachse wird folglich unter sehr ungünstigen Raumverhältnissen angelegt, indem sich die Knospe zwischen dem (abgeschnittenen) zweiten Sproßstamm und dem Blattstiel Platz machen muß. Dies ist offenbar der Grund dazu, daß die ersten Blätter dieser Sproßachse dritter Ordnung unter Umständen asymmetrisch werden.

Fig. 13 stellt einen Steckling vor, wo in dem Achsel des einzigen Blattes eine Knospe von dritter Ordnung erzeugt wurde. Es wurden aus dieser Knospe nach einiger Zeit zwei Blätter vom *a*-Typus entfaltet.

Diese Blätter waren asymmetrisch, die eine Hälfte war größer als die andere und lief flügelartig längs dem Stiel herunter. Das dritte Blatt war in anderer Weise abnorm gestaltet, nämlich an der Spitze in zwei Zungen gespaltet. Das vierte Blatt und die weiteren kleinen Blätter hatten den normalen Primärtypus. — Die Asymmetrie der beiden ersten Blätter dürfte in folgender Weise entstanden sein.

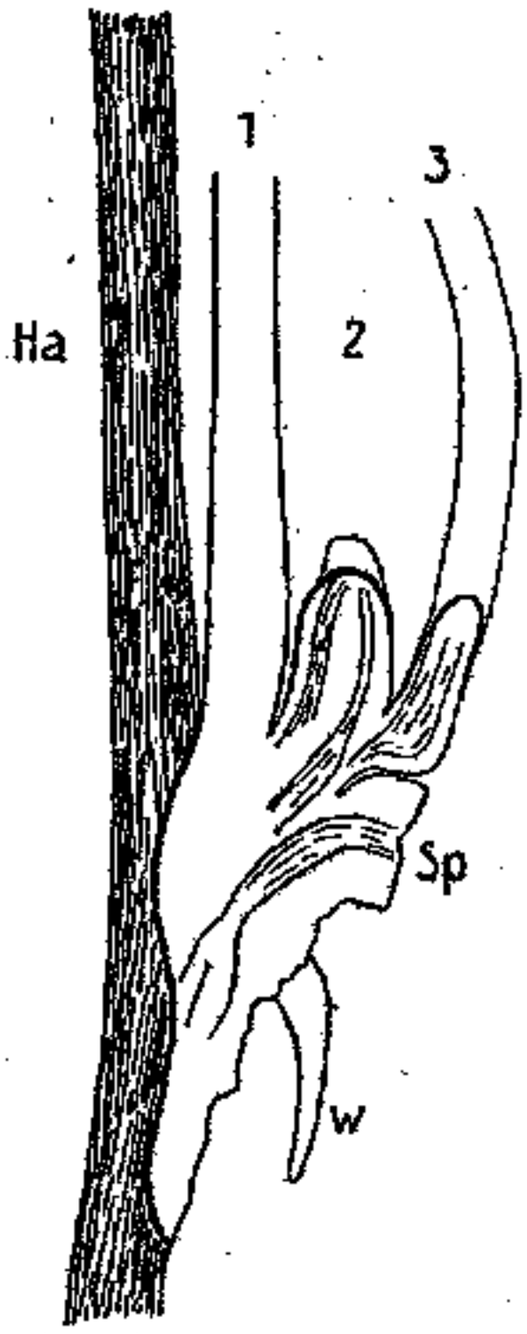


Fig. 12.

Fig. 13.

Fig. 12. Partieller Längsschnitt durch die Hauptachse und drei auseinandersitzenden Seitensprossen, von welchen die zwei äußeren Regenerationssprosse sind. *sp* Blattspur, *w* Wurzel. (Vgl. Text und Fig. 13.)

Fig. 13. Steckling mit *b*-Blatt, in dessen Achsel ein Sproß dritter Ordnung erzeugt wurde. Die beiden ersten Blätter dieses Sprosses sind asymmetrisch, das dritte Blatt gespalten, das vierte ein normales Primärblatt.

Der neugebildete Stammscheitel der dritten Knospe wird — wie gesagt — einem Druck von zwei Seiten her ausgesetzt. Dieser Druck ist viel stärker wie derjenige, der gegen die normale Knospe erster Ordnung ausgeübt wird. Denn diese Knospe bildet sich schon, wenn das Blatt sehr jung ist, und der Blattgrund und diejenige Partie der Hauptachse, zwischen welchen die Knospe sitzt, folglich eine recht plastische

Konsistenz besitzen. Zum Zeitpunkt der Bildung der dritten (Regenerations-) Knospe sind dagegen das Blatt und der Hauptstamm ausgewachsen und fest gebaut (vgl. Fig. 12). Die Blätter bei Ipomoea Leari sind an der Basis fast halbumfassend und der Stiel hat an der Innenseite eine Rinne (Fig. 14 *a*, *b*, *c*).

Man kann sich nun vorstellen, daß wegen der ungünstigen Raum- und Druckverhältnisse eine partielle Beeinflussung der jungen Blattanlage erfolgt, so daß die eine Hälfte sich kräftiger entwickelt wie die andere. Eine Verschiebung der Blattinsertion in schräger Richtung,

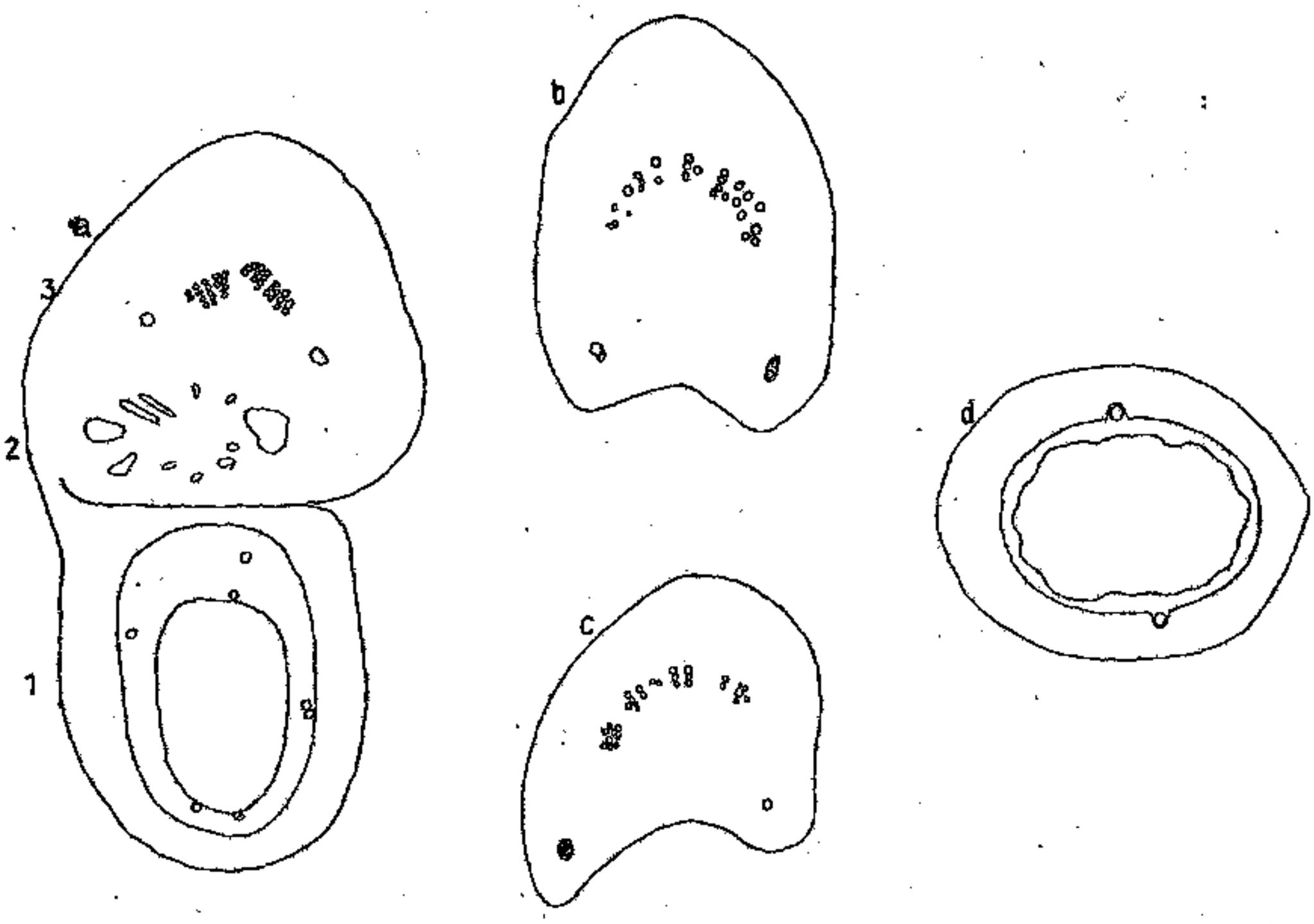


Fig. 14. Schematisch wiedergegebene Querschnitte durch Stengel und Blattstiel des in Fig. 13 dargestellten Achselsprosses „dritter Ordnung" (nur die Gefäßbündel sind angedeutet). *a* durch Stengel (*1*), junge Knospe (*2*) in der Achsel des ersten asymmetrischen Blattes (*3*). *b* und *c* durch den Blattstiel des zweiten asymmetrischen Blattstiels; *b* in der Mitte des Stiels, *c* gleich unter der Spreite. *d* durch den Stengel zwischen den beiden asymmetrischen Blättern.

ähnlich wie bei Begonia[1]), ist nicht eingetreten. Dagegen sitzen die Blätter auf derselben Seite des Stengels, was offenbar mit partiellen Hemmungen und mechanischen Verschiebungen zusammenhängen kann.

Man kann das Phänomen auch so deuten, daß die größeren Blatthälften im Embryonalstadium besser ernährt werden. Tatsächlich befinden sie sich an der dem Stützblatt zugekehrten Seite des Sprosses.

1) Vgl. Gentner, Untersuchungen über Anisophylie und Blattasymmetrie. Flora 1909, Bd. XCIX, pag. 289.

Das ursprüngliche Blatt des Stecklings (Fig. 13) hatte alle Nahrung für die junge Knospe zu bereiten. Diese fließt durch den Blattspur (Fig. 12 *sp*) in den Hauptstengel. Die Leitbündel der Achselsprosse gehen ebenfalls vom Leitbündel des Hauptstengels aus. Im jugendlichen Stadium der Knospe 3 (Fig. 13) könnte wohl auch Nahrung direkt vom Blatt bezogen werden, so daß die eine Hälfte des jungen Vegetationspunkts besser ernährt und die hier befindlichen Teile der Blattanlagen größer wurden.

Die Asymmetrie hört jedenfalls mit dem dritten Blatte auf, so daß hier keine „Nachwirkung" vorliegt.

Bei asymmetrischen Blättern pflegen die Blattstiele asymmetrisch gebaut zu sein, namentlich die Leitbündel verraten eine verschiedene Ausbildung[1]). Die Leitbündel werden sekundär angelegt, daher kann auch ihre asymmetrische Ausbildung durch eine schon vorhandene Asymmetrie der Blattanlage hervorgerufen sein. Wenigstens in dem beschriebenen Fall bei Ipomoea scheint mir eine kausale Erklärung durch diese Annahme greiflicher zu sein. Die anatomischen Tatsachen stimmen auch überein mit ihr. Die Asymmetrie des Stieles ist am stärksten gleich unter der Spreite (Fig. 14 *c*). In der Mitte des Stiels ist die Asymmetrie geringer (Fig. 14 *b*) und an der Basis ist sie kaum bemerkbar (Fig. 14 *a*). Wäre die Verteilung der Leitbündel die Ursache der Blattasymmetrie, so müßte der basale Querschnitt am schiefsten gebaut sein, was hier nicht zutrifft. In diesem Zusammenhang ist auch zu erwähnen, daß der Querschnitt des Stammes nicht asymmetrisch ist (Fig. 14 *d*), obwohl die ersten Blätter auf derselben Seite stehen.

In dem beschriebenen Fall scheint also die Asymmetrie der Spreite direkt durch mechanische oder stoffliche Einflüsse auf die Anlage der Spreite entstanden zu sein. Der Blattgrund ist symmetrisch und der später entstandene Stiel nimmt eine Mittelstellung zwischen diesem und dem bedeutend asymmetrischen Spitzenteil des Stiels ein.

---

1) Gentner, a. a. O. 1900.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Dr. Arthur Meyer

o. ö. Professor d. Botanik u. Direktor d. botan. Gartens a. d. Universität Marburg

Die Grundlagen und die Methoden für die mikroskopische Untersuchung von Pflanzenpulvern. Eine Einführung in die wissenschaftlichen Methoden der mikroskopischen Untersuchung von Gewürzen, pflanzlichen Arzneimitteln, Nahrungsmitteln, Futtermitteln, Papieren, Geweben usw. Zum Gebrauche in den Laboratorien der Hochschulen und zum Selbstunterrichte. Für Nahrungsmittelchemiker, Apotheker, Techniker usw. Mit 8 Tafeln und 18 Abbildungen im Text. (V, 258 S. gr. 8°.) 1901. Preis: 6 Mark.

Untersuchungen über die Stärkekörner. Wesen und Lebensgeschichte der Stärkekörner der höheren Pflanzen. Mit 9 Tafeln (nebst Tafelerklärungen) und 99 Abbildungen im Text. (XVI, 318 S. Lex.-Form.) 1895. Preis: 20 Mark.

Inhalt: 1. Das Stärkekorn und die Diastase in chemischer Beziehung. — 2. Das Stärkekorn in physikalischer Beziehung. — 3. Die Biologie der Stärkekörner. — 4. Biologische Monographien. — 5. Die Stärkekörner als Bestandteile des lebenden Protoplasten. — Literaturverzeichnis.

Praktikum der botanischen Bakterienkunde. *Einführung in die Methoden der botanischen Untersuchung und Bestimmung der Bakterienspezies.* Zum Gebrauche in botanischen, bakteriologischen und technischen Laboratorien sowie zum Selbstunterrichte. Mit einer farbigen Tafel und 31 Abbildungen im Text. (VII, 157 S.) 1903. Preis: 4 Mark 50 Pf., geb. 5 Mark 20 Pf.

Die Zelle der Bakterien. Vergleichende und kritische Zusammenfassung *unseres Wissens über die Bakterienzelle.* Für Botaniker, Zoologen u. Bakteriologen. Mit 1 chromolithograph. Tafel u. 34 Abbild. im Text. (VI, 285 S. gr. 8°.) 1912. Preis: 12 Mark, geb. 13 Mark.

Inhalt: I. Vorrede. — II. **Die Umgrenzung der Eubakterien und die zu den Eubakterien zu rechnenden Gattungen.** — III. **Die Stellung der Eubakterien im Organismenreiche.** — IV. **Die Zelle der Bakterien.** 1. Die Größe der Bakterienzelle. 2. Allgemeines über den Bau der Bakterienzelle. 3. Der Zellkern. 4. Das Zytoplasma. 5. Die Plasmodesmen. 6. Die Geißeln. 7. Die Membran der Zellfäden, Oidien und Sporangien. 8. Die Zellsaftvakuole mit der sie umschließenden Vakuolenwand und andere Vakuolen. 9. Allgemeines über die organischen Reservestoffe. 10. Die Reservestoffkohlehydrate der Bakterien: Das Glykogen und das Iogen. *Mikrochemie der Kohlehydrate. Vorkommen des Glykogens und Iogens* bei den Bakterien. 11. Die Fette: Die Reservefette der höheren Pflanzen und der Pilze. Das Fett der Bakterien in chemischer Beziehung. Eigenschaften der Fetttropfen der Bakterien. 12. Das Reserveeiweiß im weitesten Sinne, bssonders das Volutin. 13. Die Schwefeleinschlüsse. 14. Der im Zytoplasma liegende Farbstoff der Purpurbakterien: Die Farbe der Bakterien. Das spektroskopische Verhalten der Farbstoffe der Purpurbakterien. Beziehungen zwischen dem Farbstoffe und der Reizbewegung der Purpurbakterien. Ist der Farbstoff der Purpurbakterien ein Chromophyll? — Literatur. — Tafelbeschreibung.

Biologisches Centralblatt 1912, Bd. 32:

Es gibt verhältnismäßig wenig Werke über die Bakterien, die von ganz durchgebildeten Fachleuten, nämlich Botanikern, verfaßt sind. Schon deshalb ist jedes solches Lehr- oder Handbuch doppelt zu begrüßen. Der Verf. hat nun dieses Gebiet seit Jahren mit seinen Schülern behandelt und bietet in dem Buch außerordentlich viel auf eigener Forschung beruhendes. Zugleich aber gibt er, entsprechend dem Titel, auch eine historische Übersicht über die Entwicklung jeder Frage und über die wesentlichen Anschauungen anderer Forscher, die von den seinen abweichen. Charakteristisch für seine Darstellung ist, daß er diese und auch seine eigenen früheren Mitteilungen in allem Wesentlichen wörtlich abdruckt. So ist zwar kein angenehm zu lesendes Lehrbuch, aber ein sehr übersichtliches, tief in die Materie einführendes Handbuch zustande gekommen. Auf Grund dieser genauen Zitate kann der Verf. dann auch sehr verschieden seinen eigenen Standpunkt gegenüber seinen wissenschaftlichen Gegnern betonen, ohne der Objektivität Abbruch zu tun. .... Das Buch ist für jeden, der sich selbst mit bakteriologischen Untersuchungen befaßt, unentbehrlich, und bietet auch den Forschern auf verwandten Gebieten eine ebenso zuverlässige wie anregende Orientierung.

Werner Rosenthal (Göttingen).

Oscar Hertwig:

Allgemeine Biologie. Vierte, umgearbeitete und erweiterte Auflage Mit 478 teils farbigen Abbildungen im Text. (XVIII, 787 S. gr. 8°.) 1912. Preis: 19 Mark 50 Pf., in Halbfr. geb. 22 Mark.

Inhalt: I. Die Zelle als selbständiger Organismus. Geschichtliche Einleitung. Die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften der Zelle. Die Lebenseigenschaften der Zelle. Die Erscheinungen und das Wesen der Befruchtung. Die Zelle als Anlage eines Organismus. — II. Die Zelle im Verband mit anderen Zellen. Die Individualitätsstufen im Organismenreich. Artgleiche, symbiontische, parasitäre Zellvereinigung. Mittel und Wege des Verkehrs der Zellen im Organismus. Die Theorie der Biogenesis. Die Lehre von der Spezifität der Zellen, ihren Metamorphosen und ihren verschiedenen Zuständen. Besprechung der Keimplasmatheorie von Weismann. Die Theorie der Biogenesis. Die im Organismus der Zelle enthaltenen Faktoren des Entwicklungsprozesses. Hypothesen über die Eigenschaften des Idioplasma als des Trägers der Arteigenschaften. Das Problem der Vererbung. Ergänzende Betrachtungen. Erklärung der Unterschiede pflanzlicher und tierischer Form durch die Theorie der Biogenesis. Historische Bemerkungen über die Stellung der Biogenesistheorie zu anderen Entwicklungstheorien.

Zentralblatt für Physiologie, Band 26, Nr. 17:

... Der umfassende Überblick über die unendliche Fülle des verarbeiteten Details und das klare Urteil und Abwägen des Bedeutsamen, zusammen mit der seltenen Fähigkeit, anregend und fesselnd zu schreiben, haben dem Buche die künstlerische Abrundung und Schönheit bewahrt, die bei den früheren Auflagen, wie bei den anderen Büchern Hertwigs, mit Recht so hoch geschätzt werden.

H. Piper (Berlin).

Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. Neunte, umgearbeitete und erweiterte Auflage. Mit 669 Abbild. im Text. 1910. Preis: 14 Mark, in Halbfr. geb. 16 Mark.

(Die zehnte Auflage befindet sich im Druck.)

Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre. 1909. Preis: 3 Mark.

Die Entwicklung der Biologie im neunzehnten Jahrhundert. Vortrag, gehalten auf der Versammlung Deutscher Naturforscher zu Aachen am 17. Dezember 1900. Zweite erweiterte Auflage. Mit einem Zusatz: **Über den gegenwärtigen Stand des Darwinismus.** 1908. Preis: 1 Mark.

Das Bildungsbedürfnis und seine Befriedigung durch deutsche Universitäten. Rede, gehalten zur Gedächtnisfeier des Stifters der Berliner Universität, König Friedrich Wilhelm III., in der Aula derselben am 3. August 1905. Preis: 1 Mark.

Ergebnisse und Probleme der Zeugungs- und Vererbungslehre. Vortrag, gehalten auf dem internationalen Kongreß für Kunst und Wissenschaft in St. Louis (U. St. A.) September 1904. Mit 5 Abb. im Text. 1905. Preis: 1 Mark.

Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 1: **Präformation oder Epigenese?** Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen. Mit 4 Textabbildungen. 1894. Preis: 3 Mark.

Heft 2: **Mechanik und Biologie.** Mit einem Anhang: Kritische Bemerkungen zu den entwicklungsmechanischen Naturgesetzen von Roux. 1897. Preis: 4 Mark.

Die Lehre vom Organismus und ihre Beziehung zur Sozialwissenschaft. Universitäts-Festrede mit erklärenden Zusätzen und Literaturnachweisen. 1899. Preis: 1 Mark.

Die Symbiose oder Das Genossenschaftsleben im Tierreich. Vortrag, gehalten in der ersten öffentlichen Sitzung der 56. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Freiburg i. Br. am 18. September 1883. Mit 1 Tafel in Farbendruck. 1883. Preis: 1 Mark 80 Pf.

Druck von Anton Kämpfe, Jena.