

FORTSCHRITTE DER BOTANIK

UNTER ZUSAMMENARBEIT MIT
MEHREREN FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FRITZ VON WETTSTEIN
MÜNCHEN

ERSTER BAND
BERICHT ÜBER DAS JAHR 1931

MIT 16 ABBILDUNGEN



Springer-Verlag
Berlin Heidelberg GmbH
1932

FORTSCHRITTE DER BOTANIK

UNTER ZUSAMMENARBEIT MIT
MEHREREN FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FRITZ VON WETTSTEIN
MÜNCHEN

ERSTER BAND
BERICHT ÜBER DAS JAHR 1931

MIT 16 ABBILDUNGEN



Springer-Verlag Berlin Heidelberg GmbH
1932

ISBN 978-3-662-34291-6 ISBN 978-3-662-34562-7 (eBook)
DOI 10.1007/978-3-662-34562-7

Vorwort.

Eine der größten Gefahren, die dem Fortschreiten der wissenschaftlichen Botanik droht, ist die geradezu in phantastischem Umfange zunehmende Literatur. Die Menge an Zeitschriften, Büchern, Einzelarbeiten, die uns täglich zugesandt werden, macht es dem Einzelnen nicht mehr möglich, einen Überblick über den Fortschritt der Botanik in allen Spezialgebieten zu behalten, geschweige denn sich einigermaßen mit den Ergebnissen von Nachbargebieten zu beschäftigen. Diesen Zustand wird jeder Botaniker aus verschiedenen Gründen sehr schmerzlich empfinden. Unser allgemeines Interesse läßt uns bestrebt sein, allgemein geschulte Botaniker zu bleiben, nicht begrenzte Spezialisten. Die so notwendigen Querverbindungen zwischen den Spezialgebieten können nur gedeihen oder aufgeschlossen werden, wenn der Überblick über die gesamte Botanik gewahrt bleibt. Die Lehrtätigkeit wird nur dann eine wirklich gute und umfassende sein, wenn die Dozenten einigermaßen Einblick in die jährlichen Fortschritte in allen Teilen der Botanik behalten.

Die „*Fortschritte der Botanik*“, deren ersten Band wir hiermit den Fachgenossen vorlegen, sollen dieser Gefahr ein wenig zu steuern suchen. Nachdem es dem Einzelnen nicht mehr möglich ist, durch ein noch so eifriges Literaturstudium den Überblick zu behalten, ohne in seinem Spezialgebiet unproduktiv zu werden, haben wir mit einer Anzahl gleichgesinnter Mitarbeiter den Versuch gewagt, die wesentlichen Fortschritte in einem knappen Bande zusammenzustellen. Wir beabsichtigen alljährlich einen solchen Band erscheinen zu lassen, der in knapper Darstellung das Wesentliche der neugewonnenen Erkenntnisse bringen soll. Der vorliegende erste Band umfaßt ungefähr die wichtigeren botanischen Ergebnisse des Jahres 1931.

Die Zusammenstellung ist von folgenden Gesichtspunkten beherrscht. Die Darstellung wurde von Mitarbeitern übernommen, die in dem betreffenden Gebiete selbst produktiv-wissenschaftlich tätig sind, die darin einen Überblick besitzen und daher imstande sind, die wesentlichen Fortschritte den anderen zugänglich zu machen. Wir wollten die Literatur nicht durch eine neue wieder umfangreiche periodische Veröffentlichung vermehren. In knapper Darstellung soll den Fachleuten das Wesentliche zusammengefaßt werden. Wir schreiben für

Wissenschaftler und setzen eine gute botanische Durchbildung voraus. Wir wollten etwas schaffen, was auch der mit Arbeit überlastetste Kollege lesen kann. Trotzdem sollten auch wichtige und interessante Einzelheiten zur Sprache kommen. Wertvolle Ergebnisse sollen in Tabellenform mitgeteilt werden, an wesentlichen Einzelheiten legen wir gerade auf solche Wert, die auch im Lehrbetrieb Verwertung finden und unsere Vorlesungen beleben können.

In vielen Fällen war die Auswahl des Stoffes schwierig. Wenn im allgemeinen die Fortschritte des Jahres 1931 zur Darstellung gelangten, mußte doch in diesem ersten Bande zur Schaffung geeigneter Grundlagen auf Arbeiten früherer Jahre zurückgegriffen werden. Die Nichtberücksichtigung mancher Arbeit besagt nicht, daß sie wertlos ist. In vielen Fällen handelt es sich um Untersuchungen, deren Erweiterung abzuwarten ist, um in einer der nächsten Darstellungen in gebührender Weise zur Geltung zu kommen. Andererseits mußte selbstverständlich oft eine Auswahl des Wichtigsten getroffen werden.

Die Abfassung der Beiträge zu diesem ersten Bande war für die Verfasser besonders schwierig. Die Abgrenzung der einzelnen Gebiete ist nicht in allen Fällen gelungen. Kleinere Wiederholungen waren nicht vermeidbar, ebenso daß einige wichtige Zweige diesmal wenig oder gar nicht erscheinen. Gerade diese werden im nächsten Jahre stärkere Berücksichtigung erfahren. Die Art der Darstellung ist nicht immer gleichartig, doch glaubte der Herausgeber diese Einheitlichkeit lieber ein wenig zurücksetzen zu sollen, um nicht die doch viel wertvollere Originalität der Beiträge zu stören. Wir hoffen, daß diese Mängel, die dem ersten Versuche anhaften, sich in den weiteren Bänden leicht beheben lassen. Im Interesse der Bearbeitung der Beiträge künftiger Bände richte ich im Namen aller Mitarbeiter an die Verfasser neuer Arbeiten die Bitte, durch Übersenden von Sonderdrucken die Arbeit den Mitarbeitern an diesen Fortschritten zu erleichtern. Die Anschriften der Verfasser sind mitgeteilt.

Die Einteilung des Stoffes ist so getroffen, daß die sachlich zusammengehörigen Beiträge innerhalb einiger großer Abteilungen zusammengefaßt wurden. Sie umfassen *Morphologie*, *Systemlehre und Stammesgeschichte*, *Physiologie des Stoffwechsels*, *Physiologie der Organbildung*. In letzterem Abschnitte ist auch die Reizphysiologie enthalten, weil ich glaube, daß diese nicht mehr von der Entwicklungsphysiologie getrennt werden darf. Als Anhang ist der Abschnitt Ökologie beigegeben. „Anhang“ soll hier betonen, daß es sich um ein Gebiet handelt, das in Beziehung zu allen anderen Abteilungen steht. Der Inhalt wird in besonderer Weise gekennzeichnet durch den Gesichtspunkt der Zweckmäßigkeit aller der hier zusammengestellten Beobachtungen und Einrichtungen. Ich glaube gerade diese Charakteristik auch durch eine Sonderstellung in der Anordnung betonen zu sollen.

Somit übergebe ich diesen Versuch, den Schwierigkeiten der wissenschaftlichen Massenproduktion abzuhelfen, der Öffentlichkeit. Ich darf an dieser Stelle allen den gleichgesinnten Mitarbeitern für ihre Mühe den herzlichsten Dank aussprechen. Wer die Überproduktion unserer Literatur einigermaßen kennt, weiß, welche Arbeitsleistung vorliegt. Besonderen Dank schulden wir dem Verlag JULIUS SPRINGER, der in gewohntem freundlichen Entgegenkommen und mit dem anerkannten Sinne für ausgezeichnete Ausstattung auch diesem Unternehmen sich zur Verfügung gestellt hat.

München, im November 1932.

Menzingerstraße 13.

Botanische Staatsanstalten.

FRITZ VON WETTSTEIN.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
A. Morphologie	I
1. Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Zelle. Von Privatdozent Dr. LOTHAR GEITLER , Wien III, Botanisches Institut, Rennweg 14	I
2. Morphologie einschließlich Anatomie. Von Professor Dr. WILHELM TROLL , Halle a. S., Botanisches Institut, Am Kirchtor 1. (Mit 7 Abbildungen)	II
3. Entwicklungsgeschichte und Fortpflanzung. Von Dr. LUDWIG A. SCHLÖSSER , München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzingerstr. 13	26
B. Systemlehre und Stammesgeschichte	51
4. Systematik. Von Professor Dr. JOHANNES MATTFELD , Berlin-Dahlem, Botanisches Museum, Königin-Luise-Str. 6/8	51
5. Paläobotanik. Von Professor Dr. MAX HIRMER , München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzingerstr. 13	85
6. Systematische und genetische Pflanzengeographie. Von Professor Dr. EDGAR IRMSCHER , Hamburg, Institut für allgemeine Botanik, Jungiusstr. 6	102
C. Physiologie des Stoffwechsels	117
7. Physikalisch-chemische Grundlagen der biologischen Vorgänge. Von Privatdozent Dr. ERWIN BÜNNING , Jena, Botanische Anstalt der Universität	117
8. Zellphysiologie und Protoplasmatik. Von Professor Dr. KARL HÖFLER , Wien I, Pflanzenphysiologisches Institut, Universität. (Mit 2 Abbildungen)	133
9. Der Wasserumsatz in der Pflanze. Von Professor Dr. BRUNO HUBER , Darmstadt, Botanisches Institut der Technischen Hochschule Roßdörferstr. 40 . (Mit 1 Abbildung)	144
10. Stoffwechsel I. Allgemeiner Stoffwechsel. Von Professor Dr. KURT MOTHES , Halle a. S., Botanisches Institut, Am Kirchtor 1. (Mit 6 Abbildungen)	155
11. Stoffwechsel II. Heterotrophe und Spezialisten. Von Professor Dr. AUGUST RIPPEL , Göttingen, Institut für landwirtschaftliche Bakteriologie, Bergstr. 2	177
12. Ökologische Pflanzengeographie. Von Professor Dr. HEINRICH WALTER , Stuttgart, Botanisches Institut der Technischen Hochschule	189
D. Physiologie der Organbildung	202
13. Wachstum und Bewegungserscheinungen. Von Professor Dr. HERMANN VON GUTTENBERG , Rostock i. M., Botanisches Institut	202
14. Vererbung. Von Professor Dr. FRIEDRICH OEHLKERS , Freiburg i. Br., Botanisches Institut, Schänzleweg 9	222
15. Entwicklungsphysiologie. Von Professor Dr. FRIEDRICH OEHLKERS , Freiburg i. Br., Botanisches Institut, Schänzleweg 9	237
E. Anhang	254
16. Ökologie. Von Privatdozent Dr. THEODOR SCHMUCKER , Göttingen, Botanisches Institut, Untere Karspüle 2	254

A. Morphologie.

I. Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Zelle.

Von **LOTHAR GEITLER**, Wien.

Durch ältere Untersuchungen PASCHERS wurde auf die engen Beziehungen zwischen amöboider, monadoider und plasmodialer Ausbildung von Protistenzellen hingewiesen. In diesem Zusammenhang ist die Entdeckung einiger neuer Formen erwähnenswert, welche die verschiedenen „Möglichkeiten“ der Zellgestaltung klar vor Augen führen. *Myxochloris* (PASCHER [1]) ist eine vorwiegend plasmodial lebende, chromatophorenführende Heterokonte, die aber auch zweigeißelige Schwärmer, Amöben, Zysten, Akineten und zweischalige Sporen bildet; hier sind also in einem einzigen Organismus alle Typen realisiert, die sonst einzeln das Charakteristikum größerer Gruppen ausmachen. *Myxochloris* steht nicht ohne Analogien da: unter den Chrysophyceen zeigt *Myxochrysis* eine ähnliche Ausbildung; vorwiegend plasmodial ist ferner *Chlamydomyxa*, eine Form unsicherer systematischer Stellung mit stumpfgrünen Scheibenchromatophoren, deren Ernährung hauptsächlich holophytisch erfolgt (Nachweis durch die ENGELMANNsche Bakterienmethode; unveröff. Beob.). *Chlorarachnion* (GEITLER [4]) ist eine grüne, wahrscheinlich zu den Heterokonten gehörige *plasmodiale* Form, welche netzförmige *Filar*plasmodien mit individualisierten Einzelzellen bildet (die oben erwähnten Formen besitzen *Fusions*plasmodien). Auch zu dieser Ausbildung gibt es Analogien: *Chrysarachnion* und ein farbloser, anscheinend rein saprophytisch sich ernähernder Organismus gleicher Ausbildung aus dem Lunzer Seebach (Niederösterreich, unveröff.). Nicht plasmodiale, wohl aber *amöboide* Stadien treten bei einer *chlorella*artigen (unbenannten) Heterokonte auf (PASCHER [2]). Recht eigentümlich verhält sich die Chrysomonade *Platyochrysis* (GEITLER [4]): die Zelle besitzt zwei Geißeln, die jedoch uhrfederartig eingerollt sind und nicht schlagen; die Fortbewegung erfolgt durch breitlappige Pseudopodien.

Es zeigt sich immer mehr, daß die Mannigfaltigkeit der morphologischen Typen speziell der Chrysophyceen viel größer ist, als man oft annimmt. Bei zwei neuen tetrasporalen Formen — *Chalkopyxis* und *Chrysotilos* — fand PASCHER (5) eigenartige zweischalige Dauerstadien, deren Ausbildung von Bedeutung für die phylogenetischen

Zusammenhänge mit Heterokonten und Diatomeen sind. Von Interesse ist das Vorkommen sehr charakteristischer *endogen* gebildeter zweischaliger Sporen bei Chrysophyceen und Heterokonten (PASCHER [6]). In gleicher Richtung deutet die Tatsache, daß die Geißeln der Heterokonten nicht einfach peitschenförmig, sondern „fiederig“ gebaut sind (VLK)¹. Von besonderem Interesse ist das Vorhandensein *kontraktiler Vakuolen* in vegetativen Diatomeenzellen (KORSCHIKOFF). Sie treten bei *Rhizosolenia longiseta* und *Attheya Zachariasii* auf, die *zartwandig, schwach* verkieselt und *Süßwasserformen* sind (dies ist wohl kein Zufall). Es wird durch diese Beobachtung ein ganz neues Element in die Zellmorphologie der Diatomeen gebracht, welches bei ihrer „starren“ Organisation nicht zu erwarten war. Der Zusammenhang mit monadoiden Typen, für deren Vertreter im Süßwasser kontraktile Vakuolen ja bezeichnend sind, wird dadurch ganz klar.

Als bemerkenswerte Ausbildung der *Zellmembran* beschrieben PASCHER und PETROVÁ bei einer Bangiale (*Chrootheca mobilis*) feine Porenapparate, durch welche Gallerte ausgeschieden wird; wie bei den Desmidiaceen erfolgt durch die Quellungsenergie des ausgepreßten Schleims eine Ortsveränderung der Zelle. Sehr eigentümlich und zur Zeit ohne Analogie ist das Verhalten des Chromatophors: er zeigt sternförmige Gestalt und führt ein zentrales Pyrenoid, das von einer *Karotinhülle* umgeben ist; die inneren, dem Pyrenoid anliegenden Chromatophorenteile verhalten sich also von den äußeren physiologisch verschieden. Die gleiche Ausbildung zeigt eine sehr ähnliche oder wahrscheinlich identische Form, welche ich in Salztümpeln am Neusiedlersee (Burgenland) fand (unveröff.).

Über den Zellbau *apochromatischer* Formen liegen zwei Mitteilungen vor, welche den Nachweis des Vorhandenseins von Leukoplasten führen. Bei der Volvocale *Polytoma uvella* ist der Leukoplast in Übereinstimmung mit den Chromatophoren nächst verwandter gefärbter Typen parietal-muldenförmig ausgebildet; das Aussehen ändert sich stark mit dem Stoffwechsel (VOLKONSKY). Bei einer apochromatischen *Euglena* wies DANGEARD (I) Leukoplasten nach, die übereinstimmend

¹ Der gleiche Bau wurde bereits früher bei Chrysophyceen beobachtet (Diatomeenschwärmer sind nicht untersucht). Es muß allerdings die Frage aufgeworfen werden, ob es sich dabei um vitale oder postmortale Strukturen handelt. Da der feinere Geißelbau im Leben nicht erkennbar ist, bleibt die Möglichkeit bestehen, daß ein Aufsplittern in einzelne Fiedern artifiziell eintritt. Jedenfalls aber zeigen Geißeln in anderen Verwandtschaftskreisen ein *anderes* Verhalten: so findet man z. B. bei Volvokalen und Chlorophyceen auch nach Fixierung massive Geißeln, die in ihrer ganzen Länge gleichgebaut sind oder in ein verjüngtes Endstück übergehen (*Haematococcus, Chlamydomonas, Tetraspora, Ulothrix, Geminella*; ältere Beob. BOYE-PETERSENS und unveröff. Beob. des Ref.). Es müssen also, falls es sich um Kunstprodukte handelt, diesen doch verschiedene vitale Strukturen welcher Art immer zugrunde liegen, die das postmortale Aussehen bedingen.

mit den gefärbten Formen als kleine Scheiben zu mehreren in der Zelle liegen. — PASCHER (3) fand eine Amöbe, welche einen *Augenfleck* besitzt¹.

Das *Chondriom*, dessen allgemeine Verbreitung immer sicherer wird, wurde bei *Euglena*, *Menoidium* (HALL), *Polytoma uvella* (VOLKONSKY) und *Plasmodiophora* (MILOVIDOV) beschrieben. Recht problematisch erscheinen noch immer die als *Vakuom* und „*Golgiapparat*“ zusammengefaßten Strukturen (GUILLERMOND, BOSE, DANGEARD, HALL, NIGRELLI). Den eigentümlichen, ihrer Natur nach noch unbekanntem „*Silberlinien*“ (die B. M. KLEIN zuerst an Ciliaten beschrieb) ähnliche Bildungen fand DEFLANDRE bei der Euglenacee *Phacus*.

Von Untersuchungen über spezielle zelluläre Ausbildungen höherer Pflanzen sei auf die Beobachtungen MÜHLDORFS und DRACINSCHIS an *Spermatozoiden* hingewiesen. Während bisher fast ausschließlich die *Entwicklungsgeschichte* studiert, aber der Bau der fertigen Objekte vernachlässigt wurde, ergibt sich nunmehr auf Grund einwandfreier Technik ein anschauliches Bild der gesamten Morphologie von Moos- und Pteridophyten-Spermatozoiden.

Auf dem Gebiet der *Karyologie* ist eine weitere Klärung zweier seit langer Zeit strittiger Probleme zu verzeichnen: Bau des Ruhekerns und der Chromosomen vom Typus *Tradescantia*, Natur des sog. Karyosoms und Chromosomenbildung bei *Spirogyra*. — Der Ruhekern von *Tradescantia* scheint im Leben und nach Färbung von kleinen Chromatinkörnchen erfüllt; diese „Körnchen“ sind in Wirklichkeit *optische Schmitte* durch *Chromatinfäden* (was SCHAEDE [1] meiner Meinung nach zu Unrecht bestreitet). TELEZYŃSKY hat hierüber eingehende Beobachtungen im Leben angestellt. Je zwei Fäden (Chromonemata) sind lose schraubig umeinandergewickelt; sie bilden zusammen mit einer Grundsubstanz in der Prophase die Chromosomen. Jedes Chromosom besitzt bis in die mittlere Prophase zwei solcher Fäden; später tritt Längsspaltung jedes Fadens ein; die Chromosomenspalthälften der Anaphase besitzen daher wieder zwei Chromatinfäden. Der verbreitete Spiralbau der Chromosomen karyotinreicher Kerne scheint so in seiner ganzen Genese bis zu einem gewissen Grad geklärt (SHARP, TELEZYŃSKY, SHINKE, KAUFMANN; vgl. auch TAYLOR, wo die Spiralstruktur der Chromosomen von *Gasteria* in der hetero- und homöotypischen Teilung analysiert wird). BĚLĀR, dessen Untersuchungen hauptsächlich der *Mechanik* der *Tradescantiemitose* galten, kommt zu ähnlichen Auffassungen. Auf Grund von Beobachtungen im Leben und an fixierten Präparaten von *Tradescantia*, *Aloë* und *Gasteria* halte ich mit den oben angeführten und anderen Autoren folgende Tatsachen für erwiesen:

¹ Augenflecke sind eigentlich metamorphosierte Chromatophoren oder Chromatophorenteile.

Aufbau der Chromosomen aus einer „Grundsubstanz“ und aus zwei Chromonemata, weitgehende Persistenz der Chromosomen bzw. ihrer Chromonemata im Ruhekern, d. h. fädiger, nicht körniger Bau desselben, also Vorhandensein einer morphologischen Kontinuität der Chromosomen.

Diese Befunde an *Tradescantia* und Formen mit ähnlich gebauten Kernen lassen sich jedoch gewiß nicht unbegrenzt verallgemeinern (wenigstens wäre dies zur Zeit nicht berechtigt). So bleibt z. B. ein Rest ungelöster Fragen im Zusammenhang mit dem Bau der *Chromozentrenkerne* der Blütenpflanzen. Im Gegensatz zu den Kernen von *Tradescantia* und ähnlichen erscheinen derartige Kerne fast „leer“ oder enthalten wenige distinkte (in weiten Abständen liegende) „Chromatinkörper“, deren Zahl bei manchen Objekten mit der der Chromosomen übereinstimmt. Es scheint, daß in einem Teil der Fälle die Chromozentren in der Prophase aufgelöst werden (KUHN, GEITLER [1] bei einer Diatomee) und die Chromosomen scheinbar de novo entstehen. In anderen Fällen stellen die Chromozentren persistierende Chromosomenstücke dar, die sich während der Prophase in scheinbar neu entstehende Stücke einordnen und mit ihnen zusammen die „fertigen“ Chromosomen bilden (HEITZ [1], GRÉGOIRE)¹.

Das *Gemeinsame* des letzten Falls mit dem Typus *Tradescantia* liegt — trotz sehr verschiedenem Aussehen — in der *gesetzmäßigen Chromosomenbildung* während der Prophase.

Spirogyra bietet das Beispiel — und vielleicht das am längsten geglaubte — einer Mitose, die als besonders *abweichend* vom Verhalten anderer (vor allem der höheren Pflanzen) aufgefaßt wurde. Sie spielte namentlich bei der Frage, ob das Chromatin während der Kernruhe im Nukleolus (in diesem Fall *Karyosom* oder *Amphimukleolus* genannt) lokalisiert sei, eine große Rolle. Nun wurde die Existenz wirklicher Karyosome in letzter Zeit hauptsächlich durch die Untersuchungen BÉLARS immer unwahrscheinlicher: es zeigte sich, daß Protistenmitosen mit den der Metaphyten und Metazoen in allen *wesentlichen* Punkten des Chromosomenformwechsels *grundsätzlich* übereinstimmen. Allerdings kann der „Habitus“ der Mitosen sehr wechseln. Der Vergleich mehrerer *Spirogyra*arten liefert dazu anschauliche Belege (GEITLER [2]): *Spirogyra crassa* läßt mit größter Deutlichkeit erkennen, daß die Chromosomen in der Prophase außerhalb und völlig unabhängig vom Nukleolus entstehen; bei *Spirogyra setiformis* läßt sich dieser Nachweis nur sehr schwierig führen, weil der Nukleolus vor Beginn des Deutlichwerdens der Chromosomen „zerstäubt“ und seine Substanz sich dabei im Kernraum ausbreitet, wobei die Chromosomen \pm verdeckt werden;

¹ Die Annahme, daß die Chromozentren des Ruhekerns bereits die Chromosomen selbst sind und ohne weitere Veränderungen in die Spindel eingehen (neuerdings EICHHORN und EICHHORN-FRANQUET), halte ich mit GRÉGOIRE u. a. für irrtümlich.

erst auf späteren Stadien, wenn die Nukleolarmassen sich auflösen, werden die Chromosomen gut erkennbar, so daß bei wenig eingehender Beobachtung, bei mangelhafter Fixierung und ohne die Möglichkeit eines Vergleichs mit einem günstigeren Objekt die falsche Interpretation nahe liegt, daß sich die Chromosomen aus der Nukleolarsubstanz entwickeln; in Wirklichkeit sind sie nur *maskiert* — was das habituelle Bild allerdings stark beeinflußt. — Zwei weitere Arten verhielten sich intermediär.

Ähnliche Verhältnisse lassen die Bilder McALLISTERS erkennen, der ebenfalls *Spirogyra setiformis* untersuchte¹; zu der gleichen Schlußfolgerung kommt auch CONARD, während *Spirogyra nitida* (STOLLEY) keine eindeutige Entscheidung über die Chromosomenentstehung zuließ. Jedenfalls gibt die *Spirogyramitose* noch manche Rätsel auf. So ist bei *Spirogyra crassa* die Tatsache besonders eigentümlich, daß die Chromosomen in der Anaphase *genau in der gleichen Lage*, die sie in der Metaphase eingenommen haben, auseinanderweichen; ihre Schenkel stellen sich also *nicht* \pm parallel zur Längsachse der Spindel ein, sondern rücken parallel zur Äquatorialebene auseinander. Das Verhalten läßt sich durch die — unwahrscheinliche — Annahme erklären, daß die Chromosomen an *mehreren* Stellen an der Spindel befestigt sind oder dadurch, daß der Widerstand, den die Chromosomen im Außenmedium erfahren, sehr gering ist oder daß die umgebende Substanz (?) *mit ihnen* wandert. Andere Arten (GEITLER, McALLISTER, STOLLEY) verhalten sich in dieser Hinsicht in gewohnter Weise.

In gewisser Hinsicht ein Gegenstück zu dem „Karyosom“ von *Spirogyra* bildet das Verhalten der Diatomee *Navicula radiosa* (GEITLER [1]). Der Kern scheint hier im Leben wie nach Fixierung ein Karyosom zu enthalten, aus dem auch die Chromosomen hervorzugehen scheinen. In Wirklichkeit handelt es sich um eine *Zusammenballung* von Chromatin im Zentrum des *Ruhekerns*; bei entsprechender Färbung und auch im Leben läßt sich in seinem Inneren ein normaler Nukleolus erkennen. Diese Chromatinballung ist *normal*, und weder ein Fixierungsartefakt noch der Ausdruck einer intravitale Schädigung (Kontrolle an *kriechenden* Zellen!). Dieser Kernbau steht — abgesehen von verwandten *Navicula*-arten (unveröff.) — ohne Analogie da.

Andere neue Untersuchungen an Protistenmitosen ergeben in den wesentlichen Belangen das Bild „normaler“ Mitosen: so *Oedogonium* (OHASHI, KRETSCHMER), *Cladophora* (SCHUSSNIG, HIGGINS), *Plasmodiophorales* (HORNE, MILOVIDOV). Bemerkenswert ist bei *Oedogonium* (KRETSCHMER) die Existenz von wahrscheinlich zahlenkonstanten Chromomeren². Bei der Plasmodiophorale *Spongospora* (HORNE) erfolgt das Auseinanderweichen der Chromosomen in der Anaphase durch

¹ Seine Form stimmt nicht genau mit der von mir untersuchten überein.

² Über Chromomeren in den Reifeteilungen höherer Pflanzen vgl. BELLING 1930, 1931.

Parallelverschiebung, also genau so wie bei *Spirogyra crassa* (es sind dies die einzigen bisher bekannt gewordenen Fälle eines derartigen Teilungsmodus!); in der Metaphase sollen die vier großen Chromosomen mit ihren Enden zu einem Ring verschmelzen (?).

Zusammenfassend läßt sich über die Protistenmitosen sagen, daß sie im *Chromosomenformwechsel grundsätzlich mit den höheren Pflanzen übereinstimmen*. Man braucht deshalb nicht in einen verfehlten Schematismus verfallen und die *große Mannigfaltigkeit* übersehen, die sich im Bau der Spindel (Zentralspindel der Diatomeen!), in der Entstehung der Spindel (intranukleär), in dem verschieden langen Erhaltenbleiben der Nukleolarsubstanz (*Spirogyra*, *Cladophora*), im Vorkommen von Zentrosomen¹, Polkappen² u. a. m. ausdrückt.

Man sieht, daß der Nukleolus der Protisten immer mehr seinen „Nimbus“ verliert. Im übrigen bleibt der Nukleolus seiner Natur und Funktion nach durchaus rätselhaft. Speziell die Frage der *Beziehungen zwischen Nukleolus und Chromosomen* muß im wesentlichen als offen bezeichnet werden. Wenn auch an direkte Zusammenhänge, also etwa Abgabe von Nukleolarsubstanz an die Chromosomen, nicht ernstlich gedacht werden kann — Argumente, die sich auf Färbungsumschläge oder auf Anlagerung von prophasischen Chromosomen an den Nukleolus stützen, sind nicht beweisend —, so könnten doch einige Tatsachen im Sinne eines nicht ganz unabhängigen Ablaufs des Nukleolusabbaus und der Chromosomendifferenzierung interpretiert werden. Eines der eigentümlichsten derartigen Indizien zeigt der Vergleich der Metaphasen von *Spirogyra crassa* und *setiformis*. Bei *crassa* ist der Nukleolus während der Metaphase nahezu vollständig abgebaut, die Chromosomen besitzen das Maximum der „Reife“ (stärkste Verkürzung, größte Dicke, vollkommene Glättung); bei *setiformis* ist die Nukleolarsubstanz während der Metaphase noch wenig abgebaut, die Chromosomen sind noch lang, dünn und gewunden; erst die *Spalthälften* erreichen in dem Maß, als sie zusammen mit der immer mehr abnehmenden Nukleolarsubstanz an die Pole wandern, ihre stärkste Verkürzung und größte Dicke (GEITLER; die Bilder McALLISTERS zeigen das gleiche).

Dies alles ist \pm problematisch. Viel klarer sind die neu gewonnenen Erkenntnisse über die *Topographie* und *Genese* der Nukleolen höherer Pflanzen. Die Untersuchungen von HEITZ (1, 2) an Blütenpflanzen und Moosen bringen nicht nur eine vollkommene Lösung und eine Fülle neuer Zusammenhänge, sondern darüber hinaus wichtige Erkenntnisse des Chromosomenbaus überhaupt. Es zeigt sich, daß die Zahl und Größe der primär in der Telophase gebildeten Nukleolen für jede Art charakteristisch und konstant ist, und daß die Nukleolen eine gesetzmäßige

¹ Vgl. z. B. das eigentümliche Verhalten der Basidienkerne bei Basidiomyceten (VOKES).

² Z. B. bei Ascomyceten (VALKANOV).

Lage im Kern einnehmen, also z. B. in zwei Tochterkernen einer Art dem Spindeläquator, bei einer anderen Art den Spindelpolen genähert sind oder daß bei einer weiteren Art ein Nukleolus am Spindelpol, der andere vom Spindelpol entfernt liegt; außerdem sind die Nukleolen zusammengehöriger Tochterkerne symmetrisch zum Äquator orientiert. Diese Erscheinungen erklären sich daraus, daß die Nukleolen nicht an einer beliebigen Stelle im Kern, sondern in Beziehung zu bestimmten, und zwar zu den Trabantenchromosomen (HEITZ nennt sie kurz SAT-Chromosomen) entstehen. An diesen entstehen sie dort, wo der Faden den Trabanten mit dem eigentlichen Chromosomenkörper verbindet. Da die Zahl und Lage der Trabanten konstant ist (sie hängen am proximalen oder distalen Ende, am längeren oder kürzeren Schenkel), zeigen die Nukleolen die gleichen Gesetzmäßigkeiten.

Danach ist zu erwarten, daß jede Pflanze haploid mindestens ein SAT-Chromosom besitzt. Die Untersuchung von 33 *Vicia*-Arten (unter welchen bisher nur bei 6 Arten SAT-Chromosomen gefunden worden waren) zeigt, daß tatsächlich bei allen Arten SAT-Chromosomen vorkommen, und daß an ihnen die Nukleolen entstehen. Andererseits treten in abnormen, durch Störungen bei der Teilung entstandenen abgesplitterten Kernfragmenten, die zufällig *kein* SAT-Chromosom, mitbekommen haben, ebenfalls Nukleolen auf. Die Sachlage ist demnach folgende: „Immer wenn SAT-Chromosomen vorhanden sind, *müssen* an ihnen die Nukleolen entstehen. Die SAT-Chromosomen wirken begrenzend auf die Zahl, Lage und Größe der Nukleolen. Fehlen die SAT-Chromosomen, so können sich die Nukleolen trotzdem bilden.“ Die letzte Feststellung fußt zur Zeit nur auf pathologischen Befunden. Vielleicht kommt ihr aber allgemeinere Bedeutung zu¹. Ganz unabhängig davon ist als bedeutungsvolles Ergebnis festzuhalten, daß mit der Entstehung der Nukleolen an den Trabantenfäden der *Nachweis einer physiologischen, nicht genetischen Verschiedenheit von Chromosomen in ihrer Längsrichtung erbracht ist*².

Ähnlich wie die Frage nach der Natur des Nukleolus harren zwei andere häufig behandelte und sehr komplexe Probleme der Lösung: der *Mechanismus der Mitose* und die *Zellplattenbildung*. Ersteres sei unter Hinweis auf die anregende Darstellung SCHAEDES (2) (*Allium*,

¹ Es braucht wohl nicht besonders betont zu werden, daß die Bildung der Nukleolen wohl bei den meisten *Protisten* anders erfolgt (übrigens wurde kein einziges Objekt mit der von HEITZ erreichten Exaktheit untersucht) — ganz abgesehen davon, daß es auch *persistierende* Nukleolen zu geben scheint. Bei *Spirogyra crassa*, deren Chromosomensatz eine detaillierte Analyse gestattet, sind *zwei* Chromosomen mit trabantenartigen Anhängseln vorhanden; die primär gebildeten Nukleolen entstehen jedoch zu 7—12 oder mehr.

² Anm. bei der Korr. Ich konnte inzwischen an tetraploiden Wurzelspitzen von *Crepis capillaris* die Auffassung HEITZ' weitgehend bestätigen (Planta 17 1932).

Tradescantia u. a.) nur kurz berührt. SCHAEDE vertritt mit richtiger Vorsicht eine modifizierte *Strömungstheorie* (im Gegensatz zur *Zugfasertheorie* und *Stemmkörpertheorie*, BĚLĀR). Tatsächlich haben alle Theorien *einiges* für sich — TARNOWSKY hat neuerlich bei *Bellevallia*, *Naias* und *Crepis* Leitkörperchen der Chromosomen beschrieben —, im ganzen befriedigen sie nicht. — Bei Betrachtung der *Membranbildung* nach der Kernteilung ist ein meist zu wenig beachteter Unterschied zwischen Protisten und Kormophyten festzuhalten. Bei Protisten erfolgt — schematisch dargestellt — die Zellteilung endogen, indem sich innerhalb einer Mutterzelle durch Furchung zwei Protoplasten bilden, die sich jeder für sich behäuten (genau genommen gilt dies hauptsächlich für *primitive* Typen). Eine direkte Beziehung zur Kernspindel ist nicht vorhanden. Wo die Zellteilung der Kernteilung unmittelbar folgt und mit Querwandbildung verbunden ist, erfolgt diese *zentripetal*, entspricht also einer Furchung. Bei den Kormophyten ist die Querwandbildung typischerweise an die Kernspindel gebunden: es tritt ein „Phragmoplast“ auf, der *zentrifugal* wächst (bekanntlich gibt es aber vor allem bei der Pollenkornbildung der Angiospermen eine Reihe anderer Typen, also z. B. *simultane* Teilungen mit nachheriger Furchung, angelegte, aber sich wieder rückbildende Zellplatten u. a. m.). Es war wichtig, festzustellen, daß auch die Teilungen in Vorkeimen von Moosen und Farnen unter Phragmoplast- und Zellplattenbildung erfolgen; der rein äußerlichen Ähnlichkeit mit Fadenalgen steht also ein grundsätzlicher Unterschied gegenüber (PASCHER [4]). Die tatsächlichen Vorgänge bei der Zellplattenbildung sind allerdings im einzelnen nicht geklärt (JUNGERS und die dort angegebene Literatur; BĚLĀR meint auf Grund von Experimenten an *Tradescantia*, daß die Spindel = „Stemmkörper“ einen Querring erfährt und „noch vor der Einlagerung irgendwelcher membranbildenden Stoffe“ *durchgetrennt* wird). Es ist auffallend, daß Teilung durch „Zellplatten“ auch bei Conjugaten vorkommen soll (neuerdings nach McALLISTER bei *Spirogyra*). In Wirklichkeit handelt es sich zweifellos um Bildungen ganz anderer morphologischer Wertigkeit als bei den Kormophyten: die Zellplatten wachsen *zentripetal* und stehen in *keiner* unmittelbaren Beziehung zur Anaphase-spindel.

Während alle diese Problemkomplexe trotz mancher Kontroversen eine gewisse *Durchsichtigkeit* zeigen, kann man dies von den Fragen, die den Zellbau der *Bakterien* betreffen, nicht behaupten (vgl. das Sammelref. von PIETSCHMANN). Es handelt sich hier im großen um zwei Fragestellungen: Ist ein Zellkern vorhanden? Wenn nicht, wie ist die Zelle gebaut? Bei den außerordentlichen Schwierigkeiten, welche die geringe Größe der Untersuchung entgegengesetzt, ist es verständlich, daß eine beträchtliche Unsicherheit in der Beurteilung

beobachtbarer Strukturen herrscht. Demgegenüber ist eine prinzipielle, nicht nur terminologische Begriffsbestimmung nötig, vor allem dessen, was man mit Recht als Zellkern bezeichnen kann und soll. MORI¹ beschreibt neuerdings das Vorkommen eines „Kerns“. Dieser Kern teilt sich aber „amitotisch“. Faßt man das Problem morphologisch auf, so muß man sagen, daß ein Kern, der keine Chromosomen ausbildet, kein Kern ist. Ein solcher Kern kann sich auch nicht *amitotisch* teilen: denn dieser Ausdruck gibt nur einen guten Sinn in Fällen, wo sich das betreffende Gebilde wenigstens potentiell *mitotisch* teilen kann. In anderen Fällen handelt es sich um eine unberechtigte Übertragung bekannter und bestimmt begrenzter Vorstellungen auf unbekanntes Gebiet. In diesem Sinn wurde ein Kern bei Bakterien bisher *nicht* zweifelsfrei *nachgewiesen*. Sein Vorhandensein ist aber mit größter Wahrscheinlichkeit auch *aus allgemeinen Gründen auszuschließen*. Dies leuchtet unmittelbar ein, wenn man an den Einfluß der absoluten Größe auf die Organisation der Zelle denkt und versucht, sich vorzustellen, was eine derartige Verkleinerung einer Spindel samt Chromosomen für physikalische Konsequenzen hätte (GEITLER [3]). Es ist gewiß kein Zufall, daß die Pilze mit ihren extrem kleinen Zellen niedrige Chromosomenzahlen besitzen (dagegen spricht *nicht*, daß etwa *Crepis capillaris* nur drei Chromosomen besitzt, denn diese Gedankengänge sind nicht umkehrbar); und es ist wohl auch kein Zufall, daß die nach den Bakterien nächst größeren Blaualgen erwiesenermaßen keine Kerne führen (GEITLER [3], Allg. Teil). — Eine ganz andere Frage ist es, ob die Bakterienzelle dem Chromatin der Kerne chemisch gleiche oder ähnliche Körper enthält. Dies wurde tatsächlich zu verschiedenen Malen \pm überzeugend bewiesen. Die Bakterien verhalten sich also aller Wahrscheinlichkeit nach ähnlich wie die Blaualgen: es fehlt die Differenzierung in Karyo- und Zytoplasma, an ihre Stelle tritt eine grundsätzlich andere Organisation, deren hauptsächliches Merkmal in einer undifferenzierteren Ausbildung von Kernäquivalenten besteht. Bei den Blaualgen kommt dazu eine gegenüber allen anderen Pflanzen einfachere Gestaltung von Chromatophorenäquivalenten, nämlich das sog. Chromatoplasma, welches physiologisch, nicht aber morphologisch einem Chromatophor entspricht.

Literatur.

- BĚLĀR, K.: Z. Zellforsch. **10** (1929). — BELLING, J.: (1) Nature **125** (1930). — (2) Univ. California Publ. **16** (1931). — BOSE, S. R.: Ann. of Bot. **55** (1931).
 CONARD, A.: (1) C. R. Congr. Nat. Sc. Brux. **1930/31**. — (2) C. R. Soc. Biol. Paris **107** (1931).
 DANGEARD, P. A.: (1) Le Botaniste, sér. 22, **5** (1930). — (2) Ebenda **22**, **6** (1931).
 — DEFLANDRE, G.: Ann. Prot. **3** (1931). — DRACINSCHI, M.: Ber. dtsch. bot. Ges. **48** (1930). — Bul. Fac. Cernauti **5** (1931).

¹ Die Arbeit war mir im Original nicht zugänglich.

- EICHHORN, A.: Arch. de Bot. 5 (1931). — EICHHORN, A., u. R. FRANQUET: Bull. Mus., 2. sér. 3 (1931).
- GEITLER, L.: (1) Arch. Protistenkunde 68 (1929). — (2) Ebenda 71 (1930). — (3) Rabenh. Krypt.-Fl. 14 (1930). — (4) Arch. Protistenkunde 69 (1930). — (5) Naturwiss. 18 (1930). — GRÉGOIRE, V.: Acta roy. belg., 5. sér. 17 (1931). — GULLERMOND, A.: Protoplasma (Berl.) 9 (1930).
- HALL, P. R.: Ann. Prot. 3 (1931). — HALL, P. R., u. R. F. NIGRELLI: J. Morph. a. Physiol. 51 (1931). — HEITZ, E.: (1) Ber. dtsh. bot. Ges. 47 (1929). — (2) Planta 12 (1931). — (3) Ebenda 15 (1931). — HIGGINS, M.: Ann. of Bot. 44 (1930). — HORNE, A. S. Ebenda 44 (1930).
- JUNGERS, V.: Cellule 40 (1931).
- KAUFMANN, B. P.: Amer. Naturalist 65 (1931). — KORSCHIKOFF, A. A.: Bot. Zbl. (Beih.) Abt. 1, 46 (1930). — KUHN, E.: Ber. dtsh. bot. Ges. 47 (1929). — KRETSCHMER, L.: Arch. Protistenkunde 71 (1930).
- MCALLISTER, F.: Amer. J. Bot. 18 (1931). — MILOVODOV, P. F.: Arch. Protistenkunde 73 (1931). — MORI, N.: Rev. Hig. San. pec. 21 (1931). — MÜHLDOERF, A.: (1) Biol. generalis (Wien) 6 (1930). — (2) Bot. Arch. 1930. — (3) Bot. Zbl. (Beih.) Abt. 1, 47 (1930). — (4) Ber. dtsh. bot. Ges. 49 (1931).
- OHASHI, H.: Bot. Gaz. 90 (1930).
- PASCHER, A.: (1) Arch. Protistenkunde 72 (1930). — (2) Jb. Bot. 73 (1930). — (3) Biol. Zbl. 50 (1930). — (4) Proc. V. Int. Bot. Congr. Cambridge 1930. — (5) Arch. Protistenkunde 73 (1931). — (6) Bot. Zbl. (Beih.) Abt. 1, 49 (1932). — PASCHER, A., u. J. PETROVÁ: Arch. Protistenkunde 74 (1931). — PIETSCHMANN, K.: Arch. Mikrosk. 2 (1931).
- SCHAEDE, R.: (1) Ber. dtsh. bot. Ges. 48 (1930). — (2) Beitr. Biol. Pflanz. 19 (1931). — SCHUSSNIG, B.: Planta 13 (1931). — SHARP, L. W.: Bot. Gaz. 88 (1929). — SHINKE, N.: Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. 5 (1930). — STOLLEY, I.: Z. Bot. 23 (1930).
- TAYLOR, W. R.: Amer. J. Bot. 18 (1931). — TELEZYŃSKY, H.: Acta Soc. Bot. Pol. 7 (1930). — TRANKOWSKY, A.: Z. Zellforsch. 10 (1930).
- VALKANOV, A.: Arch. Protistenkunde 74 (1931). — VOKES, M. M.: Bot. Gaz. 91 (1931). — VLK, W.: Bot. Zbl. (Beih.) Abt. 1, 48 (1931). — VOLKONSKY, M.: C. R. Soc. Biol. Paris 105 (1930).

2. Morphologie, einschließlich Anatomie.

Von WILHELM TROLL, Halle (Saale).

Mit 7 Abbildungen.

I. Bryophyten.

a) Lebermoose. Mit der Morphologie des *Thallus der Marchantiales* beschäftigen sich Arbeiten von MENGE und ORTH (1, 2). Ersterer gibt eine eingehende Darstellung der *Thallusentwicklung* von *Marchantia polymorpha* und *Plagiochasma rupestre*. ORTH hat speziell die *Luftkammerentwicklung* der Marchantiaceen und Ricciaceen untersucht und wohl endgültig geklärt. Danach gibt es zweierlei Typen von Luftkammern: 1. solche, die *endogen*, als Interzellularräume entstehen (*Marchantia* und *Preissia*), und 2. solche, die *exogen* sich bilden (alle übrigen Marchantiaceen), wobei aber nicht, wie LEITGEB annahm, Einsenkung und Überwachsung eines ursprünglich an der Oberfläche des Thallus gelegenen Punktes, sondern richtige *Membranspaltung* stattfindet. Dem letzteren Verhalten schließen sich auch die Ricciaceen an. Was die Auffassung der „LEITGEBschen Reihe“ anlangt, so entscheidet sich ORTH auf Grund der Ausbildung des vegetativen Thallus für Progression, möchte also die Ricciaceen als relativ ursprüngliche Formen angesehen wissen. Nach Untersuchungen über die *Entwicklungsgeschichte des Sporophyten* bei den Marchantiales von denen *Grimaldia*, *Plagiochasma*, *Oxymitra* und *Marchantia* genauer geschildert werden, schließt sich MEYER (1, 2), was den Sporophyten der Ricciaceen anlangt, der Auffassung GOEBELS an, daß diese Gruppe ans Ende der LEITGEBschen Reihe zu stellen ist.

Über die *anakrogynen Jungermaniaceen* handeln Arbeiten von CHALAUD, STUDHALTER und TROLL. CHALAUD (1) gibt eine ins einzelne gehende Monographie von *Fossombronia pusilla*, STUDHALTER beschreibt die Entwicklung des Thallus von *Riella americana*, und TROLL (7) macht ergänzende Mitteilungen über *Hymenophyllum malaccense*, namentlich dessen bislang unbekannte männliche Sexualäste und Sporogone, womit diese Art endgültig von *Hymenophyllum Phyllanthus*, mit der sie früher verwechselt wurde, abgegrenzt ist. Beide schließen sich auch in ihrer Gesamtverbreitung insofern aus, als *H. malaccense* dem malaiisch-papuanischen Gebiet angehört, während *H. Phyllanthus* auf Australien und die umliegenden Inseln beschränkt ist (TROLL [9]).

Bei den *akrogynen Jungermaniaceen* ist in erster Linie auf die zusammenfassende Darstellung der *Hüllorgane* um Archegonien und Sporogone von KNAPP (1) hinzuweisen, der in einer ergänzenden Notiz

auch die Frage zu beantworten sucht, inwieweit die Entwicklung des Perianths von der Befruchtung abhängig ist (KNAPP [2]). Über die Entstehung der *Blattflächenstellungen* besonders der akrogynen Formen handelt BUCH, der die Vorstellungen LEITGEBES berichtigt. Die Entwicklungsgeschichte des Gametophyten von *Lophocolea cuspidata* und *Chiloscyphus polyanthus* beschreibt eingehend CHALAUD (2). Des weiteren bringt CARL Beiträge zur Kenntnis der Gattungen *Syzygiella* und *Jamesoniella*. Mit *Plagiochila* zusammen bilden diese eine Entwicklungsreihe, an deren Anfang *Syzygiella* steht.

b) **Laubmoose.** Hier sind zu nennen die aus der Schule von P. CLAUSSEN hervorgegangenen Dissertationen von OBERHEIDT und GAUSE über *Protonemaentwicklung* und von WENDEROTH über den *Sporophyten* von *Polytrichum juniperinum*. An letzterer Arbeit seien die zahlreichen instruktiven Abbildungen hervorgehoben.

Mit besonderem Nachdruck weisen wir auf die Darstellung der *Anatomie der Laubmoose* durch LORCH hin.

II. Pteridophyten.

a) **Filicales.** Die neuere morphologische Literatur über diese Gruppe bezieht sich fast ausschließlich auf die *Blattbildung*. HOWE macht Angaben über die Entstehung der Blattprimordien aus den Scheitelzellsegmenten bei *Ceratopteris thalictroides*. Über „*Farne mit punktierten Blättern*“ (*Polypodiumarten*, z. B. *P. crassifolium*, *P. punctatum*) schreibt GOEBEL (2). Es handelt sich um eine Erscheinung, die auf eine Entwicklungshemmung zurückgeht. Die „Punkte“, nicht zu verwechseln mit den Hydathoden bzw. Kalkschuppen auf der Blattoberseite, sind *Prosori*, d. h. sie bezeichnen die Stellen, an denen unter günstigen Bedingungen die Sori auftreten. Eine weitere Arbeit GOEBELS (1) hat „*Ähnlichkeiten und Parallelbildungen*“ bei Farnen zum Gegenstand. Besprochen werden vor allem Ähnlichkeiten in der Blattgestalt, die bei Farnen verschiedener Verwandtschaftskreise vorkommen und vielfach zu unrichtiger Einordnung der betreffenden Formen ins System geführt haben, ferner die heterophyllen *Trichomanesarten*, die Verzweigung bei Hymenophyllaceen und die monangischen Sori von *Cheilanthesarten*.

Veranlassung zu einer Untersuchung über die Anordnungsverhältnisse der Sporangien von *Aneimia* gab GOEBEL (4) das Verhalten einer „neotenen“ Form dieser Gattung aus Venezuela, deren fertile Blattabschnitte die sonst bei *Aneimia* übliche starke Umbildung gegenüber den vegetativen Teilen nicht zeigten. Es ergaben sich unter anderem Anhaltspunkte dafür, daß die „*Sorophore*“ von *Aneimia* dem Sorus anderer leptosporangiater Farne gleichwertig sind. Bei diesen steht der Sorus ursprünglich am Ende eines Nerven und kommt dadurch zustande, daß statt eines Sporangiums rings um den Nerven mehrere gebildet werden. Entsprechend können bei *Aneimia* Übergänge vom Einzelsporangium zum Sorophor nachgewiesen werden. Eigenartige Sorusformen („*Runensori*“) besitzt ein von

GOEBEL (3) als *Campylogramme Trollii* beschriebener Farn aus Sumatra, der nach HOLTUM identisch ist mit *Aspidium Maingayi* (BAKER) Holtt., aber doch wohl besser als Vertreter einer besonderen Gattung behandelt wird.

Untersuchungen über die Entwicklung des Rhizoms und der Wurzeln von *Osmunda cinnamomea* teilt CROSS mit, über die Entstehung der Adventivwurzeln bei *Ceratopteris thalictroides* vergleiche man die Arbeit von HOWE.

b) Equisetales. Einzelheiten über die *Prothallienentwicklung* verschiedener Arten (*Equisetum kansanum*, *E. telmateja*, *E. palustre*, *E. limosum*, *E. variegatum*) finden sich bei WALKER, STREY und RUMBERG.

c) Isoëtales. LIEBIG (1) gibt „Ergänzungen zur Entwicklungsgeschichte von *Isoëtes lacustre*“ und im Anschluß daran (2) einige experimentelle Befunde, welche zeigen, daß die *Ligula* der Blätter ein lebensnotwendiges Organ ist, das in der Hauptsache für die Stoffaufnahme in Frage kommt.

III. Spermatophyten.

a) Wurzel. In zwei Arbeiten von TROLL (3, 4) werden die *Bewurzelungsverhältnisse der Mangroven*, besonders von *Sonneratia* und

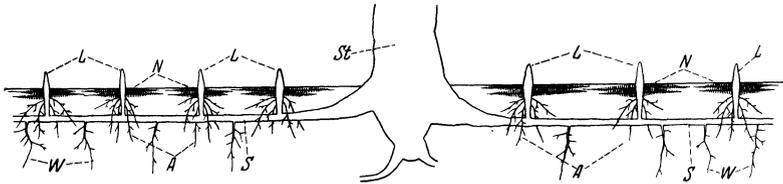


Abb. 1. Schematisierte Darstellung der Bewurzelungsverhältnisse von *Sonneratia*. St Stammbasis, S Strangwurzeln, W deren abwärts wachsende Seitenwurzeln. Sonstige Erklärungen im Text. (Original.)

Bruguiera, behandelt. Über die epigäischen Wurzelorgane anderer Vertreter der Mangrovevegetation werden dagegen nur vorläufige Angaben gemacht, so namentlich über *Ceriops*, der bisher „Luftwurzeln“ entweder überhaupt abgesprochen oder „Spargelwurzeln“ vom Typ derjenigen von *Avicennia* zugeschrieben wurden. Die Pflanze besitzt aber ähnliche Wurzelkniee wie *Bruguiera*.

Neu für die Mangrovevegetation ist die Bombacacee *Camptostemon aruense* Becc., deren Wurzeln sehr eigentümliche, verholzte und vielfach sehr unregelmäßig gestaltete Knorren über dem Boden entwickeln.

Die Analyse des Wurzelsystems von *Sonneratia* (Abb. 1) hat ergeben, daß die Luftwurzeln (L) als Seitenwurzeln horizontal im Boden streichender „Strangwurzeln“ (S) entstehen und vor allem als Träger der feineren Bewurzelung, der „Nährwurzeln“ (N), in Betracht kommen, die aus den Luftwurzeln in dem Maße neu gebildet werden, als diese durch fortschreitende Sedimentation in den Boden geraten. Es befindet sich also unmittelbar unter der Bodenoberfläche ein „Nährwurzelnhorizont“. Aus den älteren, von Nährwurzeln bereits entblößten Teilen der Luftwurzeln gehen mehr oder minder steil nach abwärts gerichtete Seitenwurzeln, die sog. „Ankerwurzeln“ (A), hervor. Diese ganze Organisation des Wurzelsystems ist eine Anpassung an die Aufhöhung des Bodens im Bereich der Mangrove¹. Eine ähnliche Differenzierung des Wurzelsystems findet bei den Arten der Gattung *Bruguiera* statt, bei der die Strangwurzeln aber nicht Luft-

¹ Vgl. weiterhin den Art. „Ökologie“.

wurzeln im eigentlichen Sinn entwickeln, sondern lediglich knieartig über den Boden treten. Die Kniee sind es auch, an denen allein Seitenwurzeln in größerer Zahl auftreten.

Sehr interessant ist bei den erwähnten Mangroven die Abhängigkeit der *anatomischen Ausbildung der Wurzeln* von den äußeren Faktoren des Standortes. Besonders in die Augen fällt die geringe Entwicklung des Holzkörpers an den im Boden befindlichen Teilen des Wurzelsystems. Nur dort, wo die Wurzeln über den Boden treten, erfährt der Holzkörper eine stärkere Entwicklung. So erklärt sich die spindelförmige Gestalt der Luftwurzeln von *Sonneratia* und das einseitige Dickenwachstum des Holzkörpers an den Wurzelknien von *Bruguiera* und *Ceriops*. Auch die primäre Rinde und das Periderm sind verschieden ausgebildet, je nachdem die Wurzeln sich im Boden oder in der Luft befinden.

Auf die Arbeit von DIETZ über die unterirdischen Organe tropischer Erdorchideen wird unten zurückzukommen sein.

MEYER behandelt die Frage nach der Unterscheidung zwischen *diaplektischen und radialen Leitbündeln*. Erstere gehören den Lycopodiaceen an und werden als Leitbündeltypus eigener Art betrachtet. Es bestehen zwar gewisse Ähnlichkeiten zwischen ihnen und den radialen Leitbündeln der Wurzeln höherer Gewächse, sie sind jedoch nicht groß genug, um die Abgrenzung des diaplektischen Typus als ungerechtfertigt erscheinen zu lassen.

b) Blatt. Von *anatomischen Studien* an Blättern seien angeführt LEANDRI: Einzelheiten über die Blattstruktur der Thymelaeaceen; WERNER: Haar- und Cystolithenscheiben in Blattgeweben bei Urticales, *Bryonia dioica* und *Zermeria longipetiolata*; CHORINSKY: Emergenzen in den Achseln der Blätter bei Portulacaceen und Cactaceen, deren Auftreten und Bau als weiterer Beweis für die nahe Verwandtschaft der beiden Familien angesehen wird; PONGRAČIĆ: Ähnlichkeit in der Anordnung des Sklerenchyms in Stamm und Blattstiel verschiedener Gesneraceen.

ZIMMERMANN befaßt sich eingehend mit den *extrafloralen Nektarien* der Angiospermen und bringt u. a. eine Topographie und Anatomie dieser Nektarien, die besonders häufig an Blättern, aber auch an der sprossachse (z. B. *Eragrostis*arten) auftreten.

IMAMURA untersucht die Dorsiventralität der unifazialen Blätter von *Iris japonica* und findet, daß die Ausbildung des Assimilationsgewebes in ähnlicher Weise vom Licht induziert wird wie bei *Thuja*-arten.

In einer theoretischen Erörterung kommt WINKLER in Übereinstimmung mit anderen Autoren zu dem Ergebnis, daß der Kotyledo der Monokotylen ein einfaches Blattorgan darstellt: die Monokotylen sind nicht synkotyl, sondern echt *monokotyl*.

Wenig Neues bringen die ausgedehnten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen FOSTERS (1, 3) über die Blattbildung von *Aesculus Hippocastanum* und *Carya Buckleyi*. Die Blattbildung von *Carya cordiformis* hat LANGDON geprüft. DOMINS Ausführungen über die „Phylogenie des Phylloms“ tragen durchaus spekulativen Charakter und dürften kein größeres Interesse bieten.

Zur Morphologie des Citrusblattes bemerkt UPHOF, daß gelegentlich dreizählige Blätter und Übergänge zu solchen vorkommen, sich also die einfachen Blätter von zusammengesetzten herleiten dürften, von denen nur die Endfieder erhalten bleibt.

In einem Beitrag zur Feldtheorie von GURWITSCH verfolgen SMIRNOV und ZHELOCHOVTSEV die Altersveränderungen der Blattform bei *Tropaeolum majus* und finden einen mathematischen Ausdruck dafür im Konchoidenprinzip.

Mit der Blattbildung von *Hedera* befassen sich Arbeiten von TOBLER und KRANZ. Die Gestalt älterer Keimblätter zeigt danach eine deutliche Annäherung an die Form der gelappten Primärblätter. Die Verschiedenheit von Primär- und Folgeblättern ist nicht veranlaßt von Außenfaktoren, sondern ein Ausdruck von Helikomorphie, auf welche die äußeren Bedingungen nur auslösend einwirken.

DIELS gelingt eine Beeinflussung der normalen Blattfolge von *Asarum europaeum* durch Entblätterung, wodurch sonst zu Niederblättern sich ausgestaltende Anlagen in Laubblätter übergeführt werden, denen allerdings noch Niederblattcharaktere anhaften.

In Anlehnung an den Speziesnamen der *Alchemilla diplophylla* bildet TROLL (6) die Bezeichnung „*Diplophyllie*“ für jene Formen der Laubblätter, deren Spreite durch basale oder längs orientierte Anhängsel verdoppelt erscheint. Es gehören zu den diplophyllen Pflanzen einige Araceen (*Helicodiceros*, *Helicophyllum*), die *Caltha*-arten der südlichen Hemisphäre (besonders *C. dioneaeifolia*, *limbata* und *appendiculata*) sowie die eigenartige andine *Alchemilla diplophylla*, die erstmals genauer beschrieben und abgebildet wird. Die Längslamellen der Blattspreite dieser Pflanze erweisen sich auf Grund der morphologischen Analyse des Blattbaues als „solide Knospenfalten“, die bei den typischen Alchemillen an der Basis der Hohlfalten lediglich angedeutet sind. Auch bei *Helicodiceros* und *Caltha* steht die Diplophyllie mit der Knospenlage im Zusammenhang: unter dem Einfluß der unifazialen Struktur des Blattstieles behalten Teile der Spreite die Knospenlage bei und erscheinen am ausgewachsenen Blatt als spreitenverdoppelnde Anhängsel.

Über die *Morphologie der Ranken* der Cucurbitaceen und Passifloraceen hat HAGERUP erneut Untersuchungen angestellt. Die Befunde GOEBELS, TRINGKELDS und NEITSCHS an Cucurbitaceen bedürfen nach ihm, was die Auffassung der Einzelblüte und die Stellung der Vorblätter anlangt, einer Korrektur. Bei den Passifloraceen wären nach HAGERUP die Ranken ähnlich gebaut wie bei den Cucurbitaceen.

Schließlich sollen noch die Studien LLOYDS über Gestalt- und damit verbundene Funktionsverschiedenheiten der Schläuche verschiedener *Utricularia*-arten erwähnt werden.

c) **Sproß.** Infolge seiner Gliederung in Knoten und Internodien erweckte der Sproß der höheren Gewächse bei älteren Botanikern den Eindruck, als handle es sich nicht um einen einheitlichen Vegetations-

körper, sondern um ein System, das durch fortgesetzte Wiederholung eines bestimmten, bald als sproßglied, bald als Blatt aufgefaßten Bauelements zustande kommt. Diese elementare Einheit wurde von GAUDICHAUD als „Phyton“ bezeichnet. Die Phytiontheorie fand bis in die neueste Zeit herein Vertreter. SCHOUTE unterzieht die Frage einer historischen und kritischen Würdigung mit dem Ergebnis, daß der „Phytonismus“ als erledigt zu betrachten sei.

Eine eingehende Arbeit über die Differenzierung der sproßscheitelmeristeme von Dikotylen von HELM scheint endgültig Klarheit in die früher viel diskutierte Verhältnisse der Entstehung des Leitgewebes aus dem Urmeristem der sproßvegetationspunkte zu bringen. Entscheidend daran ist der durchgehende Nachweis eines sog. „primären Meristemringes“, einer ringförmigen Zone meristematischen Gewebes, welche nach der Mark- und Rindendifferenzierung als Rest des Meristems der Vegetationsspitze erhalten bleibt und erst etwas später als das ihn umgebende Gewebe in das Stadium der Differenzierung eintritt. Aus ihr geht nachher das Leitungsgewebe hervor. Es wird aus dem Vorhandensein eines solchen Meristemringes aber auch das Auftreten des Interfaszikularkambiums verständlicher, das jenen Teilen des Ringes seinen Ursprung verdankt, die nicht zur Bildung von Leitgewebe verbraucht wurden und zunächst parenchymatisches Gewebe lieferten. Der Umstand, daß sie den meristematischen Zustand später als das umgebende Grundgewebe verlassen, macht es wahrscheinlich, daß der embryonale Charakter latent in ihnen erhalten bleibt, um bei der Entstehung des Interfaszikularkambiums wieder zum Durchbruch zu kommen.

Diese neu gewonnenen Vorstellungen vom Meristemring lassen auch die stark zersetzte HANSTEINSche Histogentheorie in einer neuen, besser fundierten Form auferstehen. HELM schlägt folgende Einteilung und Benennung der histogenetischen Gewebezonen vor: *Dermatogen* für den die Epidermis liefernden Anteil, *Phloeogen* für den die primäre Rinde liefernden Anteil, *Meristemring* für den hauptsächlich das Leitungsgewebe und das Interfaszikularkambium liefernden Anteil und *Metrogen* für den das Mark liefernden Anteil.

Untersuchungen über das Dickenwachstum der Gymnospermen und holzigen Dikotylen hat in Anlehnung an die Gedanken von KOSTYTSHEV, aus denen auch die HELMSche Arbeit hervorwuchs, CARSTENS ausgeführt. Ferner sei genannt die Dissertation von MAASS über den Stammaufbau einiger Crassulaarten.

Blattstellungsfragen unter morphologischen Gesichtspunkten behandelt von VEH (1). Im Mittelpunkt steht das Problem der Blattanordnung bei *Costus*. Entgegen den Angaben HIRMERS wird die Anschauung GOEBELS bestätigt, daß die scheinbar einzeilig gewundene Blattanordnung dieser Pflanzen aus zweizeilig gewundener Anordnung der Blätter sich herleitet.

Was die *Blattstellung an den Achsel sprossen der Monokotylen* anlangt, so kann man unterscheiden zwischen medianer Distichie, transversaler Distichie und spirodromer Distichie, welche letztere entweder aus medianer oder transversaler

(wie bei *Costus*) Distichie heraus zustande kommt. Das den Achselsprossen vieler Monokotylen eigentümliche *adossierte Vorblatt* ist im Falle medianer Distichie als einheitliches Blattorgan aufzufassen; bei transversaler Distichie fehlt entweder ein adossiertes Vorblatt ganz oder es stellt ein zweikeiliges Doppelgebilde dar, das aus zwei lateralen Blättern bestehend aufzufassen ist. Wie GOEBEL (5, S. 95) hervorhebt, ist die Doppelnatur des Vorblattes manchmal auch daran zu erkennen, daß beide Blattanlagen noch einen Achselsproß haben. GOEBEL betrachtet übrigens das adossierte Vorblatt der Monokotylen auch in den Fällen als Verwachsungsprodukt, wo es in der darauffolgenden Blattanordnung (mediane Distichie) nur als *ein* Blatt zählt.

Hinsichtlich der *Blattstellung von Peperomia* kommt VON VEH zu einer von derjenigen SCHOUTES abweichenden Ansicht. SCHOUTE leitet im Gegensatz zu GOEBEL die Wirtelstellung aus zerstreuter Blattstellung ab; v. VEH dagegen kann zeigen, daß die Auffassung GOEBELS zu Recht besteht, wonach die sekundäre Wirtelstellung bei *Peperomia* aus dekussierter Blattanordnung abzuleiten ist.

Umkehrung der Blattstellung wird von *Costus* und *Cordyline* angeführt. Eine Nachuntersuchung ergab jedoch für *Cordyline*, daß hier die Umkehrung nur vorgetäuscht wird und in Wirklichkeit Sympodienbildung mit antidromer Richtung der Grundspirale am Seitensproß vorliegt (v. VEH [2]).

DIETZ führte morphologisch-anatomische Untersuchungen an den unterirdischen Organen tropischer Erdorchideen aus. Neben Wurzelknollen kommen vor allem auch Sproßknollen vor, die stets aus mehreren Internodien bestehen. Dazu werden ergänzende Angaben über die echten und funktionellen Velamina sowie über Auftreten, Grad und Lokalisation der Verpilzung gemacht.

Eine Arbeit über den Ursprung der Kollateralknospen bei den Allioideen veröffentlicht MARTINOVSKÝ. Er möchte die sog. Kollateralzwiebeln dieser Pflanzen als Infloreszenzen angesprochen wissen, deren Blüten in Zwiebeln umgewandelt wurden. Die Zwiebelbildung der Scilleen ist Gegenstand einer umfangreichen Studie von CHOUARD.

Eine wesentliche Förderung hat die *Morphologie der Infloreszenzen* in der letzten Zeit erfahren, namentlich durch GOEBELS (5) Buch „Blütenbildung und Sproßgestaltung“. Dazu kommen einige kleinere Arbeiten anderer Autoren.

GOEBEL unterscheidet zwischen blühenden Sprossen, Infloreszenzen und Anthokladien. Während an einem „*blühenden Sproß*“ die vegetative Ausbildung bei Erlangung von Blühreife sich nicht oder doch nicht wesentlich ändert, die Blüten also in den Achseln von Laubblättern stehen, sind die Tragblätter der Blüten an *Infloreszenzen* hochblattartig ausgebildet, wenn sie nicht überhaupt fehlen. Wir verstehen also unter einer Infloreszenz ein blütenbildendes Sproßsystem, das von der vegetativen Region der Pflanze durch seine Blattbildung unterschieden ist. Dazu kommt, daß normalerweise eine vegetative Weiterentwicklung nicht stattfindet.

Als *Anthokladien* endlich bezeichnet GOEBEL sympodiale Sproßsysteme, bei denen ein regelmäßiger Wechsel von vegetativer Entwicklung und Blütenbildung sich vollzieht, dergestalt, daß jede Sproßgeneration neben einer terminalen Blüte bzw. Infloreszenz auch Laubblätter hervorbringt. Die Anthokladienbildung ist außerordentlich weitverbreitet, als Beispiele seien etwa *Mesembrianthemum*- und

*Pelargonium*arten genannt. Daneben gibt es, mitunter an ein und derselben Pflanze (*Geranium Robertianum*), Übergänge zwischen Anthokladien- und Infloreszenzbildung.

Infolge des Besitzes von Laubblättern werden die Anthokladien, im Gegensatz zu den Infloreszenzen, die heterotroph, d. h. auf Kosten der vegetativen Phase leben, weitgehend autotroph sein. Dies kommt namentlich in solchen Fällen zur Geltung, wo die Anthokladien als dorsiventrale Seitenäste einem radiären „Unterbau“ ansitzen, z. B. bei *Atropa Belladonna* und *Euphorbia Lathyris*. Sie sind hier reich beblättert, und die Zahl der an ihnen befindlichen Laubblätter übertrifft bei weitem die des Unterbaus. Es kann deshalb, wie dies bei den anisophyllen Euphorbien der Fall ist, der Unterbau der Reduktion verfallen

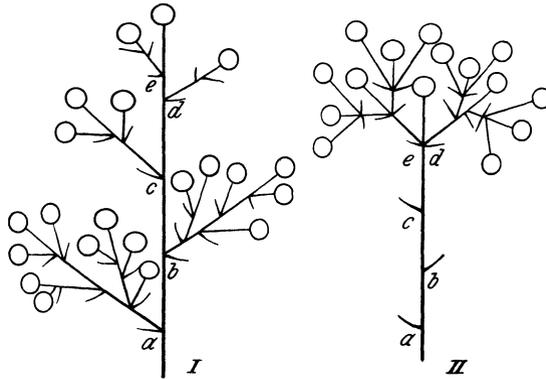


Abb. 2. Schema zur Erläuterung der Beziehungen zwischen racemösen (I) und zymösen (II) Infloreszenzen, Erklärung im Text. (Nach GOEBEL.)

und nur wenig Blätter tragen, ohne daß gleichzeitig die Anthokladien kümmern müßten, im Gegenteil: diese kommen an solchen Pflanzen erst recht zur Geltung.

Von grundlegender Bedeutung ist die Aufklärung der Beziehungen zwischen racemösen und zymösen Infloreszenzen, die sich am besten erläutern lassen, wenn wir von einer traubig-rispigen Infloreszenz mit Endblüte, wie sie etwa bei *Campanula*arten vorkommt, ausgehen (Abb. 2). Es ist eine durchgehende Hauptachse vorhanden, die unterhalb der Endblüte mit den Brakteen *a*, *b*, *c*, *d*, *e* besetzt ist und aus den Achseln derselben Seitensprosse entwickelt hat, die, ihrerseits wieder mit Terminalblüten endigend, mehr oder minder reich verzweigt sind. Im allgemeinen werden die unteren Seitenäste stärker verzweigt sein als die höher stehenden (*basitone* Förderung).

Das Schema einer zymösen (dichasialen) Infloreszenz (Abb. 2 II) erhalten wir, wenn mit Abb. 2 I folgende Veränderungen vor sich gehen: 1. Wegfall der Auszweigungen aus den Brakteen *a*, *b* und *c*, so daß nur die beiden Seitenäste unter der Endblüte (aus *d* und *e*) übrig-

bleiben; 2. Unterdrückung des Internodiums zwischen den Brakteen *d* und *e*, so daß diese zu einem zweizähligen Wirtel zusammenrücken; 3. stetige Wiederholung des an der Hauptachse zu beobachtenden Verzweigungsmodus an den Seitenachsen. Die zymösen Infloreszenzen unterschieden sich also von den razemösen hauptsächlich dadurch, daß die Verzweigung in ihnen streng *akroton* erfolgt und in dieser Form auch an den Seitenachsen sich wiederholt. Es ist also vor allem eine Veränderung in der Polarität, welche die Verschiedenheit des razemösen und zymösen Typus der Infloreszenzbildung bedingt. Es ist selbstverständlich, daß beide Formen nicht immer streng voneinander abgegrenzt werden können. Lehrreich sind in dieser Hinsicht die von GOEBEL eingehend dargestellten Infloreszenzen der Campanulaceen, namentlich von *Canarina campanulata*.

Die Formen des zymösen Infloreszenztypus (Dichasium, Wickel, Schraubel, Fächer, Sichel) werden von den verschiedenen Möglichkeiten der lateralen Symmetrie überhaupt, besonders der Dorsiventralität, der Pendel- und Schraubensymmetrie beherrscht. Die Dichasien sind radiär, die Wickel dorsiventral mit Pendelsymmetrie, die Fächer bilateral mit Pendelsymmetrie, die Schraubeln radiär geschraubt, die Sichel bilateral geschraubt und exotroph. Die razemösen Infloreszenzen weisen demgegenüber nur radiäre, bilaterale und dorsiventrals Formen auf.

Vielfach kommt es in den Infloreszenzen zu einer Vermehrung der Blütenzahl durch sog. *Vorder- und Flankenblüten*. Man könnte sie auch als *Beiblüten* bezeichnen, da sie in ihrem Auftreten den vegetativen Beisprossen durchaus entsprechen. Besonders häufig sind Vorderblüten, d. h. solche, welche an seitlichen Infloreszenzen auf der *Außenseite* hinzukommen (Exotrophie). Sie spielen besonders im Formenkreis der Cyrtandreen (Gesneraceae) sowie bei den Labiäten und Scrophulariaceen eine so große Rolle, daß ohne sie der Gesamtaufbau der Infloreszenz vielfach dunkel bleiben muß. Als Beispiel sei *Monophyllaea Horsfieldii* angeführt. Die Infloreszenzen dieser Pflanze sind zugleich ein Beispiel für *kongenitale Sympodienbildung*. Es ist ein nach unten eingekrümmter (also dorsiventraler) Vegetationspunkt (S in Abb. 3I) vorhanden, der auf seiner Oberseite Blütenpaare (1, V_1 ; 2, V_2 ; 3, V_3 ; 4, V_4 ; 5, V_5 ; 6, V_6) in wickeliger Anordnung ausgliedert. Die Blüten sprossen also *nicht auseinander* hervor, sondern aus einer einheitlichen meristematischen Gewebemasse. Würde jeweils nur eine Blüte entstehen, so wäre das ganze System eine einfache Wickel. So aber treten die Blütenanlagen paarweise aus dem Meristem hervor. Diese Anordnung erklärt sich nach GOEBEL auf Grund des Schemas Abb. 3 II. Die Blüten 1—6 bilden eine Wickel. Jede von ihnen aber hat noch eine Beiblüte (Vorderblüte, V_1 — V_6), die unmittelbar nach ihr entsteht und so das paarweise Erscheinen der Blüten

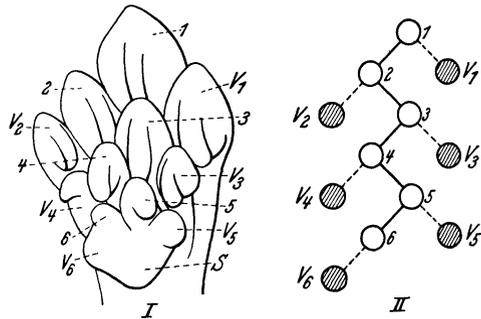


Abb. 3. *Monophyllaea Horsfieldii*.
I Junge Infloreszenz von oben, stark vergr. II Schema dazu.
Die Bezeichnungen in I entsprechen denen in II.
(Nach GOEBEL.)

am Vegetationspunkt verständlich macht. Man sieht also, daß die Beiblüten sich am Aufbau der Infloreszenz recht wesentlich beteiligen können.

Eine eingehende Würdigung läßt GOEBEL den höchst merkwürdigen *Infloreszenzen der Urticifloren* angedeihen, die lange Zeit recht rätselhaft waren. Eine befriedigende Ableitung derselben ist jetzt durch die sehr gründlichen Untersuchungen von BERNBECK erreicht worden.

Von Spezialuntersuchungen über Infloreszenzbildung seien ferner angeführt die Arbeiten von WINKLER über *Stichianthus minutiflorus* (Rubiaceae), von ZANKER über die Geraniaceen, von HAECKEL über die Iridaceen und von TROLL (8) über *Enhalus* (Hydrocharitaceae).

d) Blüte. Anatomische Untersuchungen über die Thymelaeaceen-, Gesneraceen- und Ericaceenblüte veröffentlichen LEANDRI, PONGRAČIĆ und TESCHNER.

An manchen Blüten erfolgt die Entfaltung dadurch, daß die Blütenhüllblätter abgestoßen werden. Es beruht dies auf dem Vorhandensein eines *Trennungsgewebes*, das SIGMOND (2) bei *Hedera helix* und *Parthenocissus quinquefolia* genauer untersucht hat. Auch an den männlichen Blüten von *Ricinus communis* wird die Entfaltung des sackartig geschlossenen Perianths nach SIGMOND (1) durch ein Trennungsgewebe ermöglicht. Auch des Bewegungsgewebes in der Spatha von *Philodendron Selloum*, das POHL (2) analysiert hat, sei hier Erwähnung getan.

Eigenartige „Kristallräume“ beschreibt POHL (1) von den Antheren der *Deherainia smaragdina* (Theophrastaceae). Über das Filamentgelenk bei *Globba atrosanguinea* und andere Eigentümlichkeiten der Blüte dieser Pflanze berichtet MÜLLER (2). Die Blüten von *Alyssum montanum*, denen BERGDOLT eine Studie widmet, waren schon wiederholt Gegenstand blütenbiologischer Untersuchungen, die aber zu einseitig teleologisch orientiert waren und auf morphologisch-anatomische Momente zu wenig Rücksicht nahmen. Dies gilt besonders für die Bewegungen, welche die Staubblätter am Beginn und Ende der Anthese ausführen. Erstere sind aktiver, letztere passiver Natur und durch Abblühererscheinungen der Blumenblätter veranlaßt. Bezüglich der Filamenttorsionen an den inneren Staubblättern kommt BERGDOLT zu dem gleichen Ergebnis wie TROLL (1922) bei *Alyssum saxatile* und *Erysimum Perowskianum*. Erwähnenswert sind ferner die häufig vorkommenden ganz oder teilweise verkümmerten Blüten.

Fragen der Knospendeckung (Ästivation) und der *Zahlenverhältnisse* in der Blüte behandeln LAM für die dreizähligen Burseraceae-Canarieae und MÜLLER (1) für die Iridacee *Libertia formosa*. Verschiedene Beobachtungen scheinen weniger für die MURBECK-GOEBELSche Sektorentheorie der Pleio- bzw. Meiomerie als für die Annahme von Dedoublement zu sprechen.

Über *Blütennektarien* liegen vor die Arbeiten von DAUMANN (1—5) über *Magnolia*, *Nepenthes*, *Hydrocharis*, *Sagittaria*, *Sagina*, *Laurus* und *Stratiotes*. Von Interesse sind auch die von MÜLLER (2) beschriebenen Nektarien in der Blüte von *Globba*; sie kehren in ähnlicher Form auch bei anderen Zingiberaceen wieder. Ihre morphologische Deutung bereitet noch Schwierigkeiten. DAUMANN (6) schildert einen Fall, in dem sie als Staminodien bzw. Stamina ausgebildet waren.

Über „primitive und abgeleitete Merkmale im Blütenbau einiger Ranunculaceen“ handelt eine Arbeit von RASSNER, in der besonders Bau und Plazentationsverhältnisse der *Fruchtblätter* berücksichtigt werden. Das Gynaeceum von *Nigella* wird fälschlicherweise als synkarp bezeichnet (vgl. unten S. 23).

Die Frage nach dem *morphologischen Wert der Fruchtblätter* behandelt eine vorläufige Mitteilung GRÉGOIRES, die besagt: „Le carpelle d'Angiospermes n'est pas homologue d'une feuille . . . il doit être considéré comme un organe sui generis, sans homologue parmi les organes de l'appareil végétatif.“ Die nähere Begründung

dieses Satzes, den der Verfasser auch auf die Staub- und Blumenblätter (!) ausdehnt, steht zunächst noch aus; es ist aber kaum anzunehmen, daß er sich als haltbar erweist. Gänzlich abwegig sind die Ausführungen von THOMAS über die phylogenetische Herkunft der Fruchtblätter der Angiospermen, die lediglich zeigen, zu welch erschreckender Verflachung in der Behandlung morphologischer Probleme die sog. voraussetzungslose Phylogenie geführt hat. Die Arbeit bringt im übrigen weder brauchbare Gesichtspunkte noch neues Tatsachenmaterial, kann also in diesen „Fortschritten“ füglich übergangen werden.

Die Grundlagen der *vergleichenden Morphologie des Gynaeceums* der Angiospermen entwickelt eine Arbeit von TROLL (1). Sie nimmt die von älteren Autoren (GRISEBACH, HOFMEISTER) durchgeführte, später vernachlässigte Unterscheidung von *synkarpen* und *parakarpen Gynaeceen* wieder auf. Als *synkarp* wird ein mehrfächeriges Gynaeceum mit zentralwinkelständigen Plazenten bezeichnet, während unter einem *parakarpen* Gynaeceum ein einfächeriger, mit parietalen Plazenten versehener Fruchtknoten bzw. ein solcher mit basilärer oder Zentralplazenta zu verstehen ist. Da hier der Begriff des synkarpen Gynaeceums in einem ganz speziellen Sinne festgelegt ist, so ist für die aus mehreren Fruchtblättern zu einem einheitlichen Fruchtknoten verwachsenen Formen des Gynaeceums ein gemeinsamer Oberbegriff neu zu bilden. Wir haben hierfür die Bezeichnung „*coenokarp*“ vorgeschlagen und bekämen somit das folgende Übersichtsschema:

Apokarpes Gynaeceum		Coenokarpes Gynaeceum	
Meist mehrere bis zahlreiche Fruchtblätter	<i>freie</i>	Fruchtblätter miteinander verwachsen	
		<i>synkarp</i> :	<i>parakarp</i> :
		Wenn mehrfächerig und Plazenten zentralwinkelständig	Wenn einfächerig und Plazenten parietal, basilär oder zentral

Wichtig ist die Beobachtung, daß der *Griffel des synkarpen Gynaeceums* mit einem parakarpen Gynaeceum im Aufbau übereinstimmt (Einfächerigkeit, parietale Plazentation). Ein Unterschied besteht nur darin, daß die Plazenten in ihm steril sind.

In der *Narbenregion* sind die Karpelle vielfach frei und oft als verlängerte Griffeläste (Stylodien) entwickelt. Die Narbe stellt in diesen Fällen einen apokarpen Abschnitt des im übrigen coenokarpen Gynaeceums dar.

Im synkarpen Gynaeceum können also drei Zonen unterschieden werden: 1. die fertile Basis = *synkarper* Abschnitt, 2. der Griffel = *parakarper* Abschnitt, 3. die Narbenregion = *apokarper* Abschnitt.

Derselbe Aufbau ist aber auch im parakarpen Gynaeceum nachweisbar, so daß tatsächlich *sämtlichen Formen des coenokarpen Gynaeceums* ein einheitlicher Typus (Bauplan) zugrunde liegt, der in Abb. 4 I durch ein Schema erläutert ist.

Das *synkarpe Gynaeceum* leitet sich daraus nach Schema Abb. 5 I ab: *synkarpe Basis fertil*, *parakarper Abschnitt meist verlängert* und als Griffel entwickelt. An die Stelle des Griffels können gemäß Schema Abb. 5 II auch die stark verlängerten *Stylodien* treten, z. B. bei *Colchicum*, wo diese, z. B. bei *C. neapolitanum*, nach TROLL (2) 280 mm lang werden, während der fertile Abschnitt nur eine Länge von 9 mm, der Griffel eine solche von 3 mm erreicht.

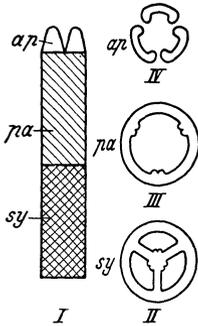


Abb. 4.

I Schema zum typischen Aufbau des coenokarpen Gynaeceums; II–IV schematisierte Querschnitte durch die synkarpe Basis (*sy*), den parakarp (*pa*) und den apokarp (*ap*) Abschnitt. (Original.)

Das *parakarpe Gynaeceum* (Abb. 6 I) leitet sich aus Schema Abb. 4 I ab durch Rudimentieren der synkarpen Basis und Verlegung der Fertilität in die Griffelzone, woraus erklärlich ist, daß viele parakarpe Gynaeceen keinen Griffel besitzen (z. B. Cruciferen, Capparidaceen, Resedaceen). Es kann aber Ersatz für ihn geschaffen werden: a) durch Einschaltung eines verlängerten Internodiums der Blütenachse unterhalb des Gynaeceums, eines sog. Gynophors (z. B. bei Capparidaceen); b) durch Stylodienbildung, z. B. bei *Passiflora* (Abb. 6 III); c) durch teilweise Sterilität und Streckung des parakarpen Abschnittes, z. B. bei *Viola* (Abb. 6 II).

Es kommt endlich noch der interessante Fall vor, daß *synkarper* und *parakarper* Abschnitt unterdrückt und nur die *apokarpen* Enden der Karpellen entwickelt sind, gemäß Schema Abb. 6 IV. Es ergibt sich dann ein *scheinbar apokarpes Gynaeceum*, d. h. ein solches, das zu dieser Ausbildung auf dem Umweg über das *coenokarpe Gynaeceum* gelangt ist. Es ist dies der Fall bei *Caylusea canescens* (Resedaceae), einer Pflanze, deren nächste Verwandte verkürzte parakarpe Gynaeceen besitzen. Das oft als Besonderheit erwähnte „Loch“ im Fruchtknoten der Resedaceen ist übrigens den obigen Deduktionen zufolge nichts anderes als die auch sonst vielfach vorhandene Ausmündung des Griffelkanals, dem die Höhlung des Fruchtknotens hier entspricht.

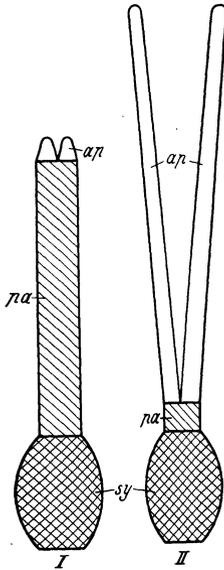


Abb. 5.

I Schema zum Aufbau des *synkarpen Gynaeceums*. II Gynaeceum von *Colchicum* (schematisiert) mit *Stylodien*. Bezeichnung wie in Abb. 4. (Original.)

Auf die von SAUNDERS in einer Reihe von Abhandlungen (1–6) verfochtene Theorie vom „*carpel polymorphism*“ soll hier nicht näher eingegangen werden. Darnach gibt es neben dem gewöhnlichen „*valve carpel*“ noch eine andere Form des Karpells, die keine Höhlung entwickelt und von SAUNDERS deshalb als „*solid carpel*“ bezeichnet wird. Die Verfasserin stellt sich den Aufbau eines *parakarpen Gynaeceums* z. B. von *Parnassia* oder *Hypericum* in der Weise vor, daß sie annimmt, es bestehe nicht aus vier bzw. drei gewöhnlichen, an ihren Rändern verbundenen Karpellen, sondern aus der doppelten Anzahl: vier bzw. drei „*valve carpels*“ ohne Plazentaren und ebenso vielen „*solid carpels*“, welche die Plazentaren bilden. Als Begründung für diese Auffassung werden lediglich anatomische Verhältnisse (Leitbündelverlauf) angeführt, die aber, wie jeder kritisch eingestellte Morphologe weiß und namentlich von seiten der deutschen Botanik immer wieder betont wurde, in mor-

phologischen Dingen gar nichts zu besagen brauchen. Es ist deshalb nicht erstaunlich, daß auch EAMES in einer ausführlichen Untersuchung über den Leit-

bündelverlauf in der Blütenachse und den Karpellen zu einer strikten Ablehnung der SAUNDERSschen Arbeiten, die auch durch ihren Umfang nicht an Inhalt gewinnen, geführt wird.

Dem coenokarpen gegenüber ist das *apokarpe Gynaecium* dadurch gekennzeichnet, daß die Karpelle in ihm nicht miteinander verwachsen,

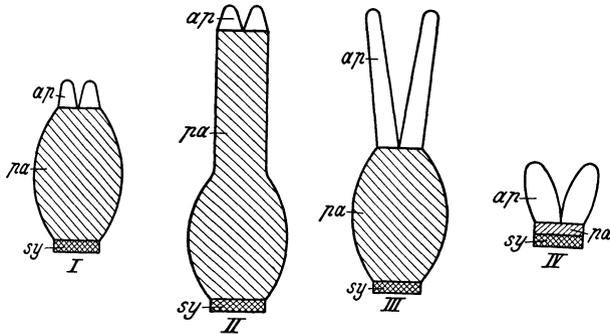


Abb. 6.

I Schema zum Aufbau des parakarpen Gynaeciums. II, III Gynaecium von *Viola* und *Passiflora*, schematisiert. Bezeichnungen wie in Abb. 4 und 5. (Original.)

sondern frei sind. Nun gibt es aber auch Gynaecien, deren Karpelle zwar untereinander vereinigt sind, die aber dennoch als apokarp bezeichnet werden müssen (*falsches coenokarpes Gynaecium*). Beispiele dafür finden sich nach TROLL (5) bei den Pomoideen, Helleboreen

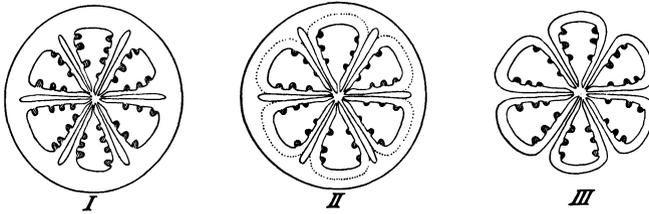


Abb. 7. Schemata zur Erläuterung der Beziehungen zwischen den Gynaeceen der Hydrocharitaceen (I) und Butomaceen (III).

I und III entsprechen den empirischen Querschnitten, in II ist die Grenze zwischen dem Achsengewebe und den Karpellen durch die punktierten Linien angedeutet. Samenanlagen schraffiert. (Original.)

(*Nigella*), Butomaceen (*Limnocharis*) und Hydrocharitaceen. Bis jetzt sind nur die letzteren genauer bearbeitet worden.

Die Hydrocharitaceen sind nächst verwandt den Butomaceen, deren Gynaecium z. B. bei *Butomus* aus sechs selbständigen Fruchtblättern mit zahlreichen, laminal inserierten Samenanlagen besteht (Schema Abb. 7 III). Bei den Hydrocharitaceen dagegen, wo das Gynaecium unterständig ist, scheint es coenokarp gebaut zu sein (Schema Abb. 7 I). Man beschrieb es bisher als einfächerigen Fruchtknoten mit *gespaltenen* parietalen Plazenten. In Wirklichkeit jedoch liegen dieselben Verhältnisse wie bei *Butomus* vor: es handelt sich um ein apokarpes Gynaecium mit laminaler Plazentation an den einzelnen Karpellen. Nur sind die Frucht-

blätter hier in einen von der Blütenachse gebildeten Becher eingesenkt, mit dessen Innenseite ihre Rückenteile verschmolzen sind (Abb. 7 II). Im Gefolg davon ist das Gynaecium unterständig geworden — bisher der einzige genauer bekannte Fall eines *unterständigen apokarpen Gynaeciums*.

Literatur.

- BERGDOLT, E.: Flora (Jena) **125**, 217 (1931). — BERNBECK, F.: Bot. Abh., hrsg. von K. GOEBEL, H. 19. Jena 1932. — BUCH, H.: Ann. Bryol. **3**, 25 (1930).
- CARL, H.: Hedwigia **71**, 283 (1931). — CARSTENS, C.: Bot. Zbl., Abt. I, **45** (Beih.), 97 (1931). — CHALAUD, G.: (1) Rev. gén. Bot. **41**, 24 (1929); **42**, 31 (1930). — (2) Ann. Bryol. **4**, 49 (1931). — CHORINSKY, E.: Österr. Bot. Z. **80**, 308 (1931). — CHOUARD, P.: Ann. Sci. natur., 10. sér., Bot., **13**, 131 (1931). — CROSS, G. L.: Bot. Gaz. **91**, 65 (1931).
- DAUMANN, E.: (1) Planta (Berl.) **11**, 108 (1930). — (2) Bot. Zbl., Abt. I, **47** (Beih.), 1 (1930). — (3) Ebenda **48** (Beih.), 183 (1931). — (4) Ebenda **48** (Beih.), 209 (1931). — (5) Planta (Berl.) **14**, 766 (1931). — (6) Ebenda **14**, 777 (1931). — DIELS, L.: Z. Bot. **23**, 203 (1930). — DIETZ, J.: Ann. Jard. bot. Buitenzorg **41**, 1 (1930). — DOMIN, K.: Amer. J. Bot. **18**, 237 (1931).
- EAMES, A. J.: Amer. J. Bot. **18**, 147 (1931).
- FOSTER, A. S.: (1) Amer. J. Bot. **18**, 243 (1931). — (2) Ebenda **18**, 864 (1931). — (3) Ebenda **19**, 75 (1932).
- GAUSE, E.: Die Entwicklung einiger Laubmoosvorkeime. Dissert., Marburg 1931. — GOEBEL, K.: (1) Flora (Jena) **124**, 367 (1930). — (2) Ebenda **124**, 410 (1930). — (3) Ebenda **125**, 281 (1931). — (4) Ebenda **125**, 457 (1931). — (5) Blütenbildung und Sproßgestaltung. Jena 1931. — GRÉGOIRE, V.: Bull. Acad. roy. Belg., sér. 5, **17**, 1286 (1931).
- HAECKEL, I.: Flora (Jena) **125**, 1 (1931). — HAGERUP, O.: Dansk. bot. Ark. **6**, 1 (1930). — HELM, J.: Planta (Berl.) **15**, 105 (1932). — HOLTUM, R. E.: Garden's Bull., Straits Settlements **5**, 207 (1931). — HOWE, M. D.: Bot. Gaz. **92**, 326 (1931).
- IMAMURA, S.: Mem. Coll. Sc. Kyoto Imp. Univ., ser. B, **6**, 271 (1931).
- KNAPP, E.: (1) Bot. Abh., hrsg. von K. GOEBEL, H. 16. Jena 1930. — (2) Planta (Berl.) **12**, 354 (1930). — KRANZ, G.: Flora (Jena) **125**, 289 (1931).
- LAM, H. J.: Ann. Jard. bot. Buitenzorg **42**, 23 (1931). — LANGDON, L. M.: Bot. Gaz. **91**, 277 (1931). — LEANDRI, J.: Ann. Sci. natur., 10. sér., Bot., **12**, 125 (1930). — LIEBIG, H.: (1) Flora (Jena) **125**, 321 (1931). — (2) Ebenda **126**, 111 (1932). — LLOYD, F. E.: Ebenda **125**, 260 (1931). — LORCH, W.: Handbuch der Pflanzenanatomie, hrsg. von K. LINSBAUER, 2. Abt., 2. Teil, **7**, 1 (1931).
- MAASS, E.: Bot. Zbl., Abt. I, **48** (Beih.), 118 (1931). — MARTINOVSKÝ, J. O.: Ebenda **48** (Beih.), 425 (1931). — MENGE, F.: Flora (Jena) **124**, 423 (1930). — MEYER, F. J.: Planta (Berl.) **14**, 677 (1931). — MEYER, K. I.: (1) Ebenda **13**, 193 (1931). — (2) Ebenda **13**, 210 (1931). — MÜLLER, L.: (1) Österr. Bot. Z. **79**, 297 (1930). — (2) Ebenda **80**, 149 (1931).
- OBERHEIDT, K.: Verh. naturhist. Ver. Rheinl. u. Westf. **87**, 1 (1930). — Orth, R.: (1) Flora (Jena) **124**, 152 (1930). — (2) Ebenda **125**, 232 (1931).
- POHL, F.: (1) J. wiss. Bot. **75**, 481 (1931). — (2) Planta (Berl.) **15**, 530 (1931). — PONGRAČIĆ, O.: Sitzsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. I, **140**, 183 (1931).
- RASSNER, E.: Planta (Berl.) **15**, 192 (1931). — RUMBERG, J.: Ebenda **15**, 1 (1931).
- SAUNDERS, E. R.: (1) Ann. Bot. **43**, 459 (1929). — (2) New Phytologist **28**, 225 (1929). — (3) Ebenda **29**, 44 (1930). — (4) Ebenda **29**, 81 (1930). — (5) Ann. of Bot. **45**, 91 (1931). — (6) New Phytologist **30**, 80 (1931). — SCHOUTE, J. C.: Rec. Trav. bot. néerl. **28**, 82 (1931). — SIGMOND, H.: (1) Bot. Zbl., Abt. I, **48** (Beih.),

155 (1931). — (2) Ebenda 48 (Beih.), 335 (1931). — SMIRNOV, EU. u. A. N. ZHELOCHOVTSEV: *Planta* (Berl.) 15, 299 (1931). — STREY, W.: *Entwicklungsgeschichte der Prothallien von Equisetum limosum Willd. und Equisetum variegatum Schleich.* Dissert., Marburg 1931. — STUDHALTER, R. A.: *Bot. Gaz.* 92, 172 (1931).

TESCHNER, C.: *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Blüte von Erica und ihrer systematischen Bedeutung.* Dissert., Berlin 1931. — THOMAS, H. H.: *Ann. of Bot.* 45, 647 (1931). — TOBLER, F.: *Flora* (Jena) 125, 277 (1931). — TROLL, W.: (1) *Planta* (Berl.) 6, 255 (1928). — (2) Ebenda 7, 25 (1929). — (3) *Ber. dtsh. bot. Ges.* 48, 81 (1930). — (4) *Planta* (Berl.) 13, 311 (1931). — (5) Ebenda 14, 1 (1931). — (6) Ebenda 15, 355 (1931). — (7) *Flora* (Jena) 125, 155 (1931). — (8) Ebenda 125, 427 (1931). — (9) *Die Pflanzenareale*, 3. Reihe, Karte 45. Jena 1932.

UPHOF, J. C. TH.: *Rec. Trav. bot. néerl.* 28, 107 (1931).

VEH, R. VON: (1) *Flora* (Jena) 125, 83 (1931). — (2) Ebenda 125, 472 (1931).

WALKER, E. R.: *Bot. Gaz.* 92, 1 (1931). — WENDEROTH, H.: *Planta* (Berl.) 14, 344 (1931). — WERNER, O.: *Österr. Bot. Z.* 80, 81 (1931). — WINKLER, H.: *Beitr. Biol. Pflanz.* 19, 29 (1931). — WINKLER, H.: *Planta* (Berl.) 13, 85 (1931).

ZANKER, J.: *Planta* (Berl.) 9, 681 (1930). — ZIMMERMANN, J. G.: *Bot. Zbl.*, Abt. I, 49 (Beih.), 99 (1932).

3. Entwicklungsgeschichte und Fortpflanzung.

Von L. A. SCHLÖSSER, München.

Einleitung. Wenn auch das Schwergewicht biologischer Forschung in den letzten Jahren nicht auf dem Gebiet der Entwicklungsgeschichte lag, so sind doch eine Anzahl von Arbeiten erschienen, die unsere Kenntnis in einzelnen Gebieten entscheidend umgestaltet haben. Der Begriff „Entwicklungsgeschichte“ ist hier im engeren Sinne gebraucht worden. Es sei hier unter „Entwicklungsgeschichte“ all das verstanden, was sich ganz allgemein bei Thallophyten und Kormophyten auf Fortpflanzung bezieht. So sind Arbeiten, die die Bildung und Ausgestaltung vegetativer Organe schildern, nicht mit einbezogen worden. Bei dem weiten Gebiet, das dies Referat zu umspannen hat, war die Auswahl nicht immer leicht. Ich habe nur solche Arbeiten erwähnt, die mir unsere Kenntnisse über ein Gebiet wesentlich erweitert zu haben scheinen, zum anderen solche, die, an sich vielleicht nicht von so entscheidender Bedeutung, doch in der Entwicklung der Problematik eines Fragenkomplexes ein notwendiges Glied darstellen, und zum letzten solche Untersuchungen, die den Ansatz zu Fortschritt in neuer Richtung in sich tragen.

Überwiegend sind Arbeiten aus den Jahren 1930/31 behandelt worden. Doch habe ich manchmal auch etwas früher erschienene wesentliche Arbeiten berücksichtigt. Leider erlaubte es der Raum nicht, alle entscheidenden Arbeiten, die seit KNIEPS glänzender Darstellung der „Sexualität der niederen Pflanzen“ erschienen sind, mit einzubeziehen.

Die Besprechung einer Anzahl von wesentlichen Arbeiten über Cyanophyceen, Myxomyceten, Lichenen und Fungi muß hier aus Raumgründen unterbleiben und einer späteren Bearbeitung vorbehalten bleiben.

Flagellatae. Die Besprechung von einer Reihe von Arbeiten, die eine wesentliche Stützung von PASCHERS seit langem verfochtener Chrysophytentheorie bedeuten, mag hier aus Raumgründen unterbleiben, da in GEITLERS Referat diese Dinge wenigstens kurz erwähnt werden. — LINDEMANN berichtet in einer ausgezeichneten Arbeit über die Grundlagen des Formwechsels bei einigen *Süßwasserperidineen*. Über das Sachliche hinaus ist die Arbeit auch rein methodisch von Bedeutung, denn in ihr finden sich zum erstenmal genaue Angaben über die sichere Kultur von gepanzerten Peridineen. Untersucht wurden Vertreter verschiedener Gattungen, die sich im Membranbau unterschieden: vier Arten der Gattung *Gymnodinium*, ein *Glenodinium* und ein *Peridinium*. Peridineen können in vier verschiedenen Erscheinungsformen (Phasen) auftreten: in der avalvaten, der gymnoiden, der prävalvaten und der valvaten Phase. In der avalvaten Phase sind die Zellen völlig nackt. Die gymnoide Phase (Typus *Gymnodinium*) zeigt eine zarte Membran, die oft schwer nachweisbar ist (ihr Nachweis

gelaug bei *Gymnodinium fuscum* und *uberimum*, bei denen durch ungünstige Kulturbedingungen der Zellinhalt gezwungen werden kann, in Form eines nackten Schwärmers auszuschlüpfen). Individuen, die auf der prävalvaten Phase sich befinden (Typus *Glenodinium*), zeichnen sich durch derbere Membranskulpturen aus. In der valvaten Phase (Typus *Peridinium*) ist die Zellmembran in Form eines festen Panzers ausgebildet. In der gymnoiden Entwicklungsreihe der Peridineen tritt die gymnoid Phase als die vorherrschende auf; daneben können bei *Gymnodinien* auch nackte, avalvate Zellen in Erscheinung treten, wie eben erwähnt. Die valvate Entwicklungsreihe kann Zellen auf der avalvaten, prävalvaten und valvaten Stufe umfassen. So schlüpfen z. B. aus einem festbeschalteten *Peridinium* (valvat) nackte Zellen aus (avalvat), die langsam wieder einen Panzer auszubilden beginnen (prävalvat), um dann endlich wieder fertige, festbeschaltete Peridineen darzustellen. Auf jedem Stadium dieser bei *Peridinium* vollständigen valvaten Reihe kann es zur Bildung von nackten Zellen kommen. Bei Formen der unvollständigen valvaten Reihe — etwa bei dem Typus *Glenodinium* — fehlen meist valvate Endformen mit fester Schalenbildung, obwohl der Grad der Membranausbildung einen sehr weiten Variationsbereich umschließt. Es können im Extrem fast festbeschaltete *Glenodinien* gebildet werden. Die Möglichkeit zu avalvaten Bildungen ist in der *Glenodinium*-Gruppe ebenso vorhanden wie bei *Peridinium*. In allen Phasen aller Reihen sind die Zellen völlig teilungsfähig. Die Teilung kann in verschiedener Weise erfolgen. LINDEMANN unterscheidet folgende Typen: Valvate, hemivalvate, prävalvate, gymnoid, proveniente und avalvate Teilungen. Der hemivalvate Typ ist am bekanntesten. Er erfolgt bei festbeschalteten Formen. Jeder der beiden Teilungsdeszendenten bekommt die Hälfte des Panzers mit, der an festgelegter Bruchlinie schräg sich teilt. Die fehlende Hälfte wird ergänzt. Valvater, prävalvater und gymnoider Teilung ist eigentümlich, daß eine gemeinsame langsame Teilung von Zellinhalt und Panzer erfolgt, also kein Zerteilen oder Zerreißen der Hülle stattfindet. Es ist eine langsame Durchschnürung nach Ablauf der Mitose. Dieser Teilungsmodus kann bei den dünnbehäuteten *Gymnodinien* (gymnoid) oder den zartbeschalteten *Glenodinien* (prävalvat) rascher erfolgen als bei den derbgepanzerten Peridinen (valvat), wo ja während der langsam ablaufenden Teilung die neu benötigten Panzerstücke erst gebildet werden müssen. Eine solche in genauer Dauerbeobachtung studierte Teilung von *Peridinium Raziborskii* nahm mehrere Tage in Anspruch. Sie kommt im Vergleich zu den hemivalvaten Teilungen recht selten vor. Ihre Auslösung in Kultur ist noch nicht gelungen. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei der häufigeren hemivalvaten Teilung bleiben die Zellen während des Ablaufes dieser drei Teilungstypen stets beweglich. Bei der provenienten Teilung erfolgt kurz vor

dem Schritt ein Abwurf der Geißeln. Aus der Haut der Mutterzelle wird eine Gallerte frei, die bald darauf zwei bewegliche Schwärmer entläßt. *Gymnodinium neglectum* hat stets proveniente Teilung; bei *Gymnodinium nivale*, das sich meist gymnoide teilt, tritt die proveniente Teilung obligatorisch bei Agarkulturen auf. Doch können auch starke organische Zusätze zur Nährlösung das gleiche Ergebnis haben. Sonst kann die proveniente Form der Teilung fakultativ in den einzelnen Phasen der verschiedenen Reihe auftreten, so oftmals bei *Peridinium Raziborskii*. Unter avalvater Teilung ist nach einer Mitose die Durchschnürung nackter Zellen zu verstehen. Alle Kernteilungen verlaufen meist rasch um Mitternacht. Bei *Gymnodinium fuscum* gelang es, durch Kultur in Ca-freier Lösung durch Erhöhung der Gesamtsalzkonzentration Stämme heranzuziehen, deren Einzelindividuen unbeweglich und frei, ohne einschließende Gallerte waren. In diesen Stämmen laufen die gymnodien Teilungen auch am Tage ab. Bis auf ein leichtes Sinken der Teilungsrate gegenüber den freibeweglichen Stämmen zeigen diese Kulturen keinerlei auf eine Schädigung hindeutendes Verhalten. Außer den neugewonnenen Ergebnissen auf entwicklungsgeschichtlichem Gebiet ist LINDEMANN'S Arbeit deshalb noch bedeutsam, weil der Verfasser für diesen ganzen Komplex der Fortpflanzungsformen der Peridineen eine einheitliche und umfassende Terminologie geschaffen hat. — Die *Peridineen* weisen also einen ähnlichen Reichtum an Formwechseln auf, wie es von anderen Flagellatengruppen bekannt ist. Sexualitätsvorgänge wurden nicht beobachtet.

Diatomaceae. Die Frage nach dem Kernphasenwechsel der zentrischen Diatomeen hat noch immer keine klare und eindeutige Entscheidung erhalten. SCHMIDT glaubt durch Chromosomenzählungen den Nachweis erbracht zu haben, daß bei *Biddulphia sinensis* bei der Bildung der Mikrosporen, deren Gametennatur als gegeben angenommen wird, die R.T. abläuft. Es würde danach diese Form ein reiner Diplont sein; das haploide Stadium wäre allein auf die „Gameten“ beschränkt. Die Darlegungen SCHMIDT'S bringen aber keinen Beweis für die eben vorgebrachte Anschauung. Einmal sind bei den in Betracht kommenden Teilungen die bisher nie fehlenden Charakteristika einer R.T., wie z. B. Bukettstadium und Geminibildung nicht festgestellt worden; dann berücksichtigen die Chromosomenzählungen, die ja die Grundlage der SCHMIDT'Schen Anschauung geben, nur Telophasen. Metaphasen, an denen allein bei dem schwierigen Objekt mit Sicherheit Chromosomenzählungen gemacht werden könnten, sind nicht studiert, wie aus den nicht sehr klaren Zeichnungen deutlich hervorgeht. Die Anschauungen SCHMIDT'S stellen eine Möglichkeit des Verlaufes des Kernphasenwechsels bei den Centricae dar, aber die Entscheidung in dieser Frage ist noch nicht gebracht; diese Feststellung ist um so nötiger, als KARSTEN in der neuen Auflage des „ENGLER-PRANTL“ die SCHMIDT-

schen Ergebnisse schon als gesichert aufgenommen hat. Unabhängig von SCHMIDT kommt HOFKER beim Studium von *Coscinodiscus bicornicus* zu der gleichen Vorstellung, daß die R. T. bei der Bildung der Mikrosporen verläuft. *Coscinodiscus* bildet 128 Mikrosporen. Die Mitosen zum 32-Zellenstadium sollen doppelt soviel Chromosomen aufweisen, als in den beiden letzten Teilungen. Sollte diese Beobachtung richtig sein — die Zeichnungsbelege sehen nicht sehr klar und einleuchtend aus —, so würde sich das an sich etwas ungewohnte Bild ergeben, daß der reduzierende Schritt der R. T. an einer bestimmten Stelle (also 5. unter 7) inmitten einer Reihe von vegetativen Teilungen abläuft. Die Chromosomenzahl soll dabei von 10—12 auf 5—6 sinken. Die eigentlich typischen Vorgänge der R. T. sind nicht beobachtet. Eine ganz neue Betrachtungsmöglichkeit bringt PERSIDSKY in diesem Fragenkomplex. PERSIDSKY studierte die Auxosporenbildung von *Chaetoceras boreale* und *densum*. Bei der Auxosporenbildung macht der Kern der Mutterzelle ein typisches Synapsis- und Diakinesestadium durch. In zwei Teilungsschritten entstehen 4 Kerne. Zwei davon degenerieren; die beiden Restkerne verschmelzen zu einem also automiktischen Zygotenkerne. Chromosomenzählungen wurden nicht vorgenommen. In den Mikrosporen sieht PERSIDSKY rein vegetative Fortpflanzungszellen, Zoosporen. Wenn diese Beobachtungen richtig sind, so erfolgt, zum mindesten bei *Chaetoceras*, die R. T. an gleicher Stelle wie bei den Pennaten, bei der Auxosporenbildung. Es sprechen also eine Anzahl von Beobachtungen dafür, auch die zentrischen Diatomeen als Diplonten anzusehen. Ob aber nun nach SCHMIDT-HOFKER die R. T. bei der Mikrosporenbildung abläuft oder ob sie nach PERSIDSKY wie bei den Pennaten bei der Auxosporenbildung vonstatten geht — oder gar beides möglich ist, müssen zukünftige Untersuchungen zeigen. Mit der Entwicklungsphysiologie der Auxosporenbildung befassen sich zwei Arbeiten. GEITLER (2) untersuchte einige pennate Diatomeen, SCHREIBER studierte die Verhältnisse bei marinen Melosiren. GEITLER arbeitete mit *Eunotia*arten, *Gomphonema gracile* und *Navicula minor*. Charakteristisch ist für alle Formen, daß die Kopulation und darauffolgende Bildung der Auxosporen nur innerhalb einer bestimmten Zellgröße und in Lösung erfolgt. Hindert man durch Agarkultur die Kopulation, so teilen die Klone, deren Zellen bald das Minimum der Auxosporenbildungsgröße unterschritten haben, sich zu Tode. So schwankt bei *Eunotia formica* die Zelllänge zwischen 230 μ und 12 μ . Bei einer Länge von 30—40 μ kann unter geeigneten Außenbedingungen Auxosporenbildung auftreten. Während der Größenabnahme im Laufe einer mehrmonatigen Klonkultur verschieben sich die allgemeinen Zellproportionen der Schalseite erheblich. Die Breite der Gürtelbänder bleibt konstant. *Eunotia pectinalis* var. *minor* zeigt im Laufe der Teilungen keine Größenabnahme, da die Gürtelbänder nicht über-

einandergreifen, sondern vorgewölbt sind, also beide Schalenhälften gleiche Größe haben. Bei dieser Form konnten keine Sexualvorgänge nachgewiesen werden. Möglicherweise ist auch der hier „überflüssige“ Größenregulationsvorgang der Auxosporenbildung in Fortfall gekommen. *Gomphonema* und *Navicula* verhalten sich hinsichtlich der Auxosporenbildung entsprechend den eben für *Eunotia formica* geschilderten Verhältnissen. Der Sexualakt verläuft bei *Gomphonema* nach dem „Navikula“-Typ, d. h. von den 4 Gonen gehen 2 zugrunde, und jeder Kopulant bildet 2 Gameten. Es liegt Anisogamie vor. Die beiden Gameten einer Mutterzelle wandern nicht gleichzeitig, sondern nacheinander in die andere Mutterzelle hinüber. Die Einzelheiten des Kopulationsvorganges wurden gründlich in Dauerbeobachtung studiert. Bei der untersuchten Navikulaform liegt das kopulationsmögliche Stadium bei einer Zelllänge 11,2—9,6 bei einer Gesamtvariation von 16—4. Jede Zelle bildet nur einen Gameten aus. Ein pyknotischer Kern wird nach der Reifungsteilung als Richtungskörper ausgestoßen. Im Gegensatz zu dem eben Berichteten ist die Bildung der Auxosporen bei der von SCHREIBER untersuchten *Melosira nummuloides* rein durch den Wechsel der Außenbedingungen induzierbar. Die Alge ist euryhalin. Sie kann Schwankungen im Salzgehalt von 0,5—6% ertragen. Übertragung von normalem Seewasser in verdünnte Lösung ruft Auxosporenbildung hervor. Höhere Salzkonzentrationen hemmen diesen Vorgang. Bei Kultur in 6proz. Lösung nimmt der Zelldurchmesser ab. Überträgt man solche an höhere Konzentration (z. B. 6%) gewöhnte Stämme in Lösungen geringeren Salzgehaltes (z. B. 3%), so werden auch Auxosporen gebildet. Die Arbeit KORSHIKOWS, die eine Anzahl phylogenetisch sehr interessanter Beobachtungen bringt, wird schon von GEITLER erwähnt.

Conjugatae. In zwei gründlichen Arbeiten bestimmt CZURDA (1, 2) an einer größeren Anzahl von Klonkulturen bei Zygnemalen die Variationsbreite der Merkmale, nach denen bisher diese Formen systematisch angeordnet wurden. Alle neun untersuchten Spirogyraarten waren synözisch. Auch Formen, die bisher nach der Arbeit von HEMLEBEN auf Grund der streng einseitigen Wanderungsrichtung der Gameten als heterözisch galten, zeigen in den Klonkulturen ihre Gemischtgeschlechtlichkeit. Bei einer Knickung solcher Fäden kann es zwischen Zellen eines Fadens zur Kopulation kommen. *Sp. mirabilis* bildet meist Azygoten und kopuliert nur selten in Kultur. Heterözisch sind die beiden untersuchten Zygnemaarten *peliosporum* und *circumcinatum*. *Z. peliosporum* ist anisogam, *Z. circumcinatum* isogam. Bei Kultur auf Agar zeigen die Klonkulturen der heterözischen Formen ganz eigenartige periodische Wachstumshemmungen, die der Verfasser mit Recht als Äußerung der Kopulationsbereitschaft ansieht. Die beiden Zygnemaarten sind streng heterözisch nach dem Zweiertyp. Niemals wurden auch nur Andeutungen einer relativen Sexualität gefunden. Auf Grund

seiner Kulturerfahrungen an Zygmenalen glaubt der Verfasser, daß man oft mit KLEBS Auslösungsvorgänge von vegetativer oder geschlechtlicher Fortpflanzung als nur vom Wechsel der Außenbedingungen abhängig, zu einfach und mechanisch ansieht. Bei manchen Formen ist die Zeit zwischen dem Einwirken der Außenfaktoren und der Reaktion relativ kurz, da die Summe der aneinandergelinkten Reaktionsabläufe, die bei einem so komplizierten Auslösungsvorgang vonstatten gehen, schnell abrollt. Andere Formen dagegen, wie z. B. die hier untersuchten Zygmenalen, müssen erst im Verlaufe einer bestimmten Entwicklung während der Kultur in die „physiologische Stimmung“ kommen, um für die auslösenden Reize empfänglich zu sein.

Rhodophyceae. Von den vielen entwicklungsgeschichtlichen Problemen, die bei den Rhodophyceen, noch ungeklärt sind, hat eines, das seit LINGBYE viele Algologen beschäftigte, die Frage nach der Natur des Aktinococcus-„Parasiten“ auf der Phyllophora Brodiaei nunmehr eine klare Lösung gefunden. Actinococcus subcutaneus stellt die stark reduzierte, ungeschlechtliche, diploide Generation von Phyllophora Brodiaei dar, wie ROSENVINGE-KOLDERUP (1) einwandfrei nachweisen konnte. Damit hat sich die alte Vermutung REINKES, die er über das Aktinococcusproblem anlässlich der Arbeit DARBISHIRES äußerte, bestätigt. Ph. Brodiaei ist ein Haplosynözist, im Gegensatz zu DARBISHIRES Beobachtungen. Im Laufe des Sommers erfolgt am Rande der Thalluslappen die Bildung der Sexualorgane. Die Spermatangien entstehen aus Oberflächenzellen. Sie stehen in kleinen Grübchen beieinander, die sich bei der Reife nach außen öffnen. Die Prokarprien bestehen aus einer sehr großen „typischen“ (nach KYLIN [1]) Auxiliarzelle und einem dreizelligen Karpogonast. Nach der Befruchtung, die in ihren Einzelheiten zwar nicht verfolgt wurde, aber durch Beobachtungen KYLINS (2) und durch Chromosomenzählungen H. CLAUSSENS gesichert ist, tritt nach KYLIN das Karpogon mit der Auxiliarzelle in Verbindung. Diese schwillt stark an und es lassen sich in ihr eine größere Anzahl von Kernen nachweisen. Die Gestalt der Auxiliarzelle wird amöbenähnlich. Aus ihr wachsen nach allen Seiten Zellfäden aus, die das Gewebe dicht durchwuchern und sich färberisch deutlich von dem umgebenden haploiden Gewebe unterscheiden. Besonders gegen die Außenseite des Thallus hin erfolgt ein starkes Auswachsen der auxiliarienzellbürtigen Fäden, die sich im weiteren Verlauf ihrer Entwicklung parallel anordnen, die Thallusoberfläche durchbrechen und den bekannten Nematheciumkörper bilden. Bis zum November sind diese Nemathecien zu dicken Warzen auf dem Phyllophorathallus ausgewachsen. Die diploiden Fäden beenden ihre Entwicklung mit endständigen, tetraedrisch geteilten Tetrasporangien, in denen nach CLAUSSENS die R.T. abläuft. Die von ROSENVINGE durchgeführte Kultur der isolierten Tetrasporen ergab nach 32 Monaten, unter aller-

dings nicht optimalen Versuchsbedingungen, kleine Phylloporathalli. Damit erfährt die entwicklungsgeschichtliche Beobachtung des Zusammenhanges von *Ph. Brodiaei* und *Act. subcutaneus* eine eindeutige experimentelle Stütze. „Aktinococcus“ kann man also mit KYLIN (2) auffassen als den Gonimoblasten einer diplobiontischen Floridee, bei der aber der Entwicklungsgang nicht mit der Bildung von diploiden Karposporen beendet, die ihrerseits wieder den Ausgang der diploiden ungeschlechtlichen Tetrasporenpflanzengeneration darstellen, sondern mit der R. T. und der Bildung von Tetrasporen abschließen. Ein Vergleich mit der sehr nahestehenden *Ph. membranifolia*, einer diplobiontischen Form, zeigt, daß die Verhältnisse bei *Ph. Brodiaei* auf einer starken Reduktion und einem physiologisch Unselbständigwerden der ungeschlechtlichen Generation beruhen, daß also durch Reduktion aus einem Diplobionten sekundär ein Haplobiont entstehen kann. Eine noch weitere, für Florideen einzigartige Reduktion liegt bei *Ahnfeltia plicata* und ihrem „Parasiten“ *Sterrocolax decipiens* vor. Ahnfeltia ist nach ROSENVINGES (2) gründlicher Untersuchung eine Floridee, bei der der Kernphasenwechsel in Fortfall geraten ist; Sexualorgane aller Art und damit auch Tetrasporen fehlen völlig. Die Nemathecien, deren Zusammenhang mit *Ahnfeltia* in gleicher Weise sichergestellt werden konnte wie bei der vorher erwähnten Form, werden aus verschiedenen Zellelementen zusammengesetzt und entwickeln sich etwas anders als bei *Ph. Brodiaei*. Anfangs wachsen die Rindenzellen zu einem kleinen Höcker aus. An diesen primären Nematheciumfäden können endständig oder seitenständig einzelne größere, inhaltsreiche Zellen entstehen, die sich vielleicht (nach ROSENVINGE) mit rudimentär gewordenen Prokarprien homologisieren lassen, obwohl nie eine Differenzierung etwa in Auxiliarzelle und Karpogon zu beobachten war. Aus diesen Zellen wachsen dann, sich vielfach verzweigend, die sekundären Nematheciumfäden aus, die an ihrem Ende je ein Monosporangium tragen. Untersuchungen CHEMINS am gleichen Objekt bestätigen die Befunde ROSENVINGES und erweitern sie durch experimentelle Daten. Isolierte Monosporen ergeben in Kultur kleine Thalli, die sich zu *Ahnfeltia* zu entwickeln scheinen. *Ahnfeltia* stellt das Endglied der Reduktionsreihe *Ph. membranifolia-Ph. Brodiaei* dar. Es ist ein Haplont, dessen Entstehung man sich aus der Reduktion eines Haplodiplonten vom Typus *Ph. membranifolia* vorstellen mag. In dem Grade der Reduktion der ungeschlechtlichen Generation zwischen *Ph. Brodiaei* und *Ahnfeltia* scheint *Gymnogongrus griffithiae* MART. mit *Actinococcus aggregatus* Kütz. zu stehen, wie GREGORY in einer kurzen und nicht erschöpfenden Mitteilung berichtet. Einmal wird der genetische Zusammenhang der beiden Phasen auch bei dieser Form sicher nachgewiesen. Dann gelingt es dem Verfasser noch, das Vorhandensein von anscheinend nicht mehr funktionierenden, noch normal ausgebildeten Prokarprien festzustellen. Antheridien

wurden nicht beobachtet. Die große Auxiliarzelle wächst ohne Befruchtung also in gleicher Weise aus, wie es oben für *Ph. Brodiaei* beschrieben wurde, und bildet schließlich den Nematheciumkörper. Die sekundären Nematheciumfäden können mit der Ausdifferenzierung von Tetrasporen abschließen, doch meist verläuft die Tetradenteilung unvollkommen oder unterbleibt überhaupt, so daß Monosporen entstehen. Über die zytologischen Verhältnisse, deren Kenntnis die Sachlage erst völlig klären würde, fehlen vorläufig noch genaue Angaben. — Einen interessanten Fall der wahrscheinlichen Verschiebung der R. T. innerhalb einer engen systematischen Einheit schildert BÖRGESSEN bei der neuen *Liagora tetrasporifera* von den Kanaren. Hier schließt der kurze, hier diploide Gonimoblast seine Entwicklung mit der Bildung von Tetrasporen ab; in den Tetrasporangien scheint die R. T. abzulaufen. Sie ist also hier vom Karpogon fortverlegt und hinausgeschoben. Die zytologischen Vorgänge beim Ablauf der R. T. sind noch nicht genauer untersucht. Bei den nächstverwandten Formen, wie z. B. bei *Liagora viscida* (KYLIN [2]), erfolgt der Entwicklungsablauf nach dem normalen Nemalionaleschema, also die R. T. findet bei der Zygotenteilung statt.

Eine Fülle von wichtigen entwicklungsgeschichtlichen Einzeltatsachen bringt eine neue Arbeit KYLINS (2), eine Fortführung der „Entwicklungsgeschichtlichen Florideenstudien“. Sie enthält u. a. eine erschöpfende, mit klaren anschaulichen Zeichnungen belegte Darstellung der Deutung der Prokarprienentwicklung bei den Ceramiales, erneut untersucht an den Formen *Spermothamnium roseolum* und *Broggiartella byssoides*. Alle vorgebrachten Tatsachen sprechen dem Ref. gegen die Auslegungen SCHUSSNIGS und seiner Schule und für KYLINS Anschauungen. Aus der zusammenfassenden Behandlung der in der Entwicklungsgeschichte der Florideen gebräuchlichen Grundtermini soll hier nur die Besprechung der Auxiliarzellen herausgenommen werden. KYLIN sieht, daß unter dem Begriff Auxiliarzelle sich verschiedenes verbirgt. So scheidet er vorerst einmal in „typische“ Auxiliarzellen, die den Ursprung von auswachsenden Gonimoblasten bilden, und solche, die nur als Nährzellen dienen. Beide Arten von Zellen können von verschiedenem entwicklungsgeschichtlichen Ursprung sein. Von den „typischen“ Auxiliarzellen sind je nach dem Ort ihrer Entstehung drei verschiedene Typen zu unterscheiden: 1. Bei dem Dumontiatyp stellen sie interkalare oder Endzellen von besonders dafür ausdifferenzierten Ästen dar, 2. beim Platomatyp sind es Zellen ganz normaler vegetativer Nebenäste, 3. beim Ceramiumtyp werden sie erst nach der Befruchtung gebildet, und zwar stets von der Tragzelle des Karpogonastes. Der Versuch einer Florideensystematik auf entwicklungsgeschichtlicher Grundlage beschließt die gründliche Arbeit.

Auf eine zusammenfassende ausführliche Darstellung des Standes der entwicklungsgeschichtlichen Problematik bei den Rhodophyceen von SVEDELIUS (2, 4) sei hier noch nachdrücklich hingewiesen. Der gleiche Autor (1) berichtet über die eigenartige jahreszeitliche Bedingtheit des Generationswechsels bei dem baltischen *Ceramium corticulum*. Von Oktober bis in den Frühsommer kommen Tetrasporenpflanzen vor, die von März bis Mai am reichlichsten Tetrasporen produzieren. Während des Hochsommers erscheinen dann, wohl aus diesen Tetrasporen aus-

wachsend, in geringerer Zahl als die ungeschlechtliche Generation die jungen Sexualpflanzen. Ihre geringe Zahl erklärt sich wohl daraus, daß ihnen die vegetativen Parasporien der Sporophyten fehlen und ihre Vegetationszeit eine kürzere ist. Daß diese Pflanzen wirklich jung, nicht ausdauernd sind, beweist zweierlei: einmal siedeln sie sich in der oberen Litoralzone an, die bei dem niederen Wasserstand des Winters meist frei liegt und durch den Frost algenfrei gemacht wird. Dann wachsen aus den neugebildeten Karposporien im Spätherbst wieder die neuen Sporophyten aus. Die Verhältnisse hier liegen also gerade umgekehrt als bei dem von OKAMURA untersuchten pazifischen *C. hypneoides*. Bei dieser Form sind die Gametophyten ausdauernd und die Sporophyten bilden die kurze Sommergeneration.

Phaeophyceae. Das Bild des Generationswechsels der Phaeosporien, die noch vor wenigen Jahren als reine Haplonten galten, hat sich gewandelt. Man kennt sogar zur Zeit keine Form, deren Haplontennatur klar erwiesen ist. Ihr sicheres Vorkommen wäre von phylogenetischem Interesse. Nach den Arbeiten von KNIGHT (1, 2) an *Ectocarpus siliculosus* und *Pilayella littoralis* ist ein antithetischer Generationswechsel, durch verschiedene Nebenfruktifikationsformen verkompliziert, zum mindesten als fast gesichert anzunehmen. Unveröffentlicht gebliebene Versuche des Ref. an dem mediterranen *Ectocarpus abbreviatus* fügen sich in dieses Bild. Pflanzen mit unilokulären Sporangien bilden hier Schwärmer, die zu Geschlechtspflanzen mit plurilokulären Sporangien auswachsen. Es liegt Geschlechtertrennung vor. Nur wenn die Gameten verschiedenen Geschlechtes in ungleicher Menge im Hängetropfen zusammengefügt werden, kommt es zu den zuerst von BERTHOLD beschriebenen Kranzkopulationen. Aus den Zygoten entwickeln sich wieder Pflanzen mit unilokulären Sporangien, die Sporophyten. Oftmals kommt es an diesen Sporophyten, wenn sie noch klein sind, vor der Bildung der unilokulären Sporangien zur Ausdifferenzierung von plurilokulären Sporangien. Die in ihnen entstandenen Schwärmer kopulieren nie. Sie sind als wohl diploide Nebenfruchtformen der Sporophytengeneration aufzufassen. Unbefruchtete Gameten entwickeln sich stets wieder zu Geschlechtspflanzen; diese haploiden Zellen keimen rascher als die Zygoten. — SCHREIBER (4) fand bei der *Sphacelariaceae Chaetopteris plumosa*, daß Schwärmer aus plurilokulären Behältern nicht zur Kopulation zu bringen waren, dagegen zeigte der Helgoländer *Cladostephus spongiosus* einen deutlichen antithetischen Generationswechsel nach dem Dictyotatyp. Nur liegt *isogame* Heterözie vor. Auch hier können sich die unbefruchteten Gameten weiterentwickeln. Einen antithetischen Generationswechsel, allerdings mit betonter Sporophytengeneration, weist eine andere Sphacelariaceae *Stypocaulon scoparium* auf (nach unveröffentlichtem Versuch). Hier entstehen aus den Schwärmern der unilokulären Behälter kleine, wenigzellige

Pflanzen, die plurilokuläre Behälter bilden. Die Schwärmer aus diesen können wieder kopulieren, wenn auch oft nur eine geringe Neigung hierzu besteht. Bei vielen Arten der Phaeosporeen scheinen die Sexualvorgänge stark zurückzutreten und die Hauptverbreitung durch parthenogenetische Vorgänge ersetzt zu werden. So zeigen oft die reifen Gameten von *E. abbreviatus* eine große Kopulationsunlust. Sie können dann manchmal noch durch leichtes Erwärmen des Mediums (von 18° auf ca. 22—23°) aktiviert werden. Bei dem mit ihm oftmals vergesellschaftet vorkommenden *E. siliculosus* verlaufen unter den normalen Bedingungen schon die Kopulationen reichlich. Ein ähnlicher Fall des Abklingens der Sexualität liegt bei *E. virescens* vor. In den Teilungen der plurilokulären Meio- und Megasporangien ist nach SVEDELIUS (3) die Chromosomenzahl gleich. Pflanzen mit diesen beiden Arten von Sporangien gehören also nicht verschiedenen Kernphasen an. Sexuelle Vorgänge sind fortgefallen. Meiosporangien sind Antheridien, deren Schwärmer sich nur noch apogam entwickeln können; Megasporangien stellen die entsprechenden weiblichen Organe dar. Es scheint allerdings zweifelhaft, ob man für so manche Ectocarpusformen, bei denen Sexualitätsvorgänge fehlen, einfach mit SAUVAGEAU ein Aussterben des weiblichen Geschlechts annehmen kann. Er sieht in dem sehr seltenen Vorkommen der Megasporangienpflanzen von *E. virescens* einen Hinweis für das langsame Schwinden der weiblichen Pflanzen. Hier liegt vielleicht eine Konkurrenz zwischen den zahlreichen „♂“ Schwärmern und den wenigen „♀“ Schwärmern vor? — In einer methodisch wie sachlich ausgezeichneten Arbeit berichtet SCHREIBER (1) über seine Versuche mit Gametophyten von verschiedenen Laminarien. In Reinkulturen wachsen ♂ und ♀ Gametophyten zu dichten ektokarpoiden Watten aus und lassen sich jahrelang halten. Die Thalli regenerieren gut. So ist die Anlage von Klonkulturen nicht mit Schwierigkeiten verbunden. Die ♂ Thalli können höhere Salzkonzentrationen ertragen als die ♀. Die Bildung von Gameten ist allein von der Temperatur der Kulturlösung abhängig. Niedere Temperaturen fördern, höhere Temperaturen hemmen die Gametenentleerung. Mit diesen Laboratoriumsversuchen stehen die Freilandbeobachtungen in Übereinstimmung. Im Frühjahr hat die Gametenproduktion das Maximum, während sie in der Zeit der höheren Wassertemperatur, im Sommer, unterbleibt. Nach einwöchiger Präsentationszeit läßt sich an den Kulturen auch während der Sommerzeit die Gametenbildung induzieren. So zeigt sich die Wassertemperatur durch ihre Beeinflussung der Gametenentleerung als geographisch begrenzender Faktor. Wachstum von Gametophyten und Sporophyten wird nachweislich durch die höhere Sommertemperatur nicht gehemmt. Unbefruchtete Eier können sich ohne experimentellen Anstoß in geringer Zahl parthenogenetisch entwickeln. Die ausgewachsenen haploiden Thalli, von SCHREIBER wohl

irrtümlich als haploide Sporophyten bezeichnet, unterscheiden sich in ihrem Wuchs stark von den diploiden Sporophyten, die eine ausgesprochene polare Differenzierung aufweisen. Sicher stellen diese haploiden Thalli nur eine über das unbefruchtete Ei abgeleitete vegetative Vermehrung des Gametophyten dar. Durch eine sehr geschickt ausgearbeitete Isolierungsmethode gelang es, aus den Zoosporangien 32 Zoosporen abzufangen. Die Aufzucht solcher isolierter 32er Gruppen ergab schon auf einem wenigzelligen Stadium eine Differenzierung in 16 großzellige, langsamwüchsige ♀ Gametophyten und 16 kleinzellige, schnellwüchsige ♂ Gametophyten. Dieses Zahlenverhältnis von 50 % ♀ zu 50 % ♂ wurde nie von einer Gametensorte überschritten. Bastardierungsversuche mit den drei Helgoländer Laminariaarten waren ohne Erfolg. — *Fucus serratus* fruchtet mit Ausnahme der warmen Sommermonate das ganze Jahr hindurch. Im Juni beginnt die Thalluserneuerung, im September beginnen die neugebildeten Konzeptakeln mit der Gametenentleerung. Nach dem kalten Winter 1928/29 setzte die Regeneration wohl infolge der langsam fortschreitenden Wassererwärmung erst im Juli ein. In einer Reihe sehr gut durchgearbeiteter Laboratoriumsversuche studiert SCHREIBER (2) nun die Bedingungen der Gametenentleerung. Freilandbeobachtungen zeigten, daß bei Niedrigwasser freigelegte Fucusthalli nach einem Regenguß in reichlicher Menge die Gametangien austreten ließen. Es war hier ein Hinweis gegeben für den schon von OLTMANNS vermuteten Zusammenhang von Wechsel der Salzkonzentration des Mediums und ihrer Wirkung auf die Quellung des Konzeptakelschleimes und der umgebenden Gewebepartien. — An trockengelegten Thalli bewirkte das Befeuchten mit Süßwasser sehr reichlichen Gametangienaustritt mit einem Maximum nach der zweiten Stunde. Der Gegenversuch mit eingedampftem Seewasser ergab keine frei gewordenen Gametangien. Thalli, die von 6% Seewasser in 3% übertragen wurden, zeigten auch austretende Gametangien. Also bewirkt allgemein die Übertragung in osmotisch schwächere Lösung eine Quellung von Thallusgewebe und Schleim und damit verbunden den Austritt der Gametangien. Der zuletzt angegebene Laboratoriumsversuch entspricht den Verhältnissen draußen, wo ja auch nach dem Niedrigwasser die freiliegenden Fucusthalli, die oft mit einer Salzkruste überzogen sind, in das schwächer konzentrierte Meerwasser kommen. Die Hauptmasse der Gameten tritt bei der Wiederüberflutung aus. SCHREIBER prüft dann noch die Befruchtungsmöglichkeiten der so überreich produzierten Gameten. Auf ein Ei kommen ca. 3000 Spermatozoiden. In 1 Liter Seewasser sind ca. 5 Eier 2 Stunden nach Überflutung der Fucuszone vorhanden, also entsprechend ca. 15000 ♂ Gameten. In kleinen Gazetrommeln ausgesetzte Eier ergaben, daß ca. nur 1—2 Spermatozoiden von 10000 zu Befruchtung gelangen. — Bei Polaritätsstudien an *Cystosira*keimlingen konnte KNAPP (4) fest-

stellen, daß bei der Ausschaltung von Lichtreizen das Rhizoid dort gebildet wird, wo das Spermatozoid ins Ei eindrang. Die Eimembran zieht sich im Augenblick der Befruchtung etwas zusammen und bekommt eine feinwarzige Oberfläche, die sich bald wieder glättet. Ähnliche Erscheinungen sind den Zoologen schon lange von Seeigeleiern her bekannt. Bei *Fucus* kann man, wie aus einer nachgelassenen Arbeit KNEIPS (2) hervorgeht, mehrkernige Rieseneier erhalten, wenn man die Oogonien vor der Entleerung quetscht. Im Extremfall wandelt sich der gesamte Inhalt eines Oogons in ein achtkerniges Riesenei um, das befruchtungs- und entwicklungsfähig ist. Es gelang, einen abnormen Keimling bis zu einer Länge von 3,5 cm heranzuziehen. Die Teilungen solcher Keimlinge zeigen Anomalien, wie mehrpolige Spindeln und unregelmäßige Verteilung der Chromosomen. Die Aufzucht polyploider Keimlinge verschiedener Zusammensetzung gäbe die Möglichkeit, eine große Zahl entwicklungsphysiologischer Fragen zu lösen.

Chlorophyceae. In keiner systematischen Gruppe hat sich das Bild unserer entwicklungsgeschichtlichen Kenntnisse so gewandelt wie bei den Chlorophyceen. Noch in der letzten Ausgabe von R. VON WETTSTEINS „Handbuch der systematischen Botanik“ sind alle Chlorophyceen als Haplonten dargestellt. Heute weiß man, daß auch diese Gruppe die gleiche Mannigfaltigkeit der Generationswechselltypen und die verschiedene Art der Geschlechterverteilung aufweist, die bei anderen Thallophytengruppen zu finden ist. Auf eine ausführliche Darstellung der Generationswechselverhältnisse glaube ich hier verzichten zu können, da ja über diese Frage schon verschiedene zusammenfassende Referate erschienen sind (SCHUSSNIG, HARTMANN [3]).

Die *Volvocales* haben sich bisher als Haplonten erwiesen (ZIMMERMANN, SCHREIBER [5]). Auch die von STREHLOW auf ihre Sexualitätsverhältnisse hin studierten einzelligen Formen, Vertreter der Gattungen *Chlamydomonas*, *Chlorogonium*, *Stephanosphaera*, *Chlamydotryps* und *Polytoma* reduzieren bei der Zygotenkeimung. Die Auslösung der Gametenbildung gelingt nur bei den *Chlorogonium*arten, *Chlam. monoica* *Stephanosphaera* durch Nahrungsmangel in Anreicherungskulturen, wie es SCHREIBER in seiner grundlegenden Arbeit für mehrere höhere *Volvocales* nachwies. Bei einer anderen Gruppe tritt die Gametenbildung nur bei bester Ernährung ein; hierzu gehören zwei *Chlamydotryps*arten und *Chlam. paradoxa* und *botryodes*, bei denen eine sehr lange wachstumsfähige freibewegliche Planozygote gebildet wird. Bei den Algen der ersten Gruppe wird die Einzelzelle zum Gametangium, aus dem ein Gamet ausschlüpft, während bei den mit Planozygoten ausgestatteten Arten die ganzen Schwärmer kopulieren, also eine Art von Gametangiogamie stattfindet. Alle untersuchten Formen sind isogam. *Chlor. elongatum*, *leiostracum*, *Chlam. paradoxa* und *botryodes* sind heterözisch, alle anderen synözisch. Irgendwelche Beobachtungen, die auf das Vorhandensein von relativer Sexualität hindeuten könnten, wurden nicht gemacht. Über eine extrem oogame *Chlamydomonade*

berichtet PASCHER (2). *Chlorogonium oogamum* bildet in der männlichen Zelle in einer Anzahl rasch ablaufender Teilungen 64 nadelförmige Spermatozoiden. Der Inhalt der weiblichen Zelle rundet sich zu einem Ovum ab. Der zusammengeballte Eikörper bleibt durch einen feinen Plasmafaden noch lange mit den Blepharoblasten, die auch im vegetativen Zustand im Leben zu erkennen sind, in Verbindung. Die Zelle ist noch freibeweglich. Vor der Befruchtung tritt das schwach amöboide Ei aus der Muttermembran aus. Die Spermatozoiden, die nicht befruchteten, können sich nicht weiter entwickeln. Es ist bemerkenswert, daß schon innerhalb der phylogenetisch sicher eng zusammengehörigen Gruppe der einzelligen Volvocalen alle Übergänge von Isogamie zu extremer Oogamie vorhanden sind. — Zwei Typen von höheren Volvocalen, die der Form ihrer Koloniebildung wegen phylogenetisches Interesse beanspruchen, mögen hier noch kurz erwähnt sein. PASCHER (2) beschreibt aus dem Brakwasser eine stark dorsiventral gebaute Polyblepharidee, *Dangeardinella*. Das lang ausgezogene Vorderende ist stark metabol. Von den beiden gleich langen ventral inserierten Geißeln ist die eine nach vorne gerichtet und dient der Fortbewegung, die andere ist eine unbewegliche Schleppgeißel. Die Fortbewegung ist demzufolge ein gleichmäßiges Schwimmen. Nach der Längsteilung bleiben die beiden Abkömmlinge fast immer durch Plasmabrücken verbunden. Die beiden Tochterzellen sind meist von ungleicher Größe. Die Größendifferenz kann so beträchtlich sein, daß man fast von einem „Sprossungs“-Vorgang sprechen kann. Meist tritt *Dangeardinella* in Koloniform auf. 2—16 Individuen sind durch Plasmastränge kranzartig verbunden. Die Längsachsen sind alle parallel gerichtet, die Ventralseiten der Einzelzellen weisen nach innen. Sind nur wenige Individuen im Kolonieverband vereinigt, so kann noch eine leidlich koordinierte Vorwärtsbewegung zustande kommen, ohne die für die höheren Volvocalen so typische Rotation. Bei vielzelligen Kolonien wird die Bewegung völlig ungeordnet; die eine Zelle strebt hierhin, die andere dorthin, besonders wenn auch verschieden große Zellen eine verschieden starke Bewegungsintensität haben. Doch kommt es nur in den seltensten Fällen aus diesen inneren Spannungen heraus zu einer Sprengung des Kolonieverbandes. Die Sexualitätsverhältnisse zeigen bis auf die starke Variabilität der Gametengröße keine Besonderheiten. Man hat den Eindruck, als ob nur die wenigzelligen Kolonieverbände schon balanciert sind, dagegen die vielzelligen noch nicht, weil sich bei ihnen die sehr ausdifferenzierte Zellform des Einzelindividuums noch hemmend bemerkbar macht. — ZIMMERMANN beschreibt aus dem Plankton von Neapel eine koloniebildende Volvocacee (*Oltmannsiella lineata*), die deshalb Beachtung verdient, weil ihre vier Zellen hintereinander angeordnet sind, mit der Geißelbasis alle nach einer Seite, nicht über Kreuz wie etwa bei dem auch vierzelligen *Gonium sociale*. Durch diese

Art der Koloniebildung und die typisch polar orientierte Stellung der Einzelzellen im Verband nimmt *Oltmannsiella* eine Ausnahmestellung unter den koloniebildenden Volvocaceen ein. Es lassen sich mancherlei Parallelen zu Ulothrichalen mit fädigem Bau, etwa vom Typus *Ulothrix* ziehen. Bei vielen Formen liegt ja die Symmetrieachse der sich bildenden Schwärmer auch senkrecht zur Längsachse des ganzen Fadens, und oft deuten z. B. bei *Ulothrix* selbst, die Chromatophoren der einzelnen Zellen durch ihre einseitige Stellung eine polare Differenzierung der Zelle senkrecht zur Längsachse des Fadens an. Dieser Befund zeigt nur, daß so etwas wie die Möglichkeit zur fädigen Koloniebildung bei den Volvocalen schon vorhanden ist und daß Volvocalen und Ulothrichalen nicht zu fern voneinanderstehen. — Bei den Ulothrichales sind Haplonten und Haplodiplonten vorhanden. *Oedogonium* (GUSSEWA [2] MAINX) und *Ulothrix* (GROSS) sind Haplonten, *Ulva* (FÖYN) und *Enteromorpha* (HARTMANN [1]) haben antithetischen Generationswechsel. Über die Sexualitätsverhältnisse bei einer Anzahl von *Oedogonium* berichtet MAINX in einer größeren Arbeit. Es standen ihm 80 verschiedene Stämme in Reinkultur zur Verfügung, unter denen alle verschiedenen Typen der Geschlechterverteilung, synözische, makrandrisch-heterözische und idioandropore, vertreten waren. Die Zoosporenbildung wird, wie schon andere Autoren berichteten, induziert durch Verdunkelung, Erwärmung, Überimpfen in neue Kulturlösung, kurz durch „physiologische Stöße“ der verschiedensten Art. Diese Außenfaktoren wirkten bei allen untersuchten Formen stets gleichsinnig. Erhöhung der Kohlendioxidkonzentration ist ohne Wirkung, im Gegensatz zu GUSSEWAS Feststellungen. Der rote Augenfleck nahe der Zilienbasis verschwindet bald nach der Keimung. Die ausdifferenzierten Basalkörner der Zilien kann man im Leben schon an der ungeschlüpften Zoospore beobachten. Der Eintritt der geschlechtlichen Fortpflanzung ist nicht so einfach mit dem Umschalten der Außenbedingungen auszulösen. Äußere Faktoren, wie z. B. allmähliche Verschiebung der H-Ionenkonzentration, können nur dann wirksam werden, wenn die Algen in „Kopulationsstimmung“ sind. Das Hervorrufen dieser Kopulationsstimmung ist noch nicht fest in der Hand des Experimentierenden. In nährstoffarmen Kulturen gelingt es nicht, geschlechtliche Fortpflanzung zu veranlassen. Bei der Zygotenkeimung erfolgt R. T. (GUSSEWA [2]). Dieser Befund überrascht nicht, da ja schon OHASHI nachgewiesen hat, daß bei dem anderen möglichen Punkte, bei der Gametenbildung, keine Chromosomenreduktion eintritt. In einer sehr sorgfältig durchgeführten Tetradenanalyse der 4 aus der keimenden Zygote von *Oed. plagiostomum* var. *gracilius* frei werdenden Schwärmer erbringt MAINX den experimentellen Beweis, der die zytologische Feststellung ergänzt. Aus jeder vollkommen isolierten Tetrade entstehen stets 2 ♂ und 2 ♀ Fäden. Die Aufteilung der Geschlechter erfolgt im ersten Teilungs-

schritt, wie sich durch paarweise Isolierung der Gonen nachweisen ließ. Oftmals kann die R.T. aus unbekanntem Gründen in der Zygote unterbleiben; der Zellinhalt wächst dann zu einem diploiden Faden aus, dessen Phänotypus rein weiblich ist. Doch kann manchmal in der Ausbildung der Oogonien, besonders in ihrer reihenweisen Anordnung und ihrer oft geringen Zellhöhe das Wirken des unterdrückten männlichen Geschlechtes zum Ausdruck kommen. Die Verhältnisse liegen fast genau so, wie bei dem von LORBEER angegebenen Fall des diploiden Gametophyten von *Sphaerocarpus Donellii*. Die diploiden Eier können durch haploide Spermatozoiden befruchtet werden. Doch keimten bisher die triploiden Zygoten nicht. — Die lange unsicheren Verhältnisse bei *Ulothrix* sind durch die Arbeiten von SCHUSSNIG (6) und seiner Schülerin GROSS bis zu einem gewissen Grade geklärt. Es gelang GROSS bei der Keimung der Zygoten 4 deutliche Gemini nachzuweisen, allerdings fand sie keine Synapsisstadien. Diese Feststellungen ergänzen sich gut mit den Befunden SCHUSSNIGS, der beim Studium der mitotischen Teilung die Haploidzahl 4 feststellte. Geschlechtertrennung liegt vor. Allerdings klärt die Arbeit von GROSS diese Frage nicht. Nur an Hand einer gründlichen Gonenanalyse kann der Beweis erbracht werden, ob genotypische oder phänotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt. — HARTMANN (1) Ergebnisse an isogamen *Enteromorphen* konnte KYLIN (3) an der anisogamen *E. intestinalis* in vollem Umfange bestätigen. Auch hier liegt antithetischer Generationswechsel vor. — Es sei hier auf die Arbeiten von FÖYN über *Chladophora* und *Ulva* und HARTMANN (1) über *Chaetomorpha* und *Enteromorpha* mit Nachdruck hingewiesen, weil sie in ihrer Verknüpfung von Experiment und Zytologie grundlegend für die moderne Generationswechselforschung bei den Chlorophyceen geworden sind und die dort behandelten Fragen eindeutig klärten. — Eine an großem Zahlenmaterial durchgeführte Analyse der Geschlechterverteilung von *Tetraspora lubrica* (GEITLER [3]) bringt den Nachweis strenger Diözie. Der rasch ablaufende Verschmelzungsvorgang der zweigeißeligen, oft sehr verschieden großen Gameten weist nichts Besonderes auf. Fügt man größere Mengen von Gameten verschiedenen Geschlechtes zusammen, so kommt es zu Gruppenbildungen. Solche Gruppen können aber auch entstehen, wenn nur ein Gamet eines Geschlechtes (+ oder —) mit vielen des anderen Geschlechtes zusammen treffen. Diese Gruppenbildung ist kein Hinweis für Anisogamie, also nicht mit den oft zitierten Verhältnissen von *Ectocarpus siliculosus* in Parallele zu setzen. Gruppenbildungen gleichen Geschlechtes untereinander, allerdings ohne folgende Kopulation, können erzielt werden, wenn man Extrakt oder leerzentrifugierte Lösungen der anderen Gametensorte hinzufügt. Die Verhältnisse liegen hier anders als bei den Versuchen von JOLLOS an *Dasycladus*, wo Umstimmungen der sexuellen Reaktion möglich sind. Vielleicht beruht dieser Unterschied

darauf, daß bei *Tetraspora* die Stärke der sexuellen Reaktion der einzelnen Thalli stets gleichbleibt, also irgendwelche Andeutungen für das Vorhandensein einer relativen Sexualität fehlen, während das bei *Dasycladus* nicht der Fall ist. Die Zygoten von *Tetraspora* waren nicht zur Keimung zu bringen. Da der Ort der R.T. unbekannt ist, läßt sich der Nachweis einer genotypischen Geschlechtertrennung, die nach den experimentellen Befunden sehr wahrscheinlich ist, nicht erbringen. — Ein überraschendes Ergebnis brachte HÄMMERLINGS Untersuchung der Siphonee *Acetabularia mediterranea*. Die Thalli sind bis kurz vor der Zystenbildung nicht nur einzellig, sondern auch einkernig. Aus den Zysten wurden im Winter die Gameten frei, die reichlich kopulierten. In der Kultur (es wurde mit einer kombinierten Seewasser-Erdabkochung nach SCHREIBER gearbeitet) wuchsen die diploiden Keimlinge rasch heran. Der Kern, der in einem bestimmten Verhältnis zum wachsenden jungen Thallus an Größe stetig zunimmt, befindet sich in der Rhizoidenregion. Es differenziert sich ein großer Nukleolus aus, der sich oftmals in mehrere wurstähnlich gestaltete Nukleolen teilen kann. Die Größenzunahme des Kernes kann nach einigen Monaten so beträchtlich werden, daß der Keimlingskern die vieltausendfache Größe des Anfangszygotenkernes erreicht. Bei der Zystenbildung hellt sich der Thallus auf. Ein rasch aufwärtssteigender Plasmastrom transportiert eine größere Anzahl kleiner Kerne in den Schirm. Auf solchem Stadium ist der große Kern im Rhizoid verschwunden. Entfernt man vor der Thallusaufhellung das Rhizoid mit dem Riesenkern darin, so kommt es nicht zur Zystenbildung. Dies ist ein indirekter Beweis dafür, daß zu dieser Zeit außer dem großen Kern im Thallus kein anderes Kernmaterial vorhanden ist, das Zystenbildung bewirken könnte. Leider ist es noch nicht gelungen, die Teilungsvorgänge, die zur Bildung der kleinen Kerne führen, zu erfassen. Möglicherweise stellen diese in ihrer Natur noch ungeklärten Riesenkern große Sammelkerne dar, die rasch vor der Zystenbildung in ihre Einzelbestandteile zerfallen können. Das Primärstadium der Zyste ist einkernig. Für dieses Stadium konnte SCHUSSNIG (5) bei der von ihm neu entdeckten Mittelmeerform *Ac. Wettsteinii* die R.T. nachweisen. Die Gattung *Acetabularia* umfaßt also Diplonten. Die Haplophase ist nur auf die Gameten beschränkt. Die Verhältnisse liegen also ebenso wie bei dem von WILLIAMS untersuchten *Codium tomentosum*. — Der Fall *Caulerpa* ist noch ungeklärt. Über Sexualität und Kernphasenwechsel ist nichts bekannt. Immerhin ist soviel zu sagen, daß DOSTAL (1, 2), und dann in genauerer Untersuchung SCHUSSNIG (4) (die Priorität tut hier nichts zur Sache!) im Herbst an sich verfärbenden *Caulerpa*phylloiden feine papillöse Auswüchse feststellten, die meist mit einem deutlich geschichteten Gallertpfropf geschlossen sind. In dem Phylloid befanden sich meist eine große Anzahl zwei-

geißelige Schwärmer, die durch diese Papillen, aber auch durch Thallusrisse in dichten Wolken austraten. Über ihr ferneres Schicksal ist nichts bekannt. Wenn man nach den Befunden ERNSTS an tropischen Caulerpen vielleicht auch nicht den extrem skeptischen Standpunkt von H. u. W. SCHWARTZ einnehmen braucht, daß nämlich die Schwärmer Parasiten angehören können und mit den Caulerpen nichts zu tun zu haben brauchen, so ist bisher noch keinerlei Anhalt gegeben, ob diese Schwärmer als Gameten oder Zoosporen zu betrachten sind. Hier können nur Kulturexperimente die Entscheidung bringen. Innerhalb der Gattung Cladophora gibt es Haplodiplonten und Diplonten. SCHUSSNIG, der als erster nach dem Erscheinen der Arbeit von WILLIAMS die Generationswechseluntersuchungen bei Chlorophyceen aufnahm, stellte bei der marinen Cl. Suhriana die R. T. bei der Zoosporenbildung und dann später antithetischen Generationswechsel fest, und FÖYN kam zu den gleichen Ergebnissen beim Studium der marinen Cl. pellucida. Bei beiden Formen liegt Geschlechtertrennung vor. Nach SCHUSSNIG ist sie genotypisch bedingt und durch das Vorhandensein eines Geschlechtschromosomenmechanismus vom x—o-Typ charakterisiert. FÖYN konnte an seinem Material keine Heterochromosomen feststellen. Cl. glomerata dagegen aus dem Süßwasser ist nach LIST ein reiner Diplont, wie es früher schon SCHUSSNIG (3) angab. Hier verläuft bei der Gametenbildung die R. T. ab. Auf anderen diploiden Pflanzen werden die Zoosporen gebildet. Gametenbildung erfolgt nur selten im Frühjahr, während die Zoosporen in allen Monaten vorhanden sind. Da die zytologischen Befunde an Freilandmaterial gemacht wurden, ist der Zusammenhang von Zoosporenpflanzen und Gametenpflanzen noch nicht ganz geklärt.

Fungi. Eine umfassende Monographie von *Synchytrium fulgens* gibt KUSANO (2). Sie bringt über die Ergebnisse, die CURTIS an *S. endobioticum* erhielt, hinaus viele neue Beobachtungen. *S. fulgens* ist ein synözischer Haplont. Die R. T. erfolgt bei der Zygotenteilung. Ob nun aus Parthenogameten Sommersori oder aus Zygoten Wintersori entstehen, ist weitgehend von Außenbedingungen abhängig, da das Temperaturoptimum für die Kopulation der eingeißeligen Gameten nur eine sehr geringe Variationsbreite hat. Die Gameten verhalten sich, wie auch KÖHLER für *S. endobioticum* feststellte, während des Anfangs ihrer Schwärmzeit als „♂“, später als „♀“, nachdem sie sich am Boden festgesetzt haben. Die Kopulation erfolgt zwischen einem freien und einem schon festgesetzten Gameten. Wintersori werden exogen angelegt, Sommersori endogen im Gegensatz zu *S. endobioticum*, bei dem diese Verhältnisse gerade umgekehrt sind. — Einen für Phycomyceten ganz neuartigen Entwicklungsgang weist *Allomyces javanicus* auf, eine tropische Blastokladiacee, die KNIEP (I, 3) entdeckte und untersuchte. *All. javanicus* hat eingeißelige Planogameten in beiden Geschlechtern und zeichnet sich außerdem durch einen antithetischen Generations-

wechsel aus. Beide Phasen unterscheiden sich im vegetativen Thallusbau nicht. Auf dem Gametophyten werden ♂ und ♀ Gametangien an einer Hyphe hintereinander angelegt und entlassen größere ♀ und kleinere ♂ Gameten. Die Zygote keimt sehr kurze Zeit nach der Kopulation aus, ein bei den Phycomyceten isoliert dastehender Fall und wächst zum diploiden Thallus aus. Zoosporen aus Zoosporangien stellen rein vegetative diploide Nebenfruchtformen dar. An alten Diplohalli werden mehrkernige, mit fester Membran versehene Dauersporen angelegt, die aus einem Keimsporangium nach der R. T. haploide Zoosporen entlassen, die dann wieder zu Geschlechtspflanzen auswachsen. Die Kerne von Haplonten und Diplonten verhalten sich wie 1:2,12 in ihren Volumina. Unbefruchtete ♀ Gameten können sich parthenogenetisch weiter entwickeln zu Geschlechtspflanzen mit beiderlei Gametangien. Phänotypisch bestimmte Geschlechtszellen sind, wie früher schon F. v. WETTSTEIN in seinen Versuchen an *Vaucheria hamata* zeigte, nicht fest determiniert, sondern tragen die Potenz für beide Geschlechter in sich. — Bei der Leptomitacee *Rhizidium europaeum* untersucht BEHRENS die Oogonentwicklung. 30—35 Kerne sind in der jungen Oogonanlage enthalten. Die Kerne machen eine synchrone Teilung durch. Dann wandert ein Kern in die Mitte und die anderen degenerieren. Die Oogonentwicklung ist der einiger Albugoformen gleich und zeigt wieder einmal die weitgehende Parallele in der Reduktion der ♀ Gameten bei Saprolegniaceen und Peronosporaceen. — Mit umfassendem Zahlenmaterial prüfen SATINA und BLAKESLEE, welches der beiden Gametangien von verschiedenen anisogam-synözischen Mucorineen dem + - und dem — -Geschlecht einer heterözischen Testform entsprechen. An Hand von unvollkommenen Geschlechtsreaktionen — es kommt hierbei nur zum Anlegen der Gametangien, zu keinem Sexualakt — wurden die einzelnen Formen untersucht. Die Verhältnisse liegen bei den anisogamen Synözisten nicht einheitlich. So reagierte z. B. bei *Zygorhynchus heterogamus* das größere Gametangium mit dem + -Stamm des Heterözisten und zeigte damit selbst das Vorhandensein einer — -Tendenz, und das kleine Gametangium gab stets gleichsinnig mit dem — -Stamm des Testers Reaktion. Gerade umgekehrt lagen die Dinge bei *Absidia spinosa* und einer größeren Anzahl anderer Formen. Bastardierungen gelangen nie. — In einer groß angelegten Untersuchung sucht GWYNNE-VAUGHAN, jetzt an CLAUSSENS Studienobjekt *Pyronema*, den Beweis für die Richtigkeit ihrer Behauptung zu erbringen, daß bei bestimmten Ascomycetengruppen „doppelte“ Befruchtung und dann „doppelte“ Reduktion der Chromosomenzahl erfolgt. Allerdings besteht auf Grund dieser Arbeit vorläufig kein Anlaß, die Ergebnisse der mehrfachen gründlichen Untersuchungen CLAUSSENS zu verwerfen, um so mehr, als SCHWEITZER an der *Pyronema* nicht fernstehenden Form *Ascobolus strobolimus* die gleichen Verhältnisse

fand wie CLAUSSEN an *Pyronema*. SCHWEITZER richtete sein besonderes Augenmerk auf die Verhältnisse beim Übertritt der ♂ Kerne und auf die Kernpaarungen. Die Beobachtung wird bei diesem Objekt im Gegensatz zu *Pyronema* noch dadurch erleichtert, daß hier die ♂ Kerne kleiner sind als die ♀, und so das ungleiche Kernpaar, das im Ascogon konjugiert, noch lange in den ascogenen Hyphen verfolgt werden kann. Es ist mit Sicherheit zu sagen, daß im Ascogon keine Kernverschmelzung eintritt. — DOWDING untersucht, in Anlehnung an die grundlegenden Versuche von DODGE (1, 2, 3), die Sexualität von normalen, Zwerg- und Riesensporen von *Pleurage anserina*. Für gewöhnlich sind 4 zweikernige Ascosporen im Ascus vorhanden. Jede einzelne Spore kann zu einem haplomiktischen Myzel auswachsen, das bald Fruchtkörper bildet. Unter bestimmten Außenbedingungen kann es zur Bildung von Riesensporen kommen, die 2 gewöhnlichen Ascosporen entsprechen, oder von einkernigen Zwergsporen, deren je 2 der gewöhnlichen Ascospore gleichkommen. Myzelien aus Zwergsporen sind steril und geben nur Fruchtkörper nach Kombination mit einem anderen Zwergsporenmyzel. Zwergsporen sind also eingeschlechtlich, gewöhnliche Ascosporen gemischt geschlechtlich, denn sie enthalten 2 Kerne verschiedenen Geschlechtes. Über den Zeitpunkt der Geschlechterdifferenzierung während der Ascosporenreifeung fehlen die Angaben. Neuerdings hat DODGE (3) bei einer dihybriden Ascomycetenkreuzung — er kreuzte einen normalen und einen albinistischen Stamm, die sich außerdem noch in der Neigung, Konidien zu bilden, unterscheiden — festgestellt, daß die Merkmalsaufspaltung im ersten *und* zweiten Teilungsschritt erfolgt. Er bediente sich dabei der bewährten Methode, alle Ascosporen aus dem Ascus der Reihe nach zu isolieren, entsprechend ihrer natürlichen Lage im Ascus. — Eine andere Methode, als aus Zwergsporen von gemischt-geschlechtlichen Pilzstämmen, die Konidien bilden, eingeschlechtliche Myzelien zu erhalten, stammt auch von DODGE (1). Steigert man die Konidienbildung eines solchen Myzels, so kann man bei dem raschen Wachstum neben den sonst meist mehrkernigen Konidien auch einkernige erhalten. Die Myzelien aus solchen Haplokonidien unterscheiden sich durch langsameren Wuchs von den Myzelien der normalen Konidien. ZICKLER gelang es, bei *Sordaria* und *Neurospora* durch Einwirkung von Narkotika die Entstehung von Zwerg- und Riesensporen zu veranlassen. LAIBACH studiert die Bedingungen der Perithezienbildung bei einigen Erysipheen, die auf Lamien vorkommen. Durch direkte Einwirkung auf den Pilz ist die Perithezienbildung nicht auszulösen. Es ist rein eine Frage der Ernährung und Wasserversorgung des Pilzes. So wirken günstig für das Fruchten des Pilzes alle Faktoren, die z. B. den osmotischen Wert in den Oberflächengewebe der Wirtspflanze heraufsetzen. Überreichliche Beimpfung eines kleinen Blattareals kann die Perithezienbildung beschleunigen.

Die Neigung zur Perithezienbildung ist unabhängig von der Empfänglichkeit einer bestimmten Wirtsspezies für eine Parasitenrasse. — Zweisporige Basidiomycetenformen sind in größerer Zahl bekannt (BAUCH [1, 2]). Die Zweisporigkeit kann zweierlei Art sein. Bei *Camarophyllus virgineus* ist eine zweisporige und eine viersporige Rasse vorhanden. Die viersporige folgt dem Normalschema: Karyogamie und R.T. laufen in der Basidienmutterzelle ab. Die zweisporige Rasse ist eine einkernige Haplorasse: In der Basidienmutterzelle macht ein haploider Kern eine vegetative Teilung durch und bildet die zwei neuen Basidienkerne. Der andere Fall der Zweisporigkeit ist bei einigen *Clavaria*-arten realisiert, bei denen alle Formen und Rassen diese Eigenschaft haben. Diese *Clavarien* beanspruchen wegen der Reifungsvorgänge in der jungen Basidie besonderes Interesse. Bei *C. cristata* und *rugosa* erfolgt nach Karyogamie und R.T. in zwei Schritten noch ein dritter vegetativer Teilungsschritt, so daß 8 Kerne entstehen. Von diesen degenerieren 6 und 2 wandern in die beiden Basidiosporen ein. Mit dem Vorhandensein der 8 Kerne ist auch zahlenmäßig die Homologie mit dem normalen Ascus der Ascomyceten gegeben. Die Basidie in allen ihren Abwandlungen stellt (nach des Ref. Ansicht) nur eine Sonderform des Ascus dar, um so mehr, als eine Unterscheidung der Ascosporen und Basidiosporen als Endosporen und Exosporen künstlich ist. Basidiosporen sind keine Exosporen wie etwa die Kettenkonidien von *Albuginaceen*. Es wandern bei der Basidiosporenbildung ein haploider Kern mit einer bestimmten zugehörigen Plasmamenge, wie z. B. bei manchen *Coprini*, also eine Einheit, wie es die junge Ascospore nach der freien Zellbildung im Ascus darstellt, in die Sterigme ein, die eine Vorstülpung der Mutterzellmembran darstellt. Die junge Spore bildet also keine eigene Membran mehr aus. Der Membranteil der Sterigme, zur Mutterzelle gehörig, wird dazu verwandt. — Eine genaue zytologische Durcharbeitung der Reifungsteilung bei *Coprinus* gibt VOKES. Der diploide Kern ist vor der R.T. am apikalen Ende der Mutterzelle mit 4 feinen hyalinen Strängen befestigt. An diesen Strängen, die während des Ablaufs der R.T. erhalten bleiben, hängen später die 4 haploiden Kerne, ehe sie in die Sterigmen einwandern. Ob diese hyalinen Organellen irgendwie aktiv beteiligt sind an der Wanderung der Kerne, ist nicht untersucht worden. — Eine ausführliche Untersuchung der Sexualitätsverhältnisse bei *Coprinus fimetarius* ist OORT zu verdanken. *C. fimetarius* ist ein Hymenomycet nach dem „Viererschema“, d. h. es werden an einem Fruchtkörper 4 verschiedene Arten von Sporen gebildet. Nehmen wir die Konstitution des diploiden Myzels mit ABab an, so sind die 4 verschiedenen haploiden Sporen mit AB, ab, Ab und aB zu bezeichnen. Kombinationen von Myzelien, die in beiden Faktoren nicht verschieden sind (z. B. AB × AB), O-Kombinationen, ergeben keine Reaktion. Sind die Kombinationsmyzelien in beiden Faktoren

verschieden (z. B. $AB \times ab$ oder auch $Ab \times aB$ usw.), AB -Kombinationen des Verfassers, so tritt vollständige Reaktion ein. Es kommt zur Bildung normaler diploider Fruchtkörper. Werden zwei Myzelien mit ungleichem A -Faktor miteinander kombiniert, des Verfassers A -Kombinationen (z. B. $AB \times aB$ und $Ab \times ab$), so treten zwischen den beiden haploiden Myzelien Mischmyzelien auf; in geringem Maße werden Haplofruchtkörper gebildet, vollkommene Sexualreaktionen unterbleiben. Myzelien mit ungleichen B -Faktoren (z. B. $AB \times Ab$ und $aB \times ab$), B -Kombinationen nach dem Verfasser, stoßen sich ab. Es wird kein Mischmyzel gebildet. Die Neigung zur Haplofruchtkörperbildung ist im Gegensatz zu den B -Kombinationen stark gesteigert. Bei B -Kombinationen kommt es oft in einem Myzel zu abnormer Schnallenbildung (Pseudoschnallen), die man als Zeichen einer unvollkommenen sexuellen Reaktion auffassen kann. Myzelien mit Pseudoschnallen kommen nie zur Fruchtkörperbildung. A -Kombinationen bilden nie Pseudoschnallen. Diese Pseudoschnallenbildung ist nicht gleichzusetzen mit den „Durchbrechungskopulationen“ früherer Autoren, die, wenn sie überhaupt geklärt sind, auf Mutation in einem Faktor beruhen, nicht zu der Eigenschaft einer bestimmten Faktorenkombination, wie hier, gehören. OORTS Ergebnisse lassen sich vollkommen in Parallele setzen mit Befunden BAUCHS (3, 4) an *Ustilago longissima*. Auch bei *U. longissima* werden als Ergebnis der Reduktionsteilung 4 verschiedene Arten von Sporidien gebildet. Nehmen wir die Zygotenkonstitution wieder mit $ABab$ an, so haben wir die Sporidien mit AB , ab , aB und Ab zu bezeichnen. Kombinationen von Sporidien mit zwei ungleichen Faktoren geben vollkommene sexuelle Reaktion. Charakteristisch für den Eintritt derselben ist bei *U. longissima* das Auswachsen eines „Suchfadens“, eines Fadens, der aus dem Kopulationskanal oder der einen Sporidie auswächst und Kern und Plasma beider Sporidien enthält. Sind die Kombinationsmyzelien im A -Faktor unterschieden, so kommt es zu einer unvollkommenen Sexualreaktion. Der Kopulationskanal, der vielfach gewunden ist, wird zwar angelegt, aber es kommt nicht zu einem Überwandern von Kern und Plasma. Aus diesen zwei Sporidien sprossen mehrere einkernige, wirr durcheinander wachsende Hyphen aus („Wirrfadentyp“ nach BAUCH). Myzelien mit ungleichen B -Faktoren reagieren nicht miteinander. Nach BAUCHS grundlegenden Untersuchungen an heterözischen *Ustilagineen* macht es nunmehr keine Schwierigkeiten, ihre Sexualitätsverhältnisse mit denen der normalen Hymenomyceten zusammen zu betrachten. Die einzelnen Sporidientypen traten bei *U. longissima* in Form von mehreren multiplen Allelen auf, wie das gleiche von Hymenomyceten bekannt ist. — Eine Fülle von verschiedenen mykologischen Beobachtungen, besonders am Hymenomyceten, bringt BULLERS *Researches on Fungi*, Bd. 4. Es werden genaue Angaben gemacht über die Entwicklungsphysiologie der Fruchtkörperbildung

bei *Coprinus* und das Entstehen der aufeinanderfolgenden Basidien-generationen an einem Fruchtkörper. Genauer studiert werden die Befruchtungsvorgänge bei heterözischen Coprini und die Wanderungsgeschwindigkeit des übergetretenen Kernes im haploiden Myzel nach dem Sexualakt. — Durch Kultur auf Giftnährböden der verschiedensten Art unter dem Einfluß von erhöhter und tiefer Temperatur gelingt es HELDMAIER bei Einsporenmyzelien von *Schizophyllum* und *Collybia*, die beide dem Vierertyp der Hymenomyceten angehören, die sexuelle Reaktion zu verändern. In verschieden hohem Grade kommt es zwischen so vorbehandelten Myzelien, die sich in einem Faktor unterscheiden, zur Schnallenbildung. Merkwürdigerweise neigen stets bestimmte Stämme zu solchen Anomalien. Vielleicht liegen ähnliche Verhältnisse vor, wie sie oben aus den Versuchen von OORT und BAUCH geschildert wurden. Im Normalfall ist die Fähigkeit zu unvollkommenen, abnormen Sexualvorgängen verdeckt; nur unter dem Einfluß besonders stark-wirkender Außenfaktoren wird diese Eigenschaft manifest. Allerdings ist diese Änderung nur modifikatorischer Art und klingt schon nach kurzer Zeit wieder völlig ab.

Bryophyta. Über die Feinstruktur von Lebermoosspermien berichtet MÜHL DORF. Eine besonders ausgearbeitete Färbemethode läßt den Bewegungsapparat, Kernstück und Plasmastück unterscheiden. Der Bewegungsapparat besteht aus dem Geißelträger, einem nur schwach-färbbaren Teil des Spermiums und den beiden Geißeln, deren jede an ihrer Basis zwei deutlich färbbare Körner hat. Die Geißeln sind bei Spermien mit kurzem Geißelträger (Fegatella) vollkommen symmetrisch inseriert und nur in ihrer Funktion als Schwimm- und Schleppgeißel zu unterscheiden. Ist der Geißelträger langgestreckt (*Chiloscyphus*, *Plagiochila*), so zeigt sich die verschiedene Geißelfunktion schon im Ansatz dieser Organelle. An der Spitze steht die Schwimmgeißel (auch Vorder- oder Bauchgeißel), weiter dahinter ist die Schleppgeißel (oder Rückengeißel) angesetzt. Die Enden der Geißeln sind feingabelig verzweigt. — Bei einer Anzahl akrogyner Jungermanialen studierte KNAPP (1) den Einfluß der Befruchtung und Embryobildung auf das Auswachsen des Perianthes. Stehen die ♀ Organe endständig an Haupt-ästen, so wächst das Perianth auch ohne Befruchtung aus. Die Perianthien der auf Kurz- oder Seitenästen des Thallus aufsitzenden Arche-gonien können sich ohne Befruchtung nicht entwickeln. Es liegen hier sicher Ernährungsursachen zugrunde, die sich leider nicht genau quantitativ fassen lassen.

Pteridophyta. Zwei Arbeiten über die Entwicklungsphysiologie der Spermatozoidenreifung und Antheridientleerung von *Isoetes* (WADA) und bei einigen Polyodiaceen (HARTMANN) bringen eine Anzahl entwicklungsgeschichtlicher Neubeobachtungen und seien deshalb hier kurz erwähnt. — DRACINSCHI hat mit MÜHL DORFS Feinmethoden die Struktur

einiger Pteridophytenspermien studiert. Der Nachweis von Basalkörnern an der Basis der Zilien von *Pilularia globulifera* ist erwähnenswert.

Gymnospermen. Über diese Gruppe ist im vorliegenden Zusammenhang nichts zu berichten.

Angiospermen. Die Cyperaceen zeichnen sich durch Besonderheiten bei der Pollenreifung vor allen bisher untersuchten Angiospermen aus. Nach einer normal abgelaufenen R. T. degenerieren 3 der Gonenkerne und die Pollenmutterzelle wird mit dem überbleibenden Kern zum Pollenkorn (ПІЕЧ). Die generative Zelle entsteht auf dem Wege der „freien Zellbildung“. Man könnte hier fast von einem „Plumbagellatyp“ sprechen bei dieser Art von Pollenreifung. Denn wie bei der Embryosackbildung von *Plumbagella* bleibt ja von den 4 Gonenkernen nur einer für die Fortpflanzung verwendungsfähig und in beiden Fällen spielt sich alles in der ursprünglichen Mutterzellmembran ab. — Stow berichtet über eigenartige Weiterentwicklung von Pollenkörnern einiger Monokotylen. Pflanzen, die im Experiment einem starken Wechsel der Außenbedingungen unterworfen wurden, wiesen in ihren Antheren embryosackähnliche, achtkernige Zellen auf, die aus weiterentwickelten Pollenkörnern entstanden waren. Die Ähnlichkeit mit einem normalen achtkernigen Embryosack war eine sehr große. Vielleicht gibt dieser eigenartige Befund, der zeigt, welche Möglichkeiten zu einer Weiterentwicklung unter bestimmten Außen Umständen im Pollenkorn vorhanden sein können, einen Hinweis für die Deutung der bisher entwicklungsgeschichtlich noch immer nicht geklärten Fälle von Androgenesis. BOEHM stellt bei der Untersuchung der Zingiberacee *Nicolaia* fest, daß an einer Pflanze, ja sogar in einer Anthere die Anordnung der jungen Pollenkörner im Viererverband in allen möglichen Formen realisiert sein kann: sie können tetraedrisch angeordnet sein oder im Quadranten stehen oder hintereinanderliegen. Die reifen Pollenkörner sind hierdurch von verschiedenster Größe und Gestalt. — Einen neuartigen Fall des Teilungsverlaufes des generativen Pollenschlauchelementes beschreibt TRANKOWSKY bei *Hemerocallis flava* in einer methodisch neue Wege zeigenden Arbeit. In den auskeimenden Pollenschlauch wandert eine generative Zelle ein, die bald die Teilung durchmacht. Bei dieser Teilung geht das Plasma der generativen Zelle nicht wie in den meisten anderen Fällen im Pollenschlauch verloren, sondern es entstehen zwei klar abgegrenzte spindelförmige Spermazellen. Die Chromosomen dieser Teilung unterscheiden sich in ihrer Gestalt durch nichts von der der Chromosomen aus den somatischen Teilungen. Besonders bemerkenswert ist die Feststellung eines Spindelapparates und die klare Anordnung der Chromosomen in einer Äquatorialplatte. Dieser Befund nimmt den gewöhnlichen Verlauf der generativen Teilung im Pollenschlauch, bei der ja die Chromosomenspalthälften scheinbar regellos und doch wie von einer inneren Gesetzmäßigkeit getrieben

aneinander vorbeigleiten zu den Polen der Teilung, seine Sonderstellung unter den Teilungsvorgängen. Vielmehr kann der als gewöhnlich beschriebene Vorgang nur als der Grenzfall einer Reihe gelten, wenn schon in einer systematisch so relativ engen Gruppe wie bei den Liliifloren die Teilung des generativen Kernes einmal wie eine somatische Teilung verläuft (*Hemerocallis*) oder „regellos“, wie es von TRANKOWSKY erneut an *Galanthus nivalis* und *Convallaria majalis* festgestellt wurde. Bei *Galanthus* sind die Chromosomen der generativen Teilung wie bei *Lilium* perlschnurartig mit deutlichen Chromomeren, und es bleiben im reifen Pollenschlauch nur Spermakerne, keine Zellen. *Convallaria* verhält sich wie *Hemerocallis*, nur verläuft die Teilung selbst auch „regellos“. — Bei embryologischen Untersuchungen an Takkaceen stellt PAETOW fest, daß die 4 Makrosporen von einer festen, verholzten Kapsel aus Nucellargewebe umschlossen sind. Erst der auswachsende Embryosack sprengt diese Hülle, bleibt aber mit seinem Basalteil dauernd von dieser Kapsel umschlossen. BOEHM macht ähnliche Feststellungen bei seinen Zingiberaceenuntersuchungen. — Die Endospermentwicklung von Saxifragoideen behandelt DAHLGREEN. Bei den untersuchten Formen waren alle Übergänge vertreten vom nukleären „Helo-biaetypus“ der Endospermbildung bis zur zellulären Ausbildung. Stets wird, mit Ausnahme der auch sonst abweichenden *Francoa*, bei der ersten Endospermtelung eine kleine Basalzelle abgegliedert, deren Kern sich weiter teilen kann. Die Unterteilung der oberen Zelle kann bei den einzelnen Arten zu verschiedener Zeit einsetzen und verschieden weit fortschreiten. — Bei vielen Monochlamydeen kommt von den oft paarig angelegten Samenanlagen nur eine zum Samenansatz. An vielen Arten untersucht SOMMER in einer gründlichen Arbeit, ob die eine Samenanlage von vornherein zur Sterilität verurteilt wird, ob die Entscheidung über die weitere Entwicklung von Zufälligkeiten während der Befruchtung abhängig ist oder ob Embryonenkonkurrenz vorliegt. Verfasser kommt zu dem Ergebnis, daß von den drei Fällen der erste vorliegt. Die eine Samenanlage wird nie ganz voll entwickelt und beginnt schon vor der Befruchtung zu degenerieren. Es werden diese Befunde mit Ausfallserscheinungen in der Blütenregion von vielen Monochlamydeen verglichen und als ein Charakter der abgeleiteten Stellung der Monochlamydeen gewertet. — Über viele Fälle von Auftreten haploider Pflanzen kann hier nicht berichtet werden, da die entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge, die zu ihrer Bildung führen, sehr ungeklärt sind. —

Literatur.

BAUCH: (1) Z. Bot. 1926. — (2) Arch. Protistenkde. 58 (1927). — (3) Ebenda 70 (1930). — (4) Züchter 1930. — BEHRENS: Planta (Berl.) 13 (1931). — BOEHM: Ebenda 14 (1931). — BØRGESEN: Dansk. Vidensk. Selskab. Biol. Medd. 8 (1929). — BULLER: Research. Fungi 4 (1931).

- CHEMIN: C. r. 1930. — CLAUSSEN: Ber. dtsh. bot. Ges. 1929. — CURTIS: Philos. Transact. R. S. London 210. — CZEMPYREK: Arch. Protistenkde. 72 (1930). — CZURDA: Bot. Zbl., Abt. I, Beih., 1931. — (2) Ebenda Abt. II, 1932.
- DAHLGREEN: Sv. bot. Tidskr. 24 (1930). — DODGE: (1) Mycologia (N. Y.) 1928. — (2) Ebenda 1930. — (3) Ebenda 1931. — (4) Tooreya 1930. — DOSTAL: (1) Planta (Berl.) 5 (1928). — (2) C. r. 187 (1928). — DOWDING: Ann. of Bot. 45 (1931).
- ERNST: Planta (Berl.) 15 (1932).
- FÖYN: Ber. dtsh. bot. Ges. 1928.
- GEITLER: (1) Bot. Zbl., Abt. I, Beih., 1931. — (2) Biol. Zbl. 1930. — (3) Ebenda 1931. — (4) RABENHORSTS Krytog.-Flora 1930/31. — GROSS: Arch. Protistenkde. 73 (1931). — GUSSEWA: (1) Russkiy arch. protist. 6 (1927). — (2) Planta (Berl.) 12 (1930). — GWYNNE-VAUGHAN: Ann. of Bot. 45 (1931).
- HÄMMERLING: Biol. Zbl. 1930. — HARTMANN, E.: Bot. Gaz. 91 (1931). — HARTMANN, M.: (1) Ber. dtsh. bot. Ges. 1929. — (2) Ebenda 1930. — (3) Österr. bot. Z. 1930. — HELDMAIER: Z. Bot. 1930. — HOFKER: (1) Ann. Prot. 1 (1928). — (2) Z. Zellforsch. 10 (1930). — HOWARD: Amer. J. Bot. 18 (1930).
- KARSTEN in ENGLER-PRANTL: 2. Aufl. 1928. — KNAPP: (1) Planta (Berl.) 12 (1931). — (2) Ebenda 14 (1931). — KNIEP: (1) Ber. dtsh. bot. Ges. 1929. — (2) Ebenda 1931. — (3) Z. Bot. 1930. — KNIGHT: (1) Trans. roy. Soc. Edinb. 53, (1923). — (2) Ebenda 1929. — KÖHLER: Zbl. Bakter. Abt. II, 82 (1931). — KUSANO: (1) J. Coll. Agr. Tokyo 10 (1930). — (2) Jap. J. Bot. 5 (1931). — KYLIN: (1) Lund. Univ. Arsk. 1928. — (2) Ebenda 1930. — (3) Ber. dtsh. bot. Ges. 1930.
- LAIBACH: J. Bot. 72 (1930). — LIST: Arch. Protistenkde 72 (1930). — LINDEMANN: Ebenda 68 (1929).
- MAINX: Z. Bot. 1931. — MEYER: Planta (Berl.) 13 (1931). — MÜHLDFORF: Ber. dtsh. bot. Ges. 1931.
- OHASHI: Bot. Gaz. 90 (1930). — OORT: Rec. Trav. bot. néerl. 1930.
- PAETOW: Planta (Berl.) 14 (1931). — PASCHER: (1) Arch. Protistenkde 70 (1930). — (2) Ebenda 73 (1931). — (3) Ebenda 73 (1930). — (4) Bot. Zbl., Abt. I, Beih. 1932. — PERSIDSKY (nach GEITLER 1931 zitiert). — PIECH: Planta (Berl.) 6 (1928).
- ROSENVINGE: (1) Dansk. Vidensk. Selskab. Biol. Medd. 8 (1929). — (2) Ebenda 10 (1931).
- SATINA-BLAKESLEE: Bot. Gaz. 90 (1930). — SCHMIDT: (1) Arch. Hydrobiol. 18 (1927). — (2) Ebenda 21 (1929). — SCHREIBER: (1) Planta (Berl.) 12 (1930). — (2) Z. Bot. 23 (1930). — (3) Arch. Protistenkde 73 (1931). — (4) Ber. dtsh. bot. Ges. 1931. — (5) Z. Bot. 1925. — SCHUSSNIG: (1) Ber. dtsh. bot. Ges. 1928. — (2) Ebenda 1929, 1 u. 2. — (3) Österr. bot. Z. 1928. — (4) Ebenda 1929. — (5) Ebenda 1930, 1, 2, 3. — (6) Z. Zellforsch. 10 (1930). — (7) Arch. Protistenkde. 69 (1930). — SCHWARTZ, H. u. W.: Flora (Jena) 1929. — SCHWEITZER: Planta (Berl.) 12 (1931). — SEALEY: Amer. J. Bot. 17 (1930). — SOMMER: Flora (Jena) 1929. — STOW: Jap. J. Gen. 5 (1930). — STREHLOW: Z. Bot. 1929. — SVEDELIUS: (1) Nov. Act. Reg. Soc. Sc. Upsal. 1927. — (2) Proc. Int. Congr. Plant. Sc. I 1929. — (3) Sv. bot. Tidskr. 1929. — (4) Bot. Zbl., Abt. I, Beih. 1931.
- TRANKOWSKY: Planta (Berl.) 12 (1930).
- VOKES: Bot. Gaz. 91 (1931).
- WADA: Cytologia 1 (1930). — WETTSTEIN, F. v.: Ber. dtsh. bot. Ges. 1920. — WETTSTEIN, R. v.: Handbuch der systematischen Botanik 1913.
- ZICKLER: Biol. Zbl. 1931. — ZIMMERMANN: Z. Bot. 1930.

B. Systemlehre und Stammesgeschichte.

4. Systematik.

Von JOH. MATTFELD, Berlin-Dahlem¹.

I. Theorie des Systems.

Die jetzt allgemein benutzten und anerkannten Systeme des Pflanzenreichs sind unter der Annahme einer stattgehabten Entwicklung aufgebaut. Die Berechtigung dieser Grundlage wird neuerdings von HAYATA bezweifelt, der sie durch eine Theorie ersetzt, die er zuerst in seinen *Icones Plantarum Formosanarum* (10, 97—234 [1921]) begründete und kürzlich auch in deutscher und französischer Sprache darstellte. HAYATA geht dabei von Annahmen aus, die er aus einer ziemlich willkürlichen Erweiterung und Verallgemeinerung einiger Ergebnisse der Vererbungslehre gewinnt. Die Erscheinungsform der Arten entsteht durch das Zusammenwirken zahlreicher Gene (Kooperationstheorie). Die Zahl der existierenden Gene ist aber „von Anfang bis in alle Ewigkeit“ gleich. Und alle Sippen haben dabei zugleich auch Anteil an sämtlichen Genen. Alle Arten sind daher ihrem Wesen nach gleich. Die morphologischen Unterschiede der Arten kommen dadurch zustande, daß die gleichen Gene in ihnen verschieden wirksam (vollwirksam bis latent) sind oder daß sie an denselben Genen in verschiedenem Maße Anteil haben (Verteilungs- oder Anteiltheorie; diese und die Kooperationstheorie zusammen bilden HAYATAs Partizipationstheorie). Ähnlichkeiten beruhen also nicht auf phylogenetischer Verwandtschaft, sondern auf ähnlichem Anteil an gleichen Genen. Während nun unter der Voraussetzung einer Phylogenie nur *ein* natürliches System möglich ist, kann bei der Annahme der Wesensgleichheit aller Sippen jedes erkannte Merkmal für eine Gruppierung benutzt werden, so daß eine große Vielheit von Systemen gebildet werden kann. Diese zusammen nennt HAYATA sein dynamisches System im Gegensatz zu dem statischen System, das nur eine Gruppierungsmöglichkeit kennt. Veränderungen sind möglich durch Hybridisation, und auch Mutationen schließt HAYATA nicht aus. Aber die Zahl der Arten — das ist die eine Annahme, die HAYATA für das dynamische System macht — soll zu

¹ Für einzelne Hinweise bin ich den Herren Studienrat HILLMANN (Flechten), Dr. MARKGRAF, Dr. REIMERS (Moose), Dr. SCHMIDT (Algen) und Prof. ULBRICH (Pilze) zu Dank verbunden.

allen Zeiten gleich sein, d. h. die Vorfahren waren ebenso zahlreich wie die gegenwärtigen Arten. Die Arten sind nicht in linearer Genese miteinander verbunden, sondern sie stehen miteinander und mit ihren Vorfahren in netzartiger Beziehung (zweite Voraussetzung). Es hat keine Entwicklung von Einfacherem zu Komplizierterem stattgefunden, sondern es gab nur eine Aufeinanderfolge verschiedener Erscheinungsformen ohne Änderung der Organisationshöhe (Sukzessionstheorie): Kombinationsänderungen wirksamer Gene ohne Verlust oder Neuentstehung von Genen. Die netzartige Verknüpfung erläutert HAYATA in wenig glücklicher Weise an ENGLERS System, indem er ausführt, daß etwa nicht nur die Archichlamydeen und die Metachlamydeen je unter sich in Verbindung stehen, sondern daß auch manche Ordnungen der Metachlamydeen zu bestimmten Ordnungen der Archichlamydeen Beziehungen erkennen lassen. Dabei wird aber vergessen, daß ENGLERS System bewußt nicht „das natürliche System“ sein soll, weil nämlich ENGLER die Aufstellung eines phylogenetischen Systems wegen unserer mangelnden Kenntnisse der Zusammenhänge noch für unmöglich hielt! Daher baute er ein System der morphologischen Stufen! Bemerkungen über Beziehungen zu Familien, die an ganz anderen Stellen seines Systems stehen, sind dabei von ENGLER zu vielen Familien gemacht worden. Weiter muß hierzu noch bemerkt werden, daß eine Weiterführung von HAYATAS Theorie die Zahl der möglichen Systeme doch erheblich einschränken wird. Die Möglichkeit von Umformungen nimmt HAYATA selbst an. Eine wirkliche netzartige Verknüpfung der Sippen wäre aber nur dann gegeben, wenn von jeder Kombination wirksamer Gene aus jede andere erreicht werden könnte. Das ist nicht der Fall; oder wenn es möglich wäre, so müssen doch die meisten Kombinationen lebensunfähig sein. Schon deshalb kann HAYATAS Berechnung der Zahl der möglichen natürlichen Teilsysteme nicht richtig sein. Und letzten Endes wird daher vielleicht die ganze Theorie auf die alte Frage Mono- oder Polyphylye hinauslaufen

HAYATAS Theorie hat mehrfach Zustimmung gefunden. Auf systematisch meist kaum entwirrbare polymorphe Formengruppen paßt die Theorie der netzartigen Verknüpfung scheinbar auch ganz gut; wohl deswegen meint ZÄMELIS (S. 164), daß von den verschiedenen Pflanzensystemen am meisten HAYATAS dynamisches System den Anforderungen der Genetik entspreche. Der Schluß auf die höheren Einheiten ist aber verfehlt, zumal die Voraussetzungen der Theorie so willkürlich und unbegründet sind. DU RIETZ (1), der bei seinen Studien polymorpher Formengruppen in der Natur unabhängig von HAYATA zu ähnlichen Anschauungen gekommen ist wie dieser, hebt besonders hervor, daß im Gegensatz zu den Methoden des statischen Systems in einem dynamischen System die sog. Anpassungsmerkmale gleiche Wertigkeit mit den Konstitutionsmerkmalen bekommen müßten. Es ist aber dabei zu

berücksichtigen, daß es auch dem statischen System gar nicht so sehr auf diesen Unterschied ankommt als vielmehr darauf, wichtige Merkmale, d. h. solche, die durch große Gruppen konstant sind, von unwichtigen, die oft an vielen Stellen des Systems auftreten, ohne in den zu charakterisierenden Sippen einheitlich zu sein, zu scheiden.

II. Phylogenie des Pflanzenreiches.

Nach LORSY, der die Entstehung aller Sippen auf Bastardierung zurückführt, verdanken auch die Merkmale, die die großen Stämme des Pflanzenreichs kennzeichnen, ihre Entstehung der Hybridisation und zwar in der Vergangenheit stattgefundenen Kreuzungen zwischen niederen Organismen, da sich bei diesen nicht nur die Kerne, sondern auch das Zytoplasma vereinigen. Der wichtigste Fortschritt ist die Erwerbung der Charaktere, die zu einem Generationswechsel führten. Sippen mit isomorphen Generationen (*Ulva*) entstanden durch Kreuzung zwischen Energiden mit identischem Zytoplasma und nicht identischen Kernen, heteromorphe (*Farne*) dagegen durch Kreuzung zwischen Energiden, die in beiden Teilen verschieden waren, mit folgender ausschließlich mütterlicher Vererbung des Zytoplasmas. Die Verschiedenheit der Kernmasse bedingte bei wiederholten Kreuzungen Differenzierungen innerhalb der Stämme.

Hingewiesen sei nur auf die schon früher erschienene „Phylogenie der Pflanzen“ von W. ZIMMERMANN (Jena 1930), die von einer Merkmalsphylogenie ausgeht.

III. Definition der Sippen.

Trotz häufiger Versuche gibt es doch keine allgemein gültige und praktisch benutzbare Definition der Art und der anderen systematischen Einheiten. Infolgedessen ist der Artumfang bei den einzelnen Autoren, in den Monographien, Floren usw. sehr verschieden. Diesem Übelstande sucht DU RIETZ (1) in einer eingehenden Abhandlung über die „fundamentalen Einheiten der biologischen Taxonomie“ abzuweichen. Er wünscht alle Sippen als Arten gewertet, die selbständig ohne Übergang zu anderen Sippen dastehen, indem er die Diskontinuität zur Definition der Art benutzt: „Die kleinste natürliche Population, die dauernd von jeder anderen durch eine scharfe Diskontinuität in der Reihe von Biotypen getrennt ist, wird Art genannt. — Eine Art ist also eine Population, die besteht entweder aus einem streng ungeschlechtlichen und lebensfähigen Biotyp oder aus einer Gruppe von praktisch nicht unterscheidbaren, streng ungeschlechtlichen und lebensfähigen Biotypen, oder aus zahlreichen geschlechtlich sich fortpflanzenden Biotypen, die ein Syngamon bilden, das von allen anderen durch mehr oder weniger vollständige geschlechtliche Isolation oder durch verhältnismäßig kleine Übergangspopulationen getrennt ist.“ Da sowohl

der Umfang der Sippen wie auch die Größe oder Erheblichkeit der trennenden Merkmale keine Rolle bei der Umgrenzung der Art spielen, müssen nach dieser Definition auch die kleinsten und unbedeutendsten apogamen und daher übergangslosen Sippen als Arten gewertet werden. Daher wird es wieder nötig, mehrere Haupttypen von Arten zu unterscheiden: 1. Ungeschlechtliche Arten, a) einfache, die aus einem, und b) zusammengesetzte, die aus mehreren Biotypen bestehen; 2. geschlechtliche Arten, a) homofaziale, die regional nicht differenziert sind, und b) heterofaziale Arten, die regional in mehrere Unterarten differenziert sind. Die Nachteile, die eine solche etwas starr-schematische Definition der Art hat, würde die Systematik dennoch wohl in Kauf nehmen können, wenn mit ihr in jedem Falle eine zweifelsfreie Erkennung einer Sippe als Art möglich wäre. Daß das aber nicht der Fall ist, zeigt DU RIETZ selbst. Geographisch getrennte Sippen, die nur durch leichte Unterschiede konstant verschieden sind, können nicht als Arten gewertet werden. Und zweitens ist es bei zwei oder mehr Sippen, die durch Übergangssippen miteinander verbunden sind, oft sehr schwer zu entscheiden, ob letztere sekundär hybridogener Natur oder ob sie die primäre, polymorphe Ausgangssippe sind. Neben der Art definiert DU RIETZ die Subspezies als eine Population von mehreren Biotypen, die eine regionale, und die Varietät als eine solche, die eine lokale Fazies der Art bilden; und weiter in absteigender Linie die Form, den Biotyp, die Reine Linie, den Klon und das Individuum. — Mit Rücksicht auf die polymorphen Sippen fordert DU RIETZ von der deskriptiven Systematik 1. eine Diagnose des Typusexemplars, 2. eine Beschreibung der Polymorphie der Typusvarietät (d. h. der lokalen Population, zu der das Typusexemplar gehört) und 3. eine Beschreibung der Variabilität der Polymorphie der ganzen Art.

Sehr vielseitig wurde der Artbegriff auf dem V. internationalen Botanischen Kongreß in Cambridge in zwei Sitzungen erörtert, und zwar einmal von pflanzengeographischen Gesichtspunkten und dann unter Zugrundelegung der Erkenntnisse der neueren Genetik. In diese Erörterungen spielte sehr stark die Frage nach der Entstehung neuer Sippen hinein, um Wesen und Grenzen der Arten zu erfassen. Im Gegensatz zu LORSY, der nur mit Individuen arbeitet, war man im allgemeinen für eine möglichst weite, linnéische Artauffassung. Dabei kommt nominell die alte Streitfrage wieder ans Licht, ob die Arten reale Existenz haben oder ob sie Abstraktionen des menschlichen Geistes sind. Beide Auffassungen haben ihre Vertreter. In Wirklichkeit handelt es sich für die Autoren aber gar nicht um diese durch die Begriffsbildung sich selbst erledigende formal-philosophische Frage, sondern um den Gegensatz: ist eine exakte Umgrenzung der Art möglich oder nicht. Die Bemühungen darum müssen als gescheitert angesehen werden. Es war natürlich verlockend, die Erfahrungen von

Kreuzungsexperimenten und den damit verbundenen karyologischen Untersuchungen für eine Artdefinition nutzbar zu machen. HURST sagt, daß die Entdeckung, daß jede Art einen bestimmten Satz von Chromosomen und einen ihr eigentümlichen Komplex spezifischer Gene, der Intrafertilität und Intersterilität bewirke, besitze, das Artwesen auf eine Tatsachengrundlage stelle, die von einem willkürlichen Begriff weit entfernt sei. Er definiert demzufolge: „Eine Art ist eine Gruppe von Individuen von gemeinsamer Abstammung, die bestimmte konstante spezifische Charaktere gemeinsam haben, welche in dem Kern einer jeden Zelle durch konstante und charakteristische Chromosomensätze mit homozygoten spezifischen Genen repräsentiert sind, die in der Regel Intrafertilität und Intersterilität bewirken.“ Zunächst kann man hiergegen einwenden, daß diese Definition noch zu viel Theoretisches enthält und daß sie etwa im Plasma Lokalisiertes unberücksichtigt läßt. Ähnliche Gesichtspunkte bringt aber auch K. SAX in seine Artdefinition hinein. Er möchte — namentlich in Rücksicht auf polymorphe, artenreiche Unterfamilien und Gattungen (Pomoideae, Hydrangeoideae), die mehr oder weniger gleiche Chromosomensätze besitzen und stark hybridisieren — vom „Standpunkte der Genetik und Zytologie eine Art definieren als eine Gruppe von Individuen gemeinsamer Abstammung, die genetisch ähnliche Chromosomensätze besitzen“. Durch eine genetisch-zytologische Prüfung würden manche polymorphe Gattungen auf eine Art reduziert werden, die dann Fundamental- oder Grundart genannt werden soll. Diese Grundarten würden alle Individuen umfassen, die ähnliche Genome besitzen und die fruchtbare Bastarde hervorbringen. Aber er ist sich selbst bewußt, daß hierdurch auch keine präzisen Artgrenzen gegeben sind (verschiedene Grade der Chromosomenpaarung, Pollensterilität trotz vollkommener Paarung, Sterilität von Artbastarden usw.). Auch wenn also die für die Artdefinition oft benützte Hybridisation auf die Paarungsmöglichkeit der Chromosomen spezialisiert wird, wird dadurch doch keine exakte Abgrenzung der Arten möglich, weil es verschiedene Grade der Paarung gibt oder weil, wie D. HALL bemerkt, wir uns keine quantitative Vorstellung davon bilden können, bei welchem Grad der Differentiation zwischen homologen Chromosomen Instabilität in der hybriden Zygote entstehen würde. Umfassender behandelt BABCOCK (1) das Problem. Ausgehend davon, daß eine Artdefinition zugleich die relative Konstanz der Arten und den Formenreichtum innerhalb der Arten (so auch HAGEDOORN) berücksichtigen müsse, gibt er sieben Kriterien für eine Artauffassung: Gemeinsame Merkmale und gemeinsame genetische Basis in einem spezifischen Chromosomenkomplex, die beide die Gruppen voneinander trennen; relative Stabilität nach außen, Formenreichtum im Innern; gemeinsame Abstammung; freie Kreuzung und hohe Fertilität zwischen den Individuen der Gruppe, da die Mehr-

zahl der Chromosomen homolog sind; geringe Fertilität bei den gelegentlichen Kreuzungen zwischen Arten, wegen der Differenzierung der Gene und Chromosomen; das Vorhandensein von Unterarten, die oft geographisch getrennt und zuweilen durch Übergänge verbunden sind. — Aus allem ergibt sich, daß eine objektive Umgrenzung der Art nicht möglich ist; und es kommt zum Ausdruck, daß sie nur subjektiv zu definieren ist (DIELS [3]) und daß die Auffassung der meisten Arten dem Urteil und der Erfahrung der einzelnen Systematiker überlassen bleiben muß (HITCHCOCK). Infolgedessen muß die Artdefinition so allgemein und umfassend wie möglich sein, etwa so wie OSTENFELD (vgl. auch BABCOCK [2]) sie faßt: „Eine Art ist eine Gruppe von Individuen, die in allen Merkmalen, die wir für wesentlich halten, gleich sind, vorausgesetzt, daß diese Merkmale bei geschlechtlicher Fortpflanzung in der Nachkommenschaft erblich sind.“ Sippen, die sich nur durch apomiktische Fortpflanzung konstant halten, sind als Klone zu werten.

Was nun die Entstehung neuer Sippen anbetrifft, so wird zwar von den meisten Rednern die Hybridisation als wichtiges, aber nicht einziges Agens anerkannt, vielmehr werden andere Ursachen, besonders die Mutation, herangezogen (BABCOCK [1]; WOODWORTH; OEHLKERS). BABCOCK (1) erwägt zur Erklärung der Formenmannigfaltigkeit innerhalb der Art drei Vorgänge: Genmutation und Umgestaltung der Chromosomen sind die primären Prozesse, während Polyploidie ebenso wie interspezifische Hybridisation von sekundärer Bedeutung sind. Die Faktoren der Umwelt, geographische Isolation und natürliche Zuchtwahl führen dann zur Herausbildung subspezifischer Sippen, den Stufen im Prozeß der Artbildung. Und da nun — so vertieft HAGEDOORN eine Seite dieser Probleme — eine heterozygote Sippe zum Teil homozygote Nachkommen haben kann, aber nicht umgekehrt, so muß sich die „totale potentielle Variabilität“ einer Sippe automatisch reduzieren. Dies und das Vorherrschen eines bestimmten Gentypos in allogamen Organismen führt zu der großen Stabilität der Arten. So definiert HAGEDOORN: Eine Art ist eine Gruppe von Organismen, die so gebaut und so gestellt ist, daß sie zu einer automatischen Reduktion ihrer totalen potentiellen Variabilität führt und die aus diesem Grunde dahin zielt, für einen spezifischen Typus rein zu werden und zu bleiben. Isolation von Individuengruppen führt zur Bildung neuer Arten. — Mit Differenzierungen im geographischen Areal, Isolation und Hybridisation in der Natur beschäftigen sich auch die Vorträge, die das Artproblem vom pflanzengeographischen Standpunkt behandeln. Hier handelt es sich also hauptsächlich um innerartliche Angelegenheiten oder um Arttypen. TURESSON (1, 2) entwickelt die von ihm aufgestellten Begriffe Cönospezies, Ökospezies und Ökotypus und H. H. ALLAN trägt die Ergebnisse vor, die die genauere Erforschung der neuseeländischen Flora in bezug auf polymorphe und

hybridogene Sippen gebracht hat und bringt beides in ursächlichen Zusammenhang in LOTSYS Sinne.

Es scheinen in den Diskussionen über den Artbegriff vielfach zwei Erscheinungen nicht genügend auseinandergehalten zu sein: die (morphologische) Umgrenzung und Erkennung der Artsippe und die Verschiedenartigkeit des inneren Wesens der einzelnen Arten, die in den verschiedenen Entstehungsmöglichkeiten neuer Sippen ihren Grund hat. Die Frage ist noch nicht entschieden — und wird auch erst in ferner Zukunft entschieden werden —, ob verschiedenartig konstituierte Sippen auch verschiedene Dignitätsgrade erhalten sollen oder ob man sich mit der morphologischen Erkennbarkeit begnügen soll. Vorläufig ist jedenfalls das letztere das einzig Mögliche, da man erst bei einer ganz verschwindend geringen Zahl von Sippen die Weise ihrer inneren Bedingtheit — und das meist wohl auch noch nicht mit Sicherheit — feststellen kann. So will J. W. GREGOR, der den Ökotypus als die kleinste systematische Einheit betrachtet, den durch geographische Isolation differenzierten Sippen, die er Geo-ökotypen nennt, nicht den gleichen Rang zuerkennen wie den durch Selektion der ökologischen Faktoren entstandenen Formen. Demgegenüber sollte man sich lieber mit einer Einteilung der Artkategorien nach diesen Gesichtspunkten begnügen; das dürfte vorläufig das einzig Mögliche und zunächst zu Erstrebende sein.

IV. Phylogenetische Beziehungen der größeren Einheiten.

System der Algen (und des ganzen Pflanzenreiches). PASCHER (2) hat sein in vielen Einzelarbeiten entwickeltes Algensystem in einer kurzen Übersicht zusammenfassend dargestellt. Dieses System geht von der Voraussetzung aus, daß sich alle übrigen Algenstämme in paralleler Entwicklung aus den Flagellaten gebildet oder daß fast alle gefärbten Flagellatengruppen sich gesondert weiter entwickelt haben zu den jetzigen Algenstämmen. Dabei scheinen alle diese Stämme die gleichen Stufen durchlaufen zu haben: 1. die monadoide, 2. die rhizopodiale, 3. die palmelloide, 4. die behäutete, zelluläre, meist einkernige, nicht fadenbildende, 5. die fadenförmige, 6. die vielkernige und einzellige Organisation. Aber es sind nicht in allen Stämmen alle diese Stufen vorhanden (bzw. bekannt oder erhalten). Danach unterscheidet PASCHER folgende Stämme, die er durch Hinzufügung der übrigen Stämme zu einem System des ganzen Pflanzenreiches ergänzt: Als Plantae holoplastideae stellt er die beiden Stämme der Cyanophyta und Schizomycophyta den übrigen Stämmen gegenüber, die als Plantae euplastideae zusammengefaßt werden: Chrysophyta (mit den Abteilungen Chrysophyceae, Diatomeae, Heterocontae; jede mit mehreren Klassen); Phaeophyta; Pyrrophyta (Cryptophyceae, Desmocontae, Dinophyceae); Euglenophyta; Chlorophyta (Chlorophyceae, Conjugata-

tae); Charophyta; Rhodophyta (Floridinae, Bangiinae); — Bryophyta —; Pterido-Anthophyta. Einen Anhang bilden die heterogenetischen und später aufzulösenden Myxophyta, Phycomycophyta und Mycophyta. — Die Moose (vgl. auch PASCHER [4]) stehen ganz isoliert da. Man kann das Moosprotonema nicht auf Fadenalgen zurückführen, da die Zellteilungsmodi bei beiden ganz verschieden sind: bei den Vorkeimen Spindelbildung und Anlagerung der Membransubstanz an die Spindelplatte; die Algenfäden dagegen sind „eine Summe reihig übereinandergelagerter, durch die Mutterzellhäute zusammengehaltener Auxosporen“, so daß die Zellen ineinandergeschachtelt sind, oder Modifikationen davon.

Schizomycetes. ENDERLEIN betrachtet neuerdings die Bakterien (Tuberkelbacillus, Pockenerreger) als Entwicklungsstadien von Schimmelpilzen (Aspergillus).

Schizophyceae. Die Cyanophyceae schließen sich, wie GEITLER (1) ausführt, weder nach unten noch nach oben an. Es ist daher besser, sie als besonderen Stamm der Cyanophyta von den Schizophyta zu trennen. Innerhalb dieses Stammes sind mehrere parallele Entwicklungsreihen (Endosporen — Exosporen; Modifizierungen der auf Endosporenbildung zurückzuführenden Zellteilung; einzellige Formen — Fäden; Plasmodiesmen, Scheiden, Trichome; Heterocysten) zu verfolgen. Er unterscheidet drei Reihen: Chroococcales, Chamaesiphonales und die Hormogonales, innerhalb deren auch wieder mehrere konvergente Entwicklungsreihen anzunehmen sind.

Heterocontae. GEITLER (2) weist nach, daß mehrere der für die Heterocontae als charakteristisch angegebenen Merkmale nicht die von den Autoren angenommene Konstanz besitzen: „Die zweiteilige Membran, die Scheibenchromatophoren, das Fehlen von Pyrenoiden, die Ölassimilation sind für die Heterocontae „charakteristische“ Merkmale, treten aber gelegentlich auch bei Chlorophyceen auf. Umgekehrt kommen — wenn auch selten — bei Heteroconten einheitliche Membranen und große oder pyrenoidführende Chromatophoren vor.“ Besonders aber ist der Karotinreichtum so sehr von Ernährungsverhältnissen abhängig, daß die Blaufärbung mit HCl auf keinen Fall als allgemeingültiges diagnostisches Merkmal gelten kann. Als zusammenfassendes Merkmal bleibt also hauptsächlich die verschiedene Länge und die Unterschiede in dem feineren Bau und in der Bewegungsweise der Geißeln. — Nach den Untersuchungen von W. VLK haben die Geißeln von Heterococcus und Botrydiopsis dieselbe Struktur (lange Flimmer- und kurze Peitschengeißel) wie die der Chrysophyceae. Sie sind also mit PASCHER an diese und nicht an die Chlorophyceae anzuschließen.

Phaeophyceae-Fucaceae. NIENBURG, der das von ROSTAFINSKI bereits gesehene Haar auf der Spitze der Fucuskeimlinge wiederentdeckte,

schließt, daß dieses einen Anschluß der Fucaceae an die Encoeliaceae vermittele, während die Scheitelzelle im übrigen eher an die Bryophyta und Filicales erinnere.

Rhodophyceae-Bangiales. Die Bangiales werden von manchen Autoren mit den Chlorophyceae in Verbindung gebracht. KYLIN (1, 2) und PASCHER (3) weisen demgegenüber aber darauf hin, daß sie in den wesentlichsten Punkten (Pigmente, Unbeweglichkeit der Spermata, Karyosporen) von den Chlorophyceae abweichen und darin mit den Florideen übereinstimmen, so daß sie mit diesen als Rhodophyta zu vereinigen sind. PASCHER hält die Bangiales für reduzierte Formen. — *Florideae:* KYLIN (3) trägt durch zahlreiche genaueste Einzeluntersuchungen wieder ganz wesentlich zum Ausbau des Systems dieser Klasse bei und behandelt in einer weiteren Arbeit besonders die Phylogenie der Rhodymeniales.

Protoascineae. Die Entwicklungsgeschichte und Zytologie von *Ascoidea rubescens*, die B. VARITSCHAK genau untersuchte, stimmt gut mit der von *Dipodascus* überein, so daß beide zu einer Familie der *Ascoideaceae* zu vereinigen sind. Die *Hemiasci* sind primitive Formen, die als Prototyp der *Ascomyceten* zu betrachten sind. Sie sind auf die Formen zu beschränken, die einen *Hemiascus* — ein eigenes Reproduktionsorgan, das dem *Ascus* und der *Basidie* gleichwertig ist — besitzen. Es spricht vieles dafür, daß sich die *Hemiasci* an die *Phycomycetes* anschließen.

R. CIFERRI erwägt die morphologischen Beziehungen der asporigenen Hefen und stellt in einem Diagramm die Beziehungen zwischen ascosporigen und anascosporigen Hefen dar.

Phallaceae. ED. FISCHER führt die Phalloideen auf die *Hysterangiaceae* *Rhopalogaster* zurück und faßt diese Reihe als eine „rein aufsteigende Parallelreihe zu der *Hysterangiaceen-Clathrusreihe*“ auf.

Lichenes. FR. TOBLER weist in dem brasilianischen *Chiodecton sanguineum* ein Wesen nach, daß erst im Begriffe ist, eine Flechte zu werden. Der Pilz kommt noch für sich allein vor und bildet rote, korallenbäumchenähnliche Wucherungen, die an kleine *Clavarien* erinnern. Dann tritt er zu verschiedenen Algen in Beziehung, die nur in einem lockeren Umspinnen besteht, wobei sich der Pilz entfärbt. Zu einem geschichteten Bau dieser Flechte kommt es noch nicht. Es liegt hier eine sehr primitive Flechte vor, die eine Vorstellung von der Phylogenie dieser Symbionten ermöglicht. Pilz und Flechte sind nur steril bekannt.

Cyclocarpineae. Aus GLÜCKS *Pyknidentypen* konstruiert H. WIRSCHING einen Stammbaum dieser Unterreihe. Der *Psoratypus* wird als Ausgangstypus angesehen. Gleichzeitig werden für die *Pyknoconidien-* und *Apotheciumgehäuse*, die Algen und die *Habitusformen* die mutmaßlichen Entwicklungsgänge erwogen. Die Ausgangsfamilie im Stammbaum stellen die *Lecidiaceae* dar.

Hepaticae. Die von LEITGEB auf Grund der Geschlechtsorgane für die *Ricciaceen* und *Marchantiaceen* aufgestellte Reihe wird von R. ORTH am Bau des vege-

tativen Thallus bestätigt. Er nimmt *Riccia* als primitiv an, weil die Keimpflanzen der höher stehenden Marchantien in vielen Punkten an die Organisation der *Riccien* erinnern. Von *Riccia* führt er die Reihe über *Stephansoniella* und *Aitchinsoniella* einmal zu den Marchantiaceen mit einfachen und zweitens zu denen mit komplexen Luftkammern. — Im Gegensatz hierzu weist K. J. MEYER in Untersuchungen über die Sporophytenentwicklung und die Phylogenie der Marchantiales darauf hin, daß das einfache Sporogon der Ricciaceen als reduziert anzusehen ist. Ausgangsform für die Marchantiales ist ein *Protosphaerocarpus* mit einfachem Thallus, einem *Sphaerocarpus*sporogon aber ohne sterile Zellen und mit stärkerem Stiel, einer Kapsel, die nur Sporen führt, und mit den Antheridien und Archegonien der Marchantiales. Von ihm lassen sich zwei parallele Entwicklungsreihen verfolgen: der eine mit „filamentous embryo“ führt zu *Fegatella*, der andere mit Embryo vom Quadrantentypus über die *Asteroporeae* zu *Marchantia*. Von einem ähnlichen Typ sind die Ricciaceen als eine regressive und die Corsiniaceen als eine progressive Linie abzuleiten. — W. TROLL (1) stellt die Gattung *Hymenophyllum*, die von SCHIFFNER und CAVERS wegen der Stellung der Gametangien mit *Metzgeria* und *Aneura* in Beziehung gebracht wurde, in die Nähe von *Blyttia* und *Symphogyna*, da diese Gattungen im Bau der Antheridienstände wesentlich übereinstimmen.

Gymnospermae. Durch außerordentlich eingehende, vergleichende Untersuchungen eines bisher systematisch kaum ausgewerteten Merkmalskomplexes, der Epidermisstruktur und besonders des Baues des Spaltöffnungsapparates, hat FLORIN (2) die Erkenntnis der phylogenetischen Beziehungen der Klassen der Gymnospermen und der Familien und Gattungen der Coniferen ganz wesentlich gefördert, zumal er auch die Morphologie der vegetativen und der generativen Organe stets zum Vergleich heranzieht. Es erweist sich, daß bei den Gymnospermen zwei verschiedene Entwicklungsweisen der Spaltöffnungsapparate vorkommen. Bei den *Cycadofilices*, *Cycadales* (mit Einschluß der *Nilssoniales*), *Ginkgoales*, *Cordaitales* *Coniferae* und den *Ephedraceae* wird die Urmutterzelle der Schließzellen stets direkt zur Schließzelmutterzelle, die durch einfache Teilung die beiden Schließzellen ergibt. Bei den *Bennettitales*, den *Welwitschiaceae* und *Gnetaceae* dagegen teilt sich die Urmutterzelle zunächst zweimal zu drei Zellen, von denen die mittlere zur Schließzelmutterzelle wird. Somit entfernen sich auch in dieser Beziehung die *Bennettitales* erheblich von den *Cycadofilices* und den übrigen *Gymnospermae*. Ob aber diese Ähnlichkeiten auf wirkliche Verwandtschaft zwischen den *Bennettitales* und den *Welwitschiaceae* und *Gnetaceae*, die ja auch aus anderen Gründen gelegentlich gefordert wurde, schließen lassen, oder ob sie auf Parallelentwicklung beruhen, bleibt noch ungewiß. Dagegen bestätigt es sich, daß die *Ephedraceae* den beiden anderen Familien der *Gnetales* erheblich ferner stehen als diese einander, so daß ihre Absonderung als besondere Klasse *Ephedrales* empfohlen wird, die stärkere Beziehungen zu den *Coniferae* hat. Die *Nilssoniales* werden als die mesozoischen Vorläufer der rezenten *Cycadales* angesehen. — Die fertigen Schließzellen, auch die der hier zum ersten Male dargestellten *Cordaitales* und *Cycadofilices*,

entsprechen überall dem Gymnospermentyp von PORSCH. Es gibt aber einige interessante Unterschiede zwischen den Klassen: Den Ginkgoales und den Cycadofilices fehlt die Holzlamelle in der Bauchwand der Schließzellen. Die Cycadales sind durch den Besitz von „verholzten, als Stützzellen fungierenden polaren Kranzzellen ohne Polgelenk (anstatt polarer Nebenzellen)“ ausgezeichnet.

Coniferae. Am eingehendsten stellt FLORIN die Coniferae dar, von denen fast alle lebenden Arten untersucht wurden. Methodisch besonders wichtig ist, daß durch genauesten Vergleich aller Teile von Individuen, gleicher Organe unter verschiedenen Außenbedingungen und vieler Individuen der gleichen Art das Konstante und somit systematisch Brauchbare in dem Merkmalskomplex der Epidermisstruktur und des Baues der Spaltöffnungsapparate sorgfältig festgestellt wurde. Beide, besonders der Bau der Spaltöffnungsapparate, sind von äußeren Bedingungen in hohem Grade unabhängig. Die festgestellten bedeutenden Unterschiede sind also Konstitutionsmerkmale, die sich zur Charakterisierung von Artgruppen sehr gut verwenden lassen. Näher verwandte Sippen zeigen ähnliche Strukturen, während entferntere Gruppen erhebliche Unterschiede aufweisen, so daß diese Merkmalskomplexe zur Beurteilung der Verwandtschaft direkt benutzt werden können. Das wird besonders aufschlußreich wirken bei der Untersuchung der fossilen Coniferen, für die diese Untersuchung der rezenten Arten das Ausgangsmaterial liefern sollte. Neben diesem methodischen Zweck ergeben sich aber auch schon wichtige Ausblicke auf das System der rezenten Coniferen. Meist gehen die untersuchten Merkmale mit den generativen Merkmalen parallel. Die morphologisch nicht gegliederten Gattungen sind auch in der Epidermisstruktur einheitlich. Eine Ausnahme macht Pinus, in der die Epidermisstruktur für eine Charakterisierung der Sektionen nicht verwendbar ist. Die bei Larix und Picea unterschiedenen Sektionen erweisen sich als wenig differenziert. Dagegen zeigen sich die in den Gattungen Araucaria, Tsuga, Thuja, Libocedrus zum Teil, Juniperus aufgestellten Sektionen auch in den untersuchten Merkmalen erheblich verschieden. Bei Podocarpus und Callitris ergeben sich gute Anhaltspunkte für eine weitere Gliederung, für die dann auch die generativen Merkmale und die geographische Verbreitung sprechen. Die bisher ungegliederten Gattungen Dacrydium und Athrotaxis können auf Grund der äußeren Morphologie und der Epidermisstruktur in drei bzw. zwei stark differenzierte Artgruppen geteilt werden, so daß diese Gattungen durchaus nicht so einheitlich sind, wie man bisher annehmen mußte. Die beiden Arten von Sequoia (*gigantea* und *sempervirens*) sind so erheblich verschieden, daß ihnen die Dignität von Untergattungen oder Gattungen (*Wellingtonia* und *Sequoia*) zuerkannt werden muß. — Was nun innerhalb der Familien das Verhältnis der Gattungen zueinander betrifft, so bestätigen FLORIN

Untersuchungen die von PILGER (1) gegebene Gliederung durchweg als die natürlichste. Im einzelnen kann aber die Stellung mancher Gattungen näher präzisiert werden. Bei den Taxaceae vereinigt Austrotaxus Merkmale verschiedener Familien und steht den beiden anderen Gattungen Taxus und Torreya sehr fern. Die Podocarpaceae umfassen mehrere voneinander isolierte Entwicklungsreihen, die schon seit dem Mesozoikum getrennt laufen; außer den schon von PILGER als besondere Unterfamilie aufgefaßten Pherosphaera und Phyllocladus stehen auch die Gattungen Microcachrys und Saxegothaea sehr isoliert da. Von den beiden Cephalotaxaceengattungen schließt sich Cephalotaxus in der Epidermisstruktur an die Taxaceen an, wenn sie auch etwas von ihnen verschieden ist; Amentotaxus aber weicht nicht nur von Cephalotaxus und den Taxaceen, sondern auch von allen anderen Coniferen erheblich ab; sie scheint einen besonderen Typ zu repräsentieren. Unter den von den einzelnen Autoren sehr verschieden gegliederten Pinaceae lassen sich nach dem Bau der Spaltöffnungsapparate zwei Gruppen unterscheiden: 1. Larix, Pseudolarix, Pseudotsuga und die isolierter stehende Pinus haben monozyklische, 2. Abies, Cedrus, Keteleeria, Picea und Thuja dagegen amphizyklische Spaltöffnungsapparate; Cedrus nimmt auch in der Epidermisstruktur eine schon früher betonte Mittelstellung zwischen Pinus und Abies ein. Von den Taxodiaceae möchte FLORIN Sciadopitys als Typ einer besonderen Familie Sciadopityaceae abtrennen; sonst bestätigen seine Untersuchungen den von PILGER der Familie gegebenen Umfang und seine Gliederung; die Familie nimmt eine Zwischenstellung ein, indem sie Merkmale vereinigt, die sonst bei den Coniferen geschieden sind. Die Gattungen der Cupressaceae sind miteinander verhältnismäßig nahe verwandt; die Unterfamilie Thujoideae läßt sich mit Hilfe der Epidermisstruktur noch weiter in mehrere Gattungsgruppen gliedern. Libocedrus uvifera ist wegen der Anzahl der Mikrosporangien, der sehr abweichenden Epidermisstruktur und der homomorphen Folgeblätter als besondere Gattung Pilgerodendron Florin (auch 1) abzutrennen. Die Gattung Microbiota Komarov, deren Stellung bisher umstritten war, wird zu den Thujoideae gestellt, unter denen sie sich durch die starke Reduktion im inneren Bau des Zapfens auszeichnet. Im ganzen erhärten FLORINS Untersuchungen die Ansicht, daß Familien und Gattungen der Coniferen sehr selbständig dastehen und schon seit sehr langer Zeit getrennt sein müssen.

Angiospermae: Garryaceae. Diese früher zu den Cornaceae und jetzt als besondere Reihe zwischen die Salicales und Myricales gestellte Familie schließt sich nach sorgfältigen morphologischen und embryologischen Untersuchungen von F. A. HALLOCK morphologisch an die Umbelliflorae und embryologisch an die Sympetalae an, so daß sie am besten an das Ende der Archichlamydeae gestellt wird.

Rosales. Es ist bisher noch unsicher, ob die Gattung *Lyonothamnus* zu den *Saxifragaceae* oder *Rosaceae* gehört. Eine embryologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchung, die J. B. JULIANO vornahm, konnte die Frage auch nicht entscheiden, da die Pflanze mit beiden Familien viele Merkmale und mit den *Cunoniaceae* zudem zweireihige Samenanlagen gemeinsam hat. Sie muß bis auf weiteres als Zwischenform betrachtet werden, die die drei Familien verbindet.

Malvales usw. In einer Arbeit über die „Phylogenie des Columniferenastes der Dikotylen“ prüft RUFF die Königsberger serologischen Ergebnisse auf vergleichend morphologischem Wege nach. Durch formalen diagrammatischen Vergleich sucht er die Entwicklungsreihen festzustellen und findet eine gute Übereinstimmung seiner Ergebnisse mit den serologischen, wie auch der von ihm entworfene und in Einzelheiten weiter ausgeführte Stammbaum dem Columniferenast des Königsberger Stammbaums entspricht.

Cactaceae. Einige von F. CHORINSKY untersuchte *Cactaceae* (*Rhipsalis*, *Pereskia*) haben mehrzellreihige Emergenzen, die genau so gebaut sind, wie solche von *Portulacaceae* (*Anacampseros*); auch die Gefäßbündel führenden Stacheln in den Blattachseln von *Pereskia* sind diesen homolog. Das spricht für eine Verwandtschaft der beiden Familien.

Cucurbitaceae. Genaue morphologische Untersuchung der Ranken der *Cucurbitaceae* benutzt O. HAGERUP zu einem systematischen Vergleich mit anderen Familien. Die Ranken sind dünne, fadenförmige Stengel, die an der Spitze ein oder mehrere quirlständige, fadenförmige, windende Blätter tragen oder zuweilen auf das Blatt reduziert sind. Solche Ranken finden sich im ganzen Pflanzenreich außerdem nur noch bei den *Passifloraceae*. Das ist kaum als Konvergenzerscheinung anzusehen, weil die beiden Familien auch in den Blütenmerkmalen vieles gemeinsam haben. Der Verwachsungsmodus der Antheren ist ganz der gleiche, beide haben parietale Plazenten, bitegmische, krassinuzellate Samenanlagen; und in anderen Merkmalen stimmen wenigstens einzelne Glieder beider Familien überein.

Compositae-Cynareae. Die Gattung *Berardia*, die als einzige Composite Europas bisher zu den *Mutisieae* gestellt wurde, gehört nach den sorgfältigen Untersuchungen BRIQUETS (1) zu den *Cynareae-Carduinae* in die Nähe von *Jurinea* und *Saussurea* (Staubfäden kahl, Antheren geschwänzt, Achaenen kahl, Rezeptakel nackt usw.). Bis unter die Teilungsstelle behaarte Griffel, deretwegen sie zu den *Mutisieae* gestellt wurde, finden sich auch bei einigen *Cynareae* (z. B. *Serratula*, *Jurinea*, *Lappa*).

V. Auswertung von Einzelmerkmalen für das System.

Embryologie. K. SCHNARF (2) verdanken wir für die Angiospermen eine systematische Zusammenfassung der unübersehbaren embryologischen Daten unter Zugrundelegung des WETTSTEINschen Systems. Besonders wichtig sind dabei die Zusammenfassungen und die mit großer Kritik vorgenommenen verwandtschaftlichen Auswertungen für jede Reihe. Es erweist sich, daß viele Reihen embryologisch sehr einheitlich gebaut sind, während andere eine große Mannigfaltigkeit zeigen. Diese

braucht aber nicht immer eine künstliche Heterogenität anzuzeigen, sondern kann auch, wie bei den Polycarpicae, auf mehrere von einem primitiven Typ (Magnoliaceae) aus getrennt verlaufende Entwicklungsrichtungen begründet sein. Vielfach fallen einzelne Familien aus dem Rahmen der Reihe heraus; hier wird die morphologische Systematik mit Nachuntersuchungen einzusetzen haben. Darin liegt eines der großen Verdienste dieses Werkes, daß es auf fehlende und vorhandene Beziehungen hinweist und auf Familien aufmerksam macht, die offenbar im System nicht richtig untergebracht sind. — Die große Einheitlichkeit der Embryologie der Angiospermen wertet SCHNARF als Beweis für ihre monophyletische, nicht von den Gymnospermen herkommende, sondern mit ihnen gemeinsame Entstehung. Die Unterschiede in den embryologischen Merkmalen können daher wohl zum inneren Ausbau des Systems der Angiospermen, nicht aber zur Feststellung der primitiven Typen benutzt werden. Dabei muß aber angenommen werden, daß die primitiven Merkmale des Gametophyten nicht in den morphologisch abgeleiteten Formenkreisen gesucht werden können. — Auf die große Zahl systematisch wichtiger Einzelheiten muß hier verzichtet werden. — Von den embryologischen Merkmalen sind besonders die Pollenbildung, die Entwicklung des Nucellus, die Stellung der Samenanlagen, die Anzahl der Integumente und die Endosperm-bildung von systematischer Bedeutung. Da es aber viele Ausnahmen gibt, so ist der Wert der embryologischen Merkmale im einzelnen noch sehr umstritten, worauf besonders S. JUNELL hinweist. Es ist daher verständlich, daß auch die Embryologie Gattungen von zweifelhafter Stellung, wie *Circaeaster* (S. JUNELL) oder *Lyonothamnus* (JULIANO) nicht an einem sicheren Platz im System einreihen kann. — Von systematisch wichtigen Einzelarbeiten sind nur wenige erschienen:

Araceae. A. E. SHADOWSKY bestätigt durch embryologische Untersuchungen die Reihe Aroideae-Pistioideae-Lemnaceae (Periplasmodium, dreikernige Pollenkörner).

Balsaminaceae. Durch eine Untersuchung der Haploidgeneration sucht SCHÜRHOFF die umstrittene Stellung des Basaminaceae zu klären, die von manchen zu den Geraniales, jetzt aber meist zu den Sapindales gestellt werden. Sie besitzen zweikernigen Pollen, zelluläres Periplasmodium, tenuinucellate Samenanlage, zuerst zelluläres, dann im unteren Teil nukleäres Endosperm mit Mikropylarhaustorium (Suspensorhaustorium fehlt). Das entfernt sie sehr von den Geraniales, besonders auch von den Tropaeolaceen, mit denen sie oft verglichen wurden. Aber auch die Sapindales besitzen diese Merkmale nur zum Teil. Daher schlägt SCHÜRHOFF vor, die Balsaminaceae aus der Reihe der Sapindales herauszunehmen und sie ihnen als besondere Reihe Balsaminales folgen zu lassen.

Cochlospermaceae. Die Entwicklung des Samens von *Cochlospermum orinoccense* stimmt ganz mit der von *Bixa* überein, so daß SCHNARF (I) beide zu einer Familie zusammenziehen möchte.

Verbenaceae. Embryologisch stimmen die *Verbenaceae* nach den Untersuchungen E. H. SCHWENCKES gut mit den übrigen *Tubifloren* überein, aber sie stehen auf einer etwas primitiveren Stufe als die *Labiatae*: Pollen zweikernig, Periplasmodium wird nicht gebildet. Ihre Chromosomenzahl ist 6, die der *Labiatae* 9. In der Endospermentwicklung scheinen innerhalb der Familie Unterschiede vorhanden zu sein. Es bleibt aber noch an weiterem Material zu untersuchen, ob diese, wie vermutet, für die einzelnen Unterfamilien charakteristisch sind.

Compositae. W. PODDUBNAJA-ARNOLDI benutzt die Embryologie der *Compositen*, um ihre Stellung im System, die Beziehungen ihrer Unterfamilien zueinander und die inneren Verwandtschaftsverhältnisse der *Cynareae* zu klären. Zwar erlauben die embryologischen Verhältnisse nicht, eine bestimmte Form als Ausgangsbasis der *Compositae* namhaft zu machen, doch hält sie die große embryologische Ähnlichkeit der *Compositae* mit den *Calyceraceae*, *Dipsacaceae* und *Umbelliferae* nicht für Konvergenz, sondern für Anzeichen wirklicher Verwandtschaft. Jedenfalls trennt die Embryologie sie weit von den *Campanulaceae* und *Cucurbitaceae*. — Im Gegensatz zu DAHLGREN, der aus embryologischen Unterschieden innerhalb der *Compositae* auf ihre Polyphylye folgerte, hält PODDUBNAJA-ARNOLDI sie embryologisch für so einheitlich, daß dies gerade für ihre Zusammengehörigkeit zu einem Ganzen spricht. — Darüber aber, welche Gruppe der *Compositae* die primitivste ist, und über die Beziehungen der Gruppen zueinander kann die Embryologie — teilweise, weil noch nicht genug Typen untersucht sind — noch nichts aussagen. Jedenfalls aber kann man feststellen, daß SMALLS Deduktion, die aus dem achtkernigen Embryosack und der Vermehrung der Antipodenzellen bei *Senecio* folgert, daß diese Gattung als die primitivste der *Compositae* direkt von den *Campanulaceae* abzuleiten sei, embryologisch unhaltbar ist, weil dieser Embryosacktypus bei den *Compositae* überhaupt weit verbreitet ist. Die Haustorien der *Campanulaceae* und der Antipodalapparat der *Compositae* sind außerdem heterogene Gebilde. — Recht wertvoll sind dann PODDUBNAJA-ARNOLDIS Untersuchungen über die *Cynareae*; sie bearbeitete ziemlich viel Arten und konnte daran zeigen, daß die Embryologie in gewissen Grenzen auch zur Klärung der Systematik kleinerer Gruppen wesentlich beitragen kann. Die *Carduinae* und die *Centaureinae* sind je unter sich embryologisch ziemlich einheitlich gebaut und zeigen auch miteinander größte Ähnlichkeit. Aber während die Gattungen der *Carduinae* embryologisch um so mehr miteinander übereinstimmen, je ähnlicher sie sich auch morphologisch sind, so gehen diese Merkmalsgruppen bei den *Centaureinae* nicht parallel: Die morpho-

logisch sich nahestehenden Gattungen *Centaurea* und *Serratula* haben embryologisch weniger Ähnlichkeit als die morphologisch von *Centaurea* entfernteren Gattungen *Cnicus* und *Crupina*. Derartige Fälle warnen vor einer Überschätzung embryologischer Merkmale. Dagegen herrscht große embryologische Übereinstimmung bei den Arten derselben Gattung der *Cynareae*. Von den beiden genannten Gruppen der *Cynareae* weichen nun die *Carlininae* und die *Echinopsidinae* embryologisch ganz erheblich ab, und sie haben auch miteinander wenig Gemeinsames. Die *Echinopsidinae*, die auch von den übrigen *Compositae* ziemlich abweichen, sollten deshalb aus den *Cynareae* entfernt und zu einer eigenen Gruppe erhoben werden. Ob das gleiche auch von den *Carlininae* gilt, bleibt wegen noch ungenügender Untersuchung noch unsicher. Es ist bemerkenswert, daß diese Ergebnisse mit den aus vergleichend anatomischen Untersuchungen gewonnenen Schlüssen LAVIALLES gut übereinstimmen.

Karyologie (Chromosomen): (Die Darstellung erfolgt wegen Raum-mangel im nächsten Bericht.)

Serologie. H. MÜLLER prüfte die Apetalen serologisch in der Absicht, eine Entscheidung darüber herbeizuführen, ob sie primitiv oder abgeleitet seien. Die Reaktionen fielen aber so uneinheitlich aus, daß der Versuch, durch die Serologie diese Frage zu klären, als gescheitert angesehen werden muß. Mit Ausnahme der *Piperaceae* und *Salicaceae*, die fast ausschließlich negativ reagierten, entsprachen die Reaktionen der Apetalen untereinander im allgemeinen den angenommenen Verwandtschaftsverhältnissen. Am stärksten reagierten die *Casuarinaceae*, *Betulaceae* und *Juglandaceae* miteinander, etwas schwächer die *Urticaceae*, *Fagaceae* und *Moraceae*. Eigentümlich ist aber, daß fast alle Familien der Apetalen mehr oder weniger stark mit den *Cucurbitaceae*, *Leguminosae* und *Liliaceae* reagierten. Außerdem reagierten viele Familien uneinheitlich. Solche unverständliche Anschlüsse liegen an der bisher noch bestehenden Unvollkommenheit der Materialbehandlung. Infolgedessen kann die Serologie nicht als ein objektives Kriterium für die Systematik anerkannt werden.

Chemie. In einer Anzahl von Dissertationen hat GILG die Frage prüfen lassen, ob das Vorkommen oder Fehlen von Saponin für die systematische Verwandtschaftsforschung verwendbar ist. Die jetzt vorliegenden Untersuchungen von G. SCHNEIDER über die *Anemoneae*, von E. KASSAU über einige *Polygalaceae* und von W. KRÖNING über *Anthurium* scheinen die Frage in bejahendem Sinne zu beantworten. Wenn auch die Voraussetzungen noch nicht durchaus geklärt sind, so liegt doch ein Vorzug darin, daß in kurzer Zeit eine große Zahl von Arten untersucht werden kann. Während manche Gattungen ganz saponinfrei (*Adonis*, *Myosurus*, *Oxygraphis*) oder in allen Arten saponinhaltig (*Anemone*, *Hepatica*, *Pulsatilla*, *Knowltonia*) sind, reagierte in anderen ein Teil der Arten negativ, ein Teil positiv. Dies kann mit den morphologischen Gruppen parallel gehen (z. B. *Bredemeyera*, teilweise auch bei *Ranunculus* und *Anthurium*), oft aber weichen einige Arten von den übrigen ab. Die Autoren haben sich dann bemüht, die Stellung

dieser Sippen morphologisch nachzuprüfen und haben dabei mehrfach kleinere oder größere Umgruppierungen begründen können (Clematis, Anthurium, Monnina, Securidaca).

VI. Gesamtdarstellungen, Monographien, Übersichten.

Coccolithoporidæ. SCHILLER zeigt in einer umfassenden Bearbeitung, daß sie eine durchaus einheitliche Gruppe einzelliger und einzeln lebender Chrysonomaden sind. Grundlage des Systems bildet der Bau des Panzers (undurchbohrte Discolithen, durchbohrte Tremalithen).

Dinoflagellatae. O. PAULSEN gibt auf Grund der ventralen und dorsalen Plattenstruktur eine neue Einteilung der Gattung Peridinium in zwei Untergattungen (Epivalva mit zwei bzw. mit drei Interkalarstreifen) und zwölf Sektionen. — Eine umfassende Bearbeitung dieser Abteilung bringt J. SCHILLER, indem er dem System PASCHERS Vorschläge zugrunde legt.

Silicoflagellatae. Sie haben eine moderne Darstellung von GEMEINHARDT erfahren.

Bacillariophyta. Die Bearbeitung der Pennatae von HUSTEDT bringt eine vorläufige Übersicht über das System dieser Gruppe, dem wieder die Merkmale der Raphe zugrunde liegen. Behandelt werden in der Lieferung die Araphideae-Fragillarioideae, die nach der Knickung der Valvarebene und der Septenbildung eingeteilt werden. Besonders hervorgehoben verdient die Reinigung der Arten, indem viele kleine als Arten aufgestellte Formen eingezogen werden. — Gleichzeitig erschien auch HUSTEDTs Bearbeitung dieser Abteilung in PASCHERS Süßwasserflora.

Conjugatae, Zygnemales. V. CZURDA erörtert in ausführlicher Darstellung alle bei den Zygnemataceae und Mesocarpacae systematisch wichtigen Merkmale mit dem Zweck, zu einer haltbaren Artbegrenzung und einer natürlichen Gattungsauffassung zu kommen. Es ergibt sich, daß in den Zygnemalen nur die drei Gattungen Spirogyra, Zygnema und Mougeotia anerkannt werden können.

Chlorophyceae, Oedogoniaceae. Eine Gesamtmonographie der Oedogoniaceae verdanken wir TIFFANY. Die Stellung zu den Heterocontae lehnt er ab und reiht sie bei den Stephanocontae ein. Von den Gattungen enthalten Oedogonium 195, Bulbochaete 48 und Oedocladium vier Arten. Den Gattungen sind Bestimmungsschlüssel beigegeben.

Eumycetes, Mucoraceae. A. BLOCHWITZ zeigt, daß der Verzweigungsmodus für die einzelnen Arten der Mucorineen sehr charakteristisch und konstant ist und daher für die Systematik wohl das beste Merkmal abgibt, während die bisher meist benützte Größe der Sporen und Sporangien zu sehr schwankt und daher unbrauchbar ist. Auch die Farben spielen bei den Mucorineen nur eine geringe Rolle. — *Pythiaceae*. C. P. SIDERIS untersucht die Gattungen der Pythiaceae und unterscheidet nach der Form der Prosporangien Nematosporangium, Pythium und Phytophthora, und gibt dann eine Monographie von Nematosporangium (15 Arten). Nach der Zahl der Antheridien teilt er die Gattung in die Sektionen Oligandra und Polyandra, die beide wieder nach physiologischen und morphologischen Merkmalen in Subsektionen gegliedert werden. — *Aspergillaceae*. Eine umfangreiche und vielseitige Monographie der Gattung Penicillium gibt C. THOM. Er gliedert die 678 Arten in die vier Abteilungen Monoverticillata, Asymmetrica, Biverticillata symmetrica, Polyverticillata symmetrica. — *Auriculariaceae*. In einer monographischen Darstellung der niederländisch-indischen Arten der Gattungen Helicobasidium und Septobasidium (mit analytischer Übersicht) stellen K. B. BOEDIJN und A. SREINMANN fest, daß die Probasidie kein konstantes Merkmal ist. Infolgedessen können sie nicht als besondere Familie der Septobasidiaceae aufrechterhalten, sondern müssen mit den Auriculariaceae vereinigt werden. —

Polyporaceae. Als ersten Teil einer Monographie der europäischen Polyporaceen gibt PILAT eine analytische und monographische Übersicht über die Gattung *Caloporus* Quelet (sechs Arten). — *Agaricaceae*. Als Beitrag zu einer Monographie der Gattung *Russula* gibt O. CRAWSHAY genaue Bilder der Oberflächenbeschaffenheit der Sporen. Eine Bestimmungstabelle der Arten geht vom Geschmack und der Farbe der Sporen aus. — *Dematiaceae*. W. G. SOLHEIM und F. L. STEVENS geben einen Bestimmungsschlüssel und Beschreibungen der 38 Sektionen von *Cercospora*.

Lichenes. Hingewiesen sei wenigstens auf die Bearbeitung der Flechten Mitteleuropas von MIGULA und auf die sehr eingehende Darstellung der Gattung *Cladonia* von SANDSTEDT. — Einen Schlüssel für die Gattungen der Familie der *Stictaceae* mit der neuen Gattung *Cyanisticta* gibt GYELNIK.

Bryophyta, Jungermanniaceae acrogynae. Durch sorgfältige Berücksichtigung aller für eine natürliche Gruppierung in Frage kommenden Merkmale vermittelt H. CARL einen interessanten Einblick in das System der großen Gattung *Plagioclada*. Er faßt verwandte Formen zu Artgruppen zusammen und baut aus diesen die Sektionen auf, für die er eine analytische Übersicht gibt. Die ganze Gattung wird nach der Gestaltung und Stellung der Blätter in zwei sehr kleine (*Cucullifoliae* und *Oppositae*) und eine große Untergattung *Eu-Plagiocladae* geteilt. — *Grimmiaceae*. L. LOESKE gibt eine Monographie der europäischen *Grimmiaceae*, die er vor fast 20 Jahren schon einmal dargestellt hatte. Vertiefte Erfahrung nötigte in manchen Punkten zu Änderungen von Gattungen und Gruppen, im ganzen ist aber das System dasselbe geblieben.

Pteridophyta, Polypodiaceae. Durch eingehende morphologische Untersuchungen klärt A. LADEMANN eine ganze Anzahl kritischer Gattungen und spezifiziert deren Stellung im System.

Gnetales, Gnetaceae. MARKGRAFS (I) Monographie der Gattung *Gnetum* bringt gegenüber der älteren, formalen, nur auf die Blattnervatur begründeten Einteilung von KARSTEN dadurch einen wesentlichen Fortschritt, daß alle differenzierenden Merkmale gegeneinander abgewogen werden und dadurch einen Einblick in die phylogenetischen Verhältnisse innerhalb der Gattung verschaffen. Die Gattung wird in die beiden Sektionen *Gnemomorphi* und *Cylindrostachys* (männliche Blütenstände mit bzw. ohne sichtbares Achsenstück zwischen den Hochblattkragen) geteilt. Die baum- und strauchförmigen Arten (*G. gnemon* und *costatum*) werden als primitiv vorangestellt. Von diesen lassen sich mehrere Entwicklungsreihen verfolgen, deren Arten, die alle Lianen sind, als Subsektionen zusammengefaßt werden. Sie lassen sich erkennen in Differenzierungen der Blütenstände, Form der männlichen Hochblattkragen, Anatomie, Form und Stielung der Scheinfrüchte und der Blätter, Zahl der Blüten usw. In den einzelnen Verwandtschaftskreisen treten atavistische Konvergenzen auf. Die meisten Arten sind in sich sehr gefestigt, aber einzelne zeigen auch starke Polymorphie (*G. gnemon* und *latifolium*). Die Erörterung über die phylogenetischen Beziehungen zu anderen Gruppen ergibt wieder die sehr isolierte Stellung der *Gnetaceae*, die mit keiner einzelnen Familie in Beziehung gebracht werden können.

Gramineae. Die Gattungen der *Paniceae* sind im Laufe der letzten Zeit erheblichem Wandel unterzogen worden (MEZ, STAPP, HITCHCOCK und CHASE),

wobei die Sammelgattung *Panicum* in zahlreiche eigene Gattungen aufgeteilt wurde. In einer neuen Revision gibt PILGER (3) nun eine analytische Übersicht über die Untergattungen von *Panicum* nach der Wuchsform, der Scheinfrucht, den Spelzen und Blütenständen, wobei er sich auf eine mittlere Linie stellt, indem er mehrere kürzlich aufgestellte Gattungen wieder in *Panicum* einbezieht und nur die erheblich abweichenden Einheiten als Gattungen bestehen läßt. — Durch anatomische Untersuchungen der Spindeln verschafft E. SCHRÖDER eine vertiefte Einsicht in die Systematik und die phylogenetischen Zusammenhänge der Arten von *Triticum* und *Aegilops*. — Eine sehr sorgfältige Monographie von *Avena* sect. *Avenastrum* gibt A. SAINT-YVES. Er verteilt die 21 Arten nach der Rippung der Blätter und der Beschaffenheit der Granne auf die drei Subsektionen *Costatae*, *Ecostatae* und *Anomalae*. Auch anatomische Merkmale erwiesen sich von systematischem Wert, wenn auch nicht in dem Maße wie bei *Festuca*. Für die formenreichen Arten gibt er Schlüssel der Unterarten und Varietäten.

Cyperaceae. In der North American Flora beginnt K. K. MACKENZIE die Darstellung der *Cyperaceae*, die deswegen bemerkenswert ist, weil das System der Gattung *Carex* von dem von KÜKENTHAL gegebenen erheblich abweicht. Begründung und Übersicht liegen aber noch nicht vor.

Palmae. M. BURRET (1) gibt eine monographische Bearbeitung der amerikanischen *Geonomeae* mit Bestimmungsschlüssel und ausführlichen Beschreibungen von mehreren bisher nur wenig bekannten WENDLANDSchen Gattungen (*Welfia*, *Pholidostachys*, *Calyptrogyne*). *Geonoma* wächst auf 169 Arten an.

Liliaceae. CHOUARD revidiert die Gattungsgrenzen einiger *Scilloideae* und findet, daß die vegetativen Merkmale (Keimung; Form und Vermehrung der Zwiebeln) natürlichere Grenzen ergeben als die floralen, weil jene korrelativ verknüpfte Merkmalsgruppen darstellen, während diese willkürlich gewählte Einzelmerkmale seien. Dadurch werden mehrere, jetzt als Sektionen von *Scilla* und *Hyacinthus* aufgefaßte Gruppen zu Gattungen erhoben. CHOUARD begründet seine Auffassung durch sehr ausführliche morphologische Untersuchungen und gibt analytische Übersichten über die Scilleen und Hyacintheen.

Anonaceae. Eine wesentliche Klärung der amerikanischen *Anonaceae*-gattungen und -arten bringt R. E. FRIES, der die Gattungen durch eingehende kritische und morphologische Darlegungen erläutert. Außer einigen neuen Gattungen gibt er auch eine Revision der amerikanischen *Anona*-arten, wobei er das SAFFORDSche System weiter ausbaut.

Capparidaceae. O. HEILBORN gibt eine analytische Übersicht über *Cleome* sect. *Fruticosae*.

Podostemonales. *Rosales* — *Saxifragineae*. Diese beiden Gruppen sind in ENGLER-PRANTL (1) in wesentlich erweiterter Form bearbeitet worden. Von den *Podostemonaceae* (ENGLER [1]) wird *Hydrostachys* als besondere Familie und Reihe abgetrennt und zwischen die *Piperales* und *Salicales* verwiesen. Die *Podostemonales* stellt ENGLER hinter die *Urticales* (sie sind nur aus praktischen Gründen in diesen Band gekommen). Das System der Familie ist besonders durch ENGLERS Untersuchungen an afrikanischen und amerikanischen Sippen wesentlich erweitert. — *Rosales*. Ganz wesentlich hat die Darstellung der *Crassulaceae* von A. BERGER und H. HARMS gegenüber der ersten Auflage gewonnen (33 Gattungen gegen 13). BERGER gliedert die Familie nach den diagrammatischen Verhältnissen der Blüten in die sechs Unterfamilien der *Crassuloideae*, *Kalanchoideae*, *Cotyledonoideae*,

Sempervivoideae, Sedoideae und Echeverioideae. Besonders hervorzuheben ist, daß die Gattungen, die in der alten Auflage heterogene Sammelgattungen waren, auf natürliche Einheiten eingengt werden. Sehr sorgfältig ist auch das innere System der Gattungen durchgearbeitet. — Dem System der Saxifragaceae, mit denen ENGLER (2) sich stets mit besonderer Liebe beschäftigte, kommen die Erfahrungen eines langen Lebens zugute. Infolgedessen ist bei ihnen der Fortschritt in der Erkenntnis der natürlichen Einheiten besonders groß. Das System ist gegen früher wesentlich geändert: die Familie wird in 15 Unterfamilien gegliedert. Während *Donatia* sich inzwischen als *Stylidiaceae* herausgestellt hat, wird die früher zu den *Crassulaceae* gestellte Gattung *Penthorum* nun als erste Unterfamilie zu den *Saxifragaceae* gezogen. Die früher als besondere Unterfamilien angesehenen *Ribesieae* und *Francoeae* werden den *Saxifragoideae* subordiniert, während die *Parnasioideae* u. a. abgetrennt werden. Sehr wesentlich sind die Änderungen dann bei den *Escallonioidae*, die durch Abtrennung mehrerer Unterfamilien sehr bereinigt werden. In den analytischen Gattungsübersichten sind die Arten nahezu vollzählig enthalten. Ein neues System, in dem wesentlich andere Merkmale (Blütenstand, Bau der Blüten) zur Umgrenzung benützt werden, bringt auch HARMS' (4) eingehende Bearbeitung der *Hamamelidaceae*. Er unterscheidet die fünf Unterfamilien der *Disanthoideae*, *Hamamelidoideae*, *Rhodoideae*, *Bucklandioideae* und *Liquidambaroideae*. Die Gattung *Franchetia* Baill. erweist sich als die *Rubiaceae Cephalanthus*. — Ferner bringt der Band die Familien *Cephalotaceae* (DIELS [5]), *Brunelliaceae* (ENGLER [3]), *Cunoniaceae* (ENGLER [4]), *Myrothamnaceae* (NIEDENZU und ENGLER), *Pittosporaceae* (PRITZEL), *Byblidaceae* (DIELS [6]), *Bruniaceae* (NIEDENZU und HARMS), *Roridulaceae* (DIELS [7]), *Eucommiaceae* (neu, HARMS [5]).

Crassulaceae. In Fortsetzung seiner monographischen Studien über die Gattung *Sedum* gibt H. FRÖDERSTRÖM eine sehr reich mit Abbildungen ausgestattete Zusammenstellung der *Asiatica Genuina Orthocarpia*.

Leguminosae. Von den 60 beschriebenen *Amorpha*-Arten kann PALMER in seiner Monographie dieser in den Südstaaten Nordamerikas verbreiteten Gattung nur 20 als solche anerkennen. Manche Arten sind sehr polymorph und schwer abgrenzbar. Die wichtigen Merkmale liefern: die Frucht, die Kelchzähne, die Behaarung und Drüsen, teilweise auch Blätter und Blütenstand. — G. ŠIRJAEV publiziert die Fortsetzung seiner Monographie der Gattung *Trigonella* (Sekt. IX—XIV).

Geraniales. Ein großer Teil der *Geraniales* (ENGLER-PRANTL [2]), nämlich die *Geraniineae* (mit Ausnahme der *Meliaceae* und *Akaniaceae*), *Dichapetalineae*, *Tricoccae* und *Callitrichineae* sind in den natürlichen Pflanzenfamilien zusammenfassend dargestellt. Die Gliederung der Reihe ist dieselbe wie ENGLER sie schon im Syllabus gegeben hat, sie wird aber einleitend von ihm unter Darstellung der Progressionsreihen ausführlich begründet. Derselbe Band enthält auch die monotypischen *Pandales* (MILDBRAED). Von den von KNUTH (1) bearbeiteten *Oxalidaceae*,

die jetzt vorangestellt werden, und Geraniaceae und den von O. E. SCHULZ bearbeiteten Erythroxylaceae liegen ja schon Familienmonographien von denselben Autoren vor. Bei den Tropaeolaceae hat FARENHOLTZ namentlich die allgemeinen Verhältnisse sehr sorgfältig dargestellt. Die mit Flügelfrüchten versehene *Magallana* Cav. wird jetzt neben *Tropaeolum* als besondere Gattung anerkannt. Sehr eingehend hat WINKLER die wichtigen Linaceae geschildert, die systematisch ganz neu gegliedert werden. Er gruppiert sie in vier Unterfamilien. Bei den von ENGLER (5) bearbeiteten Zygophyllaceae, Cneoraceae (ENGLER [6]), Rutaceae (ENGLER [7]; besonders wichtig die Aurantioideae), Simarubaceae (ENGLER [8]) und Burseraceae (ENGLER [9]) sind die Darstellungen natürlich sehr wesentlich erweitert, die Systeme aber nicht sehr erheblich verändert. — Den Euphorbiaceae (F. PAX und K. HOFFMANN [2]) liegen PAX' (1) Pflanzenreichmonographien zugrunde, in deren Verlauf das System sehr wesentlich umgestaltet wurde. Hier wird es nun zum ersten Male in vollständiger Übersicht dargestellt. Der Band enthält außerdem die Familien Dichapetalaceae (ENGLER und KRAUSE), Daphniophyllaceae (ROSENTHAL) und Callitrichaceae (PAX und HOFFMANN [3]).

Oxalidaceae. KNUTH (2) bringt uns eine Gesamtmonographie der Familie. Der Gattungsgehalt ist derselbe wie schon in der alten Auflage der Natürlichen Pflanzenfamilien. Für *Comaropsis* wird nur der ältere Name *Sarcotheca* vorangestellt. Besonders wichtig ist die Darstellung der 800 Arten enthaltenden Gattung *Oxalis*, die in 37 nach der Wuchsform (Stengel, Rhizom, Knolle) gruppierte Sektionen untergeteilt wird. Entwicklungsreihen lassen sich namentlich in der Reduktion der Blättchenzahl erkennen, „während sonst die Anpassung der Arten an klimatische Verhältnisse jede verwandtschaftliche Beziehung verdeckt, zumal in den Blütenverhältnissen keinerlei grundlegende Unterschiede festzustellen sind“. Die zweite größere Gattung *Biophytum* (51 Arten) wird ebenfalls nach habituellen Merkmalen in fünf Sektionen geteilt.

Meliaceae. Die Unterfamilien und viele Gattungsgruppen der Meliaceen sind nach den Untersuchungen von D. A. KRIBS auch in der Anatomie des Holzes gut charakterisiert, so daß ein nach holz-anatomischen Merkmalen gebauter Schlüssel gut mit einem solchen nach morphologischen Merkmalen übereinstimmt. Einige Gattungen werden auf Grund anatomischer und morphologischer Merkmale umgestellt. Die drei Gattungen *Chloroxylon*, *Flindersia* und *Pteroxylon*, deren Stellung bisher umstritten war, gehören nach dem Bau des Holzes zu den Rutaceen.

Euphorbiaceae. A. HÄSSLER gibt eine monographische Übersicht über die afrikanischen Sektionen *Trichadenia* Pax und *Rhizanthium* Boiss. von *Euphorbia*.

Sapindaceae. Ganz besonders wertvoll ist es, daß RADLKOFER seine den Sapindaceen gewidmete Lebensarbeit in einer Gesamtmonographie der Familie zu-

sammengefaßt hat. Das eben erschienene erste Heft bringt die Gattung *Serjania* (204 Arten) und den größten Teil von *Paullinia* (148 Arten). Das System ist dasselbe geblieben, wie es RADLKOFER schon früher ausführlich begründet hat.

Chlaenaceae. H. PERRIER DE LA BATHIE gibt eine analytische Übersicht über die Gattungen der in Madagaskar endemischen Familie der Chlaenaceae, eine monographische Revision der Gattung *Xerochlamys* und kritische Bemerkungen zu anderen Gattungen.

Malvaceae. E. M. F. ROUSH (1) gibt eine monographische Übersicht der mittelamerikanischen, jetzt sieben Arten umfassenden Gattung *Robinsonella* Rose et Baker. — Derselbe Autor (2) teilt in einer Monographie die nordamerikanische, 20 Arten umfassende Gattung *Sidalcea* nach der Form der Blätter und der Staminalsäule in drei Untergattungen.

Combretaceae. A. W. EXELL gibt eine analytische Übersicht über die Gattungen der Familie und über die Arten der Gattung *Quisqualis*, die er nach der Länge der Petalen und Stamina und der Form der Griffel in vier Sektionen teilt.

Oenotheraceae. In seinem 6. und 7. Beitrag zur Kenntnis der Onagraceen bringt PH. A. MUNZ eine Monographie von *Oenothera* subg. *Anogra* (Knospen nickend, Blüten weiß, Samen in jedem Fache einreihig; neun Arten) und subg. *Pachylophis* (stengellos, Blüten gelb oder weiß, Samen in zwei Reihen; vier Arten).

Umbelliferae. M. E. MATHIAS gibt in seiner Monographie der kleinen nordamerikanischen Gattung *Cymopterus* auch eine kritische Zusammenstellung der mit ihr verwandten Gattungen.

Gentianaceae. Die Gattung *Frasera* (zwölf Arten, Nordamerika), die H. H. CARD revidiert, wird als besondere Gattung von *Sweetia* getrennt gehalten; andererseits werden *Tesseranthium* und *Leucocraspedum* Rydbg. mit ihr vereinigt.

Apocynaceae. WOODSON läßt in seinen monographischen Studien über die Apocynaceen das System von K. SCHUMANN im ganzen bestehen, nur trennt er von den Echitoideae (Pollentetraden in Einzelkörner zerfallend, Antheren vierfächerig, Kelch innen drüsig) die Apocynoideae (Pollen stets in Tetraden, Antheren später zweifächerig, Kelch innen kahl) mit den drei Gattungen *Apocynum*, *Trachomitum* (gen. nov. = *Apocynum venetum*) und *Poacynum* als besondere neue Unterfamilie ab. Aus seinen morphologischen Untersuchungen schließt er, daß die Apocynaceen phylogenetisch an die Rosales und besonders an primitive Saxifragen anzuschließen seien und so die Archichlamydeae und Sympetalae verknüpfen. Ferner gibt er eine Monographie der Gattung *Apocynum*.

Borraginaceae. Die Borraginioideae-Cryptanthae (= *Eritrichieae* in etwas anderer Umgrenzung) hat A. BRAND monographisch dargestellt (33 Gattungen). Die Gattung *Amsinckia* wird wegen der zweitheiligen Cotyledonen als besondere Subtribus *Amsinckieae* den *Eucryptanthae* (Cotyledonen ungeteilt) gegenübergestellt. Von diesen leitet die neue Gattung *Cynoglossopsis* Brand (= *Echinosperrum latifolium* Hochst.), deren Gynobasis weder Vertiefungen noch Erhöhungen zeigt, zu den *Cynoglosseae* über. Einen bedeutenden Fortschritt bringt die Systematik der Gattungen (z. B. die Gliederung der 125 Arten von *Cryptantha*; *Allocarya*; *Amsinckia*). *Eritrichium* wird auf acht eurasiatisch-nordamerikanische Hochgebirgsarten beschränkt. Die langen Listen von *Species excludendae* am Schluß fast jeder Gattung zeigen, wie sehr eine Bereinigung nottat. — I. M. JOHNSTON gibt neue Sektionsgliederungen für die Gattungen *Cordia* und *Tournefortia*.

Scrophulariaceae. In einer sehr eingehenden und umfassenden Monographie der Gattung *Lathraea* macht HEINRICHER es wahrscheinlich, daß diese Gattung am ehesten von den Rhinanthengattungen *Alectorolophus* und *Bartschia* abgeleitet zu denken ist. Zum Verhältnis der fünf Arten zueinander möchte HEINRICHER aus den Unterschieden in der Chromosomenzahl (*L. clandestina* 21, *L. squamaria* 18) auf eine di- oder gar polyphyletische Abstammung der Gattung schließen.

Orobanchaceae. BECK v. MANNAGETTA hat seine Monographie der Gattung *Orobancha* von 1890 zu einer Monographie der ganzen Familie ausgebaut. Das System ist im ganzen das gleiche geblieben. Neu hinzugekommen ist die inzwischen beschriebene *Gleadovia* Gamble et Prain (eine Art, Himalaya-China); und die bisher als Sektion von *Orobancha* betrachtete *Kopsiopsis* (zwei nordwestamerikanische Arten) wird als besondere Gattung abgetrennt. Die innere Gliederung der Gattungen bringt viel Neues. *Phelypaea* (Tourn.) Desf. ist auf die beiden Arten *Ph. coccinea* und *Ph. Tournefortii* beschränkt. Die Zahl der Orobanchen ist auf 99 angewachsen. *Lathraea* wird als Glied der *Orobanchaceae* betrachtet. Aber die ganze Familie steht in naher Beziehung zu den *Scrophulariaceae*; doch spricht die Abrückung der Plazenta von den Rändern der Fruchtblätter sehr gegen eine Vereinigung der beiden Familien. — FINN und RUDENKO fanden, daß die männlichen Gametophyten der *Scrophulariaceae*, der *Orobanchaceae* und von *Lathraea* sich sehr ähneln.

Campānulaceae. Die 13 Arten zählende Gattung *Jasione* ist von SCHMEJA monographisch bearbeitet worden. Er teilt die 12 Arten von *Eujasione* nach der Behaarung des Kelches in zwei Sektionen und die *Glabrae* nach der Wuchsform wieder in drei Untersektionen.

VII. Bearbeitungen polymorpher Formenkreise.

Die kritische Bearbeitung kleinerer formenreicher Sippen bietet viel Interessantes, namentlich wenn die allgemeinen und phylogenetischen Verhältnisse dabei berücksichtigt werden. Daher werden solche Bearbeitungen in der Systematik in Zukunft wahrscheinlich eine besondere Rolle spielen.

POTIER DE LA VARDE gibt eine neue Gliederung und monographische Übersicht über die afrikanischen Arten von *Fissidens* sect. *Semilimbidium*. Er unterscheidet nach der Verteilung der Papillen die drei Hauptgruppen der *Sublucidi*, *Monostrikti* und *Obscuri*; letztere werden nach dem Habitus in *Stricti*, *Inflexi* und *Crispati* gegliedert.

MATTFELD stellte einen sehr polymorphen Formenkreis balkanischer *Abies* dar, der unter dem Namen *A. Borisii regis* vereinigt wird. Die Formen vereinigen Merkmale von *A. alba* und *A. cephalonica*. In jedem Gebirgssystem hat aber der Formenkreis einen anderen Umfang; nach Süden wird er der *A. cephalonica*, nach Norden der *A. alba* ähnlicher. Es liegen Anhaltspunkte dafür vor, daß es sich um einen diluvial entstandenen *Populus hybridogenus* handelt. Beobachtungen zeigten, daß die Formen in manchen Gebirgen nach der Höhe differenziert sind. Die fehlenden Formen sind in beiden Regionen in jungen Exemplaren vorhanden. Unten aber sind die *cephalonica*-ähnlichen und oben die *alba*-ähn-

lichen weniger lebensfähig, so daß nur die Formen des anderen Extrems erhalten bleiben.

E. D. MACKLIN revidierte die Distylagruppe der seit langem systematisch ziemlich vernachlässigten und daher etwas verworrenen Gattung *Casuarina*. Er findet, daß besonders die männlichen Blütenstände und weiter der Bau der Zweige und der Scheidenblätter für die Diagnostizierung der Arten von Wert sind. Mit *C. distyla* sind sieben Arten ständig verwechselt worden. — Eine genaue Analyse der in allen Charakteren sehr vielgestaltigen *Silene vulgaris* geben E. M. MARSDEN-JONES und W. B. TURRILL und suchen durch Kultur, Kreuzung und Feldstudien zu einer Klärung der Polymorphie zu kommen; hier liegt als Teil V der beschreibende Abschnitt und in Teil VII eine genetische Analyse eines wilden Bastards zwischen *S. vulgaris* und *S. maritima* vor. — A. H. WOLLEY-DOD gibt eine kritische Revision der britischen Rosen. — H. W. PUGSLEY gibt eine monographische Bearbeitung der britischen Euphrasien. JØRGENSENS Einteilung in *Ciliatae* und *Angustifoliae* wird weiter ausgebaut. Ausführlich behandelt DU RIETZ (2) eine kleine Formengruppe von Euphrasien von den Philippinen. — R. PILGER (2) gibt eine kritische Übersicht über die Sippen des polymorphen *Plantago coronopus* L. und der sich um ihn gruppierenden Arten. — Eine eingehende Darstellung der Gruppe *Spectabilia* von *Taraxacum* (31 Arten) gibt H. DAHLSTEDT mit analytischer Übersicht, in der die Strahlblüten, Hülschuppen, Blätter und Antheren verwendet werden.

VIII. Bemerkenswerte neue Sippen.

Schizomycetes. Eine neue, Sporiten bildende Gattung *Plagiocystia* beschreibt A. V. KLINCKOWSTRÖM. Sie gehört nach ENDERLEINS System zu den Sporascota-Parasynascota-Migulanidae. Sie unterscheidet sich von den beiden bisher bekannten Gattungen der Familie *Azotobacter* und *Migulanum* durch Cystitenbildung.

Volvocales, Chlamydomonadaceae. A. PASCHER (1) entdeckte ein neues einzelliges Chlorogonium oogamum mit typischer Eibefruchtung. Der Inhalt der weiblichen Zellen wandelt sich in je ein Ei um, der der männlichen wird in zahlreiche Spermatozoiden aufgeteilt. Bisher war *Chlamydomonas coccifera* Goroschankin der einzige gefärbte Einzeller mit Eibefruchtung.

Phaeophyceae. W. TROLL (2) beschreibt eine neue Gattung *Dictyopsis*, von der aber Fortpflanzungsorgane nicht bekannt sind. Der *Metzgeria*-ähnliche, mit Brutknospen und Rhizoiden versehene Thallus wird als weitgehende Reduktion angesehen, die etwa die Linie *Dictyota-Dictyopteris* fortsetzt. — *Ectocarpaceae*. Die Süßwasser-Lithodermen sind nach den Untersuchungen von N. SVEDELIUS eine ziemlich einheitliche Gruppe. Die mit endständigen Sporangien ausgestattete *L. fluviatilis* ist als besondere Gattung *Heribaudiella* Gomont anzuerkennen.

Phycomycetes, Saprolegniaceae. E. DISSMANN beschreibt die neue *Isoachlya subterranea* mit androgynen Antheridienästen und gibt eine analytische Übersicht über die Arten der Gattung nach dem Vorhandensein oder Fehlen und der Stellung der Antheridien und der Zahl der

Oosporen. — *Laboulbeniales*. R. THAXTER beschreibt im 5. Teil seiner Beiträge zu einer Monographie der Laboulbeniales zahlreiche neue Gattungen und Arten aus Amerika, Kamerun und Malesien. Eine Gliederung soll im 6. Teile gegeben werden.

Hepaticae-Lophoziaceae. Eine interessante neue Gattung *Macvicaria* beschreibt NICHOLSON aus China. Sie ist habituell einer *Fossombronia* ähnlich, besitzt aber Unterblätter, Archegonien an lateralen Kurztrieben, vielklappige Kapseln und einspiralige Elateren. Sie steht bei den Lophoziaceen, denen sie zugerechnet wird, sehr isoliert.

Musci-Fontinalaceae. *Sclerohyponum* DIXON von der malaischen Halbinsel ist eine bemerkenswerte neue Gattung mit den vegetativen Charakteren der Fontinalaceae und einem hypnoiden Peristom aus der Verwandtschaft von *Wardia*. Diese beiden Gattungen haben wenig mit den Fontinalaceae zu tun, besser wären sie als besondere Familie zusammenzufassen. In derselben Arbeit beschreibt DIXON noch mehrere neue Moosgattungen.

Gymnospermae. *Pilgerodendron* FLORIN (I, 2), vgl. oben.

Rapateaceae. Eine zweite afrikanische Gattung *Apartea* aus Gabun beschreibt F. PELLEGRIN. Sie weicht erheblich von den übrigen Gattungen der Familie ab: Perianth monozyklisch (langröhrig, kaum gelappt, Kelch fehlt, Stb. 2 und Staminodien 2 auf dem Rezeptakel inseriert, Fruchtknoten gestielt, durch Abort einfächerig, Griffel tief zweispaltig). — Auch die Expedition zum Duida (H. A. GLEASON und Mitarbeiter) bereicherte diese kleine Familie um eine interessante neue Gattung *Amphiphyllum* Gleason, die sich gegenüber der nächstverwandten *Stegolepis* durch ein dreiblättriges Involukrum auszeichnet. Sie gehört zu den Gattungen, deren Fruchtknotenfächer mehr als eine Samenanlage enthalten, und deren Antheren sich an der Spitze mit einem Porus öffnen. Aus der Gattung *Stegolepis*, von der bisher nur drei Arten von den guianischen Sandsteingebirgen (Roraima) bekannt waren, ergab der Duida drei neue Arten.

Cyperaceae. Eine wichtige neue Gattung *Ascopholis* macht C. E. C. FISCHER aus Vorderindien bekannt; sie verbindet die eigenartige afrikanische Gattung *Ascolepis*, die vielfach falsch rubriziert worden ist, mit *Cyperus* subgen. *Mariscus* und subgen. *Kyllinga*. Ihr Blütendeckblatt ist wie bei *Ascolepis* schlauchförmig verwachsen, aber sie besitzt noch das adossierte Vorblatt, die Achse und das Tragblatt wie die einblütigen *Kyllinga*arten.

Chenopodiaceae. P. AELLEN hat die australische Gattung *Dysphania* R. Br. näher untersucht, da ihre Stellung im System bisher sehr unsicher war. Ursprünglich zu den *Chenopodiaceae* beschrieben, wurde sie später als abnorme Gattung zu den *Caryophyllaceae* bzw. *Illecebraceae* gestellt und kürzlich von PAX als besondere Familie *Dysphaniaceae* aufgefaßt. AELLEN zeigt nun, daß sie generisch von *Chenopodium* nicht

zu trennen ist. Das dreiblättrige Perianth ähnelt sehr dem der seitlichen Blüten mancher Chenopodiumarten, ebenso die Frucht. Chenopodium sect. Dysphania dürfte die Ausgangsbasis für die australische sect. Orthosporum R. Br. gebildet haben, mit der sie durch die hier neu von AELLEN aufgestellte, durch vierblättriges Perianth charakterisierte sect. Tetrasepala verbunden ist. Näher zu untersuchen bleibt allerdings noch der Bau der Samenanlagen.

Caryophyllaceae. Eine sehr bemerkenswerte zu den Polycarpeae gestellte neue Gattung Pleiosepalum beschreibt C. E. Moss aus Portugisich-Ostafrika. Sie fällt durch den Besitz von etwa zwölf spiralig angeordneten Kelchblättern ganz aus dem Rahmen der Familie heraus, P 5, St 5, G 5.

Sarraceniaceae. Von der Gattung Heliamphora Benth., die in den mit zwei Flügelleisten ausgestatteten Blättern ein primitives Merkmal besitzt, kannte man bisher nur die eine auf dem Roraima in Guiana beschränkte Art *H. nutans*, die zuweilen auch in der Kultur anzutreffen ist. Eine besonders wichtige Entdeckung (H. A. GLEASON und Mitarbeiter) ist daher die Auffindung von drei neuen Arten auf dem Duida (Südwest-Venezuela), die auf diesem Berge auch in der Vegetation eine auffällige Rolle spielen. Diese drei Arten unterscheiden sich von *H. nutans* durch besonders große Blattdeckel, die gestielt oder verschmälert sind, durch aufrechte Blütenstände und größere Blüten; außerdem sind die Blattkannen in der Mitte nicht erweitert. Besonders bemerkenswert ist aber, daß sie teilweise bis 4 Fuß hohe, beblätterte Stengel machen.

Connaraceae. Die neue Gattung *Burttia* Bak. f. et Exell aus Ostafrika ist durch die Kombination der Merkmale: reichliches Endosperm, ein Karpell, zehn Staubblätter, imbricater Kelch, einfache Blätter sehr ausgezeichnet. Trotz des reichlichen Endosperms dürfte sie wohl an die Connaroidengattung *Ellipanthus* anzuschließen sein.

Leguminosae. Durch neueres Material konnte HARMS (1) die wenig bekannte und in bezug auf die Gattungszugehörigkeit unsichere, in Ekuador beheimatete Mimosoidee *Lysiloma* (*Acacia*) *guachapele* (H. B. K.) Benth. klären, die habituell sehr der *Samanea* (*Pithecolobium*) *saman* (Jacq.) Merrill ähnelt. Ihre Hülsen öffnen sich nur an dem wenig verdickten inneren Rande. Sie kann also weder zu den genannten Gattungen noch zu *Albizzia* gehören, sondern stellt eine neue Gattung *Pseudosamanea* Harms dar.

Simarubaceae. Wie sehr neuentdeckte Typen das System in Verlegenheit bringen können, zeigt die von HARMS (2) beschriebene Gattung *Diomma* Engler vom Roraima in Venezuela. Im Habitus und anderen Merkmalen schließt sie sich an die *Simarubaceae* an. Aber sie hat „in jedem Fach je eine vom obersten Teil der Scheidewand an sehr kurzem dickem Funikulus herabhängende, umgewendete, apotrope

Samenanlage (Mikropyle innen, Raphe außen)“. Trotz dieses Sapindalesmerkmals ist sie doch mit keiner Gruppe dieser Reihe in Beziehung zu bringen.

Euphorbiaceae. Die bisher zu den Menispermaceae gestellte australische Gattung *Leichhardtia* F. v. Müller gehört zu *Phyllanthus* sect. *Nymania* (Ph. sect. *Leichhardtia* DIELS [1]).

Aquifoliaceae. Die seit SPRENGEL mit der Myrsinaceengattung *Samara* für synonym gehaltene peruanische Gattung *Izquierdia* Ruiz und Pavon (*I. aggregata* R. et P.) ist nach der Untersuchung von LOESENER ein echter Ilex und mit *I. amygdalifolia* Rusby identisch: *I. aggregata* (R. et P.) Loes.

Ochnaceae. Diese Familie, die bisher aus China nicht bekannt war, wird mit der neuen Gattung *Sinia* DIELS (2) aus Kwang si nachgewiesen. Sie unterscheidet sich von den nächstverwandten malesischen Gattungen *Indovethia* und *Neckia* durch drei Kreise eigentümlich gestalteter Staminodien und endständige Blütenstände.

Flacourtiaceae. In der Sierra Nevada de Santa Marta in Colombia entdeckte ARNOLD SCHULTZE einen Flacourtiaceenbaum mit sehr bemerkenswerten kleinen Blüten: 4 Kelchblättern, einem ringförmigen Diskus, 0 Blumenblättern, 1 Staubblatt und einfächerigem Ovar mit kurzem dreispaltigem Griffel und 6 wandständigen Samenanlagen. Durch den Besitz nur eines Staubblattes weicht diese neue Gattung *Monandrodendron* MANSFELD (1, 2, wo eine zweite Art aus Peru beschrieben wird) von allen anderen Gattungen der Familie sehr ab. Nach den übrigen Merkmalen läßt sie sich aber den Flacourtiinae zuteilen, unter denen sie besonders mit den Gattungen *Xylosma*, *Flacourtia* und *Priamosia* verglichen wird. Besonders wichtig ist *Monandrodendron* deswegen, weil sie viele Merkmale auch mit *Lacistema* (einzige Gattung der Lacistemaceae) gemeinsam hat, die auch nur ein Staubblatt besitzt und wesentlich nur durch den Besitz von 4—6 schmalen Blütenhüllblättchen verschieden ist. Es ist daher wahrscheinlich, daß auch *Lacistema*, deren Stellung im System bisher noch etwas unsicher war, an die Flacourtiinae anzuschließen ist. — Das ostperuanische Regenwaldgebiet lieferte eine zweite, von HARMS (3) untersuchte neue Gattung *Ancistrothyrsus* Harms, die aus zwei Gründen sehr bemerkenswert ist. Einmal gehört sie zu den bisher nur aus den Tropen der Alten Welt bekannten Paropsieae; unterscheidet sich von den verwandten Gattungen aber durch vierzählige Blüten und den Blütenstand. Der lange axilläre Blütenstandsstiel endet mit einem Haken, an dessen Basis jederseits eine kleine Zyma steht. Der Haken ist, ähnlich wie die Ranke der Passifloraceae, eine umgewandelte Endblüte. Das bestätigt die Ansicht, daß die Paropsieae Zwischenglieder zwischen den Flacourtiaceae und den Passifloraceae bzw. vielleicht die Ausgangsbasis für die letzteren sind.

Melastomataceae. Die neue Gattung *Tateanthus* Gleason (H. A. GLEASON und Mitarbeiter) vom Duida in Venezuela fügt sich nicht in das System der Familie ein. Sie zeigt allgemeine Melastomataceenmerkmale (doldigen Blütenstand, breit fünfflügeliges Hypanth, geschnäbelte Antheren, einfaches, nicht vorgezogenes Konnektiv, unterständigen fünffächerigen Fruchtknoten, fachspaltige Kapsel), aber in einer solchen Kombination, daß sie keiner der bisher bekannten Gruppen eingeordnet werden kann. Im ganzen steht sie den altweltlichen Sonerileae näher als den neuweltlichen Bertolonieae. — BURRET (2) weist nach, daß die bisher zu den Myrtaceen gestellte Gattung *Aulocarpus* Berg mit allen ihren später dazu beschriebenen Arten zur Gattung *Mouriria* Juss. gehört.

Gentianaceae. Eine ausgefallene neue Gattung *Chorisepalum* beschreiben GLEASON und WODEHOUSE vom Duida. Sie ist bemerkenswert durch einen getrenntblättrigen Kelch, sechszählige Blüten und einen vollkommen zweifächerigen Fruchtknoten. Vielleicht schließt sie sich an die bolivianische Gattung *Rusbyanthus* an, die ebenfalls einen zweifächerigen Fruchtknoten, aber eine Kelchröhre, hat.

Apocynaceae. Die neue Gattung *Rhipidia* MARKGRAF (2) aus dem Amazonasgebiet ist durch lange fadenförmige, dicht abstehend behaarte Früchte, die in der Mitte eine einsamige Anschwellung zeigen, sehr auffällig. Sie ist mit *Condylocarpon* und *Anechites* (Rauwolfiinae) verwandt.

Myoporaceae. Die einzige afrikanische „angebliche“ Myoporaceengattung *Zombiana* Baillon wird von HUTCHINSON als die *Borraginaceae* *Rotula* aquatica identifiziert. Es gibt also keine Myoporaceen in Afrika.

Rubiaceae. Auch in dieser Familie kommt der in dieser Aufzählung bereits mehrfach hervorgetretene Reichtum des Duida an abweichenden Typen zum Ausdruck. Eine neue Gattung *Duidania* Standl. (H. A. GLEASON und Mitarbeiter) besitzt zweifächerige Kapsel Früchte mit je einem Samen in jedem Fach. Unter den neuweltlichen Gattungen teilt sie dieses Merkmal nur mit der auf Kuba beheimateten Gattung *Ceratopyxis* Hook. f., die aber im übrigen morphologisch sehr verschieden ist.

IX. Stellung der Systematik.

Der Niedergang der Systematik als Lehrfach an den meisten deutschen Universitäten durch Einziehung von Lehrstühlen für Systematik bewog SCHELLENBERG, Wert und Bedeutung der Systematik im Rahmen des Gesamtfaches zu beleuchten. Zu bedauern ist besonders die unnatürliche Spaltung in spezielle und allgemeine Botanik, denn der „allgemeine“ Botaniker ist heute gerade zumeist hochgradig Spezialist. Man kann wohl hinzufügen, daß ihrem inneren Wesen nach gerade die

„spezielle“ Botanik die allgemeinere ist, denn sie soll doch diejenigen Ergebnisse aus allen Teilgebieten der Botanik vergleichend zu einem System verarbeiten, die nicht an allgemein biologischen, allen Pflanzen gemeinsamen Lebenserscheinungen gewonnen sind. Mit dem Wort „spezielle Botanik“ meint man gemeinhin aber auch gar nicht die Systematik, sondern nur ein Teilgebiet dieser: die morphologische Systematik, wenn man nicht überhaupt nur Pflanzenkenntnis (das Unterscheiden von Pflanzen) darunter versteht. Daß aber die Morphologie bisher die bedeutendste Grundlage für die phylogenetische Systematik geliefert hat, liegt zwar teilweise in der Sache, zum Teil aber auch darin begründet, daß die äußere Morphologie (für die innere, die Anatomie trifft das schon nicht mehr zu) die einzige Disziplin der Botanik ist, die am umfassendsten das ganze Pflanzenreich in den Bereich ihrer Untersuchungen einbezogen hat, während andere Teilgebiete sich leider vielfach mit wenigen Versuchspflanzen begnügten. Wie sehr aber auch diese bei genügender Ausbreitung zu einer systematischen Betrachtung ihrer Forschungsgegenstände kommen müssen, hat kürzlich erst DIELS (4) auf dem Kongreß in Cambridge auseinandergesetzt; und in ähnlicher Weise bespricht ZÄMELIS die Bedeutung der Genetik für die Systematik. So wird die Systematik zu einer Synthese der Gesamtbotanik. Damit die Ergebnisse aller Teilgebiete der Botanik von den Spezialisten selbst in ihrer systematisch-phylogenetischen Bedeutung erkannt und verwertet werden können, fordert SCHELLENBERG eine gründliche systematische Schulung für alle Botaniker. Die pädagogische Grundlage dazu sieht er mit Recht in Bestimmungskursen und morphologischen Übungen. Darin liegt aber für wirklich systematische Arbeiten erst die Vorbereitung: Einleitend betont SCHELLENBERG selbst, daß die Klassifikation der Pflanzen, also die morphologische Kenntnis des Pflanzenindividuums und seiner Unterschiede von den anderen, heute irrtümlich als Systematik angesprochen wird, „während sie doch nur einen Teil dieses Spezialfaches ausmacht und für dieses, aber auch für *alle übrigen* botanischen Spezialdisziplinen die Grundlage bedeutet“. Pflanzenkenntnis ist das, was für den Philologen das Erlernen der Vokabeln und der Grammatik ist. Die Vermittlung dieser Kenntnisse ist meist Lektoren überlassen. Die geforderte systematische Schulung kann erst beginnen, nachdem in den vorgeschlagenen Übungen einige Pflanzenkenntnis erworben worden ist.

In einer englisch-sprachigen Diskussion auf dem Botanikerkongreß in Cambridge wurde im Anschluß an einen Vortrag von A. I. EAMES der Vermutung Ausdruck gegeben, daß die derzeitige geringe Beliebtheit der Systematik an der gebräuchlichen Lehrmethode läge. Man müsse die Systematik auf eine phylogenetische Basis stellen.

X. Methode und Hilfsmittel der Systematik.

In dem Bestreben, die Taxonomie auf eine exakte Basis zu stellen, erörtert H. M. HALL (2) die Vorteile experimenteller Methoden für die Abgrenzung der Sippen und die Feststellung der Konstanz der Merkmale: Statistik, Biometrie und Transplantation, die in formenreichen Gattungen zu schönen Ergebnissen führen; es ist aber dabei nötig, daß stets phylogenetische Gesichtspunkte die Leitgedanken für die Klassifikation bilden.

Auf dem Kongreß in Cambridge wurden namentlich durch WILMOTT, H. M. HALL (1), RAMSBOTTOM und CORTON praktische Vorschläge über die Hilfsmittel der Systematik erörtert. Diese betreffen: ein internationales Wörterbuch der prägnanten Ausdrücke der beschreibenden Botanik; einen Katalog aller in den einzelnen Herbarien aufbewahrten Sammlungen (ähnlich DE CANDOLLES Phyto-graphie); Publikation der Liste aller Originale; Herstellung und Verteilung von Photographien aller Originale; den leihweisen Austausch von Herbarmaterial usw.; herbariologische Behandlung der Originale; ausführlichere Referate über systematische Arbeiten; Publikation der Handschriften der älteren Botaniker; die Übersetzung von Diagnosen ins Lateinische; die Einrichtung eines internationalen Büros (clearing-house or office) für diese Zwecke; die Errichtung eines oder mehrerer internationaler Institute für systematische Botanik; die Gründung einer Zeitschrift, die über begonnene Arbeiten berichten soll, damit Doppelarbeit vermieden wird. Hierfür wurde ein ständiges internationales Komitee gewählt.

XI. Nomenklatur.

Mehrere Kapitel der Wien-Brüsseler-Nomenklaturregeln wurden von einer Reihe amerikanischer Botaniker nicht anerkannt. Um aber eine wirklich stabile Nomenklatur zu bekommen, wurde die ganze Materie auf dem Botaniker-Kongreß in Cambridge nochmals durchberaten (Briquet 2, 3; British Botanists). Die umstrittensten Punkte und die wichtigsten Änderungen sind folgende: Die lateinische Diagnose wird vom 1. Januar 1932 ab obligatorisch; jüngere Homonyme werden von jetzt ab für ungültig erklärt, auch wenn das ältere Homonym synonym oder illegal (außer wenn es ein Nomen nudum) ist, dafür wird die Liste der Nomina generica conservanda erweitert (eine Liste von Nomina specifica conservanda wird aber abgelehnt); für Gattungen, für die es keine Typusart gibt, wird eine Standardart festgesetzt, an die der Gattungsname bei Aufteilung der Gattung geknüpft bleibt (eine solche Liste ist für die LINNÉischen Gattungen bereits von GREENE und HITCHOCK aufgestellt worden); die ganze Materie wird entsprechend den British Proposals neu angeordnet.

Literatur.

AELLEN, P.: Englers Bot. Jb. 63, 483—492 (1930). — ALLAN, H. H.: Fifth internat. Bot.-Congress, Report of Proceedings, edit. by F. T. Brooks and T. F. Chipp; Cambridge Univ. Press 1931, S. 106—111.

BABCOCK: (1) Fifth internat. Bot. Congress, Report of Proceedings, edit. by F. T. Brooks and T. F. Chipp; Cambridge Univ. Press 1931, S. 216—218. — (2) Ebenda S. 232. — BAKER, E. G., u. A. W. EXELL: J. of Bot. 69, 249—251

(1931). — BECK-MANNAGETTA, G.: Pflanzenreich, H. 96 (IV. 261). Leipzig 1930. 348 S. — BERGER, A., u. H. HARMS in ENGLER-PRANTL: Die natürl. Pflanzenfam. 2. Aufl. 18a, S. 352—483. Leipzig 1930. — BLOCHWITZ, A.: Ber. dtsh. bot. Ges. 48, 329—334 (1930). — BOEDIJN, K. B., u. A. STEINMANN: Bull. Jard. bot. Buitenzorg, sér. 3, 11, 165—218 (1931). — BRAND, A.: Pflanzenreich, H. 97 (IV. 252). Leipzig 1931. 236 S. — BRIQUET, J. (1) in BURNAT: Flore des Alpes Maritimes 7, 235—244. 1931. — (2) Recueil synoptique des documents destinés à servir de base aux débats de la sous-section de Nomenclature du Vme Congr. Internat. de Bot. Berlin 1930. 142 S. — (3) Fifth internat. Bot. Congress, Report of Proceedings, edit. by F. T. Brooks and T. F. Chipp; Cambridge Univ. Press 1931, S. 554—654. — British Botanists, Proposals by, Internat. Bot. Congr. Cambridge 1930, Nomenclature. London 1929. 203 S. — BURRET, M.: (1) Englers Bot. Jb. 63, 122—270 (1930). — (2) Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem 11, 150 (1931).

CARD, H. H.: Ann. Missouri bot. Gard. 18, 245—279 (1931). — CARL, H.: Ann. Bryol., Suppl. 2, 1—170 (1931). — CHORINSKY, F.: Österr. bot. Z. 80, 308—326 (1931). — CIFERRI, R.: Ann. mycol. 28, 372—376 (1930). — CHOUARD, P.: Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 2. sér. 2, 698—706 (1930); 3, 176—180 (1931); Ann. Sci. nat. Bot., 10. sér. 13, 131—323 (1931). — COTTON: Fifth internat. Bot. Congress, Report of Proceedings, edit. by F. T. Brooks and T. F. Chipp; Cambridge Univ. Press 1931, S. 550. — CRAWSHAY, R.: The spore ornamentation of the Russulas. London 1930. 188 S., 47 Taf. — CZURDA, V.: Beih. Bot. Zbl., 2. Abt. 48, 238—285 (1931).

DAHLSTEDT, H.: Kgl. Sv. Vetensk. Akad. Handl., 3. ser. 9, Nr 2 (1931). 99 S., 5 Taf., 6 Karten. — DIELS: (1) Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem 11, 308 (1930/31). — (2) Ebenda 10, 888 (1930). — (3) Fifth internat. Bot. Congress, Report of Proceedings, edit. by F. T. Brooks and T. F. Chipp; Cambridge Univ. Press 1931, S. 90. — (4) Ebenda S. 510—513. — (5) In ENGLER-PRANTL: Die Natürl. Pflanzenfam., 2. Aufl. 18a, S. 71—74. Leipzig 1930. — (6) Ebenda S. 286—288. — (7) Ebenda S. 346—348. — DISSMANN, E.: Beih. Bot. Zbl., 2. Abt. 48, 103—111 (1931). — DIXON, H. N.: J. of Bot. 69, 2—3 (1931).

EAMES, A. J.: Fifth internat. Bot. Congress, Report of Proceedings, edit. by F. T. Brooks and T. F. Chipp; Cambridge Univ. Press 1931, S. 536. — ENDERLEIN, G.: Arch. Entw. gesch. Bakter. 1, H. 1 (1931). — ENGLER-PRANTL: (1) Die Natürl. Pflanzenfam., 2. Aufl., 18a. Leipzig 1930. 492 S. — (2) Dasselbe, 2. Aufl., 19a u. 19c, Leipzig 1931. 470 u. 251 S. — ENGLER in ENGLER-PRANTL: (1) Die Natürl. Pflanzenfam., 2. Aufl. 18a, S. 1—68. Leipzig 1930. — (2) Ebenda S. 74 bis 226. — (3) Ebenda S. 226—229. — (4) Ebenda S. 229—262. — (5) Ebenda 2. Aufl. 19a, S. 144—184. Leipzig 1931. — (6) Ebenda S. 184—187. — (7) Ebenda S. 187—359. — (8) Ebenda S. 359—405. — (9) Ebenda S. 405—456. — ENGLER, A., u. K. KRAUSE: Ebenda 19c, S. 1—11. 1931. — EXELL, A. W.: J. of Bot. 69, 113—128 (1931).

FARENHOLTZ in ENGLER-PRANTL: Die Natürl. Pflanzenfam., 2. Aufl. 19a, S. 67—82. Leipzig 1931. — FINN, W., u. TH. E. RUDENKO: Bull. Jard. bot. Kieff 11, 69—82 (1930). — FISCHER, C. E. C.: Kew Bull. 1931, 104. — FISCHER, ED.: Ber. dtsh. bot. Ges. 48, 407—414 (1930). — FLORIN, R.: (1) Sv. bot. Tidskr. 24, 132—135 (1930). — (2) Kgl. Sv. Vetensk. Akad. Handl., 3. ser. 10, Nr 1, 1—588, Taf. 1—58 (1931). — FRIES, R. E.: Acta Horti Bergiani 10, Nr 2, 129—341, Taf. 1—27 (1931). — FRÖDERSTRÖM, H.: Acta Horti Gothoburg. 6, App. 1—111, Taf. 1—65 (1931).

GEITLER, L.: (1) RABENHORSTS Kryptogamenflora 14, Lief. 1—2. Leipzig 1930/31. — (2) Österr. bot. Z. 79, 319—322 (1930). — GEMEINHARDT: RABENHORSTS Kryptogamenflora 10, 2. 1930. — GLEASON, H. A., und Mitarbeiter: Bull. Torrey bot. Club 58, 277—506 (1931). — GREGOR, J. W.: New Phytologist 30, 204—217 (1931). — GYELNIK, V.: Feddes Rep. spec. nov. 29, 1 (1931).

HAGEDOORN: Fifth internat. Bot. Congress, Report of Proceedings, edit. by F. T. Brooks and T. F. Chipp; Cambridge Univ. Press 1931, S. 219—220. — HAGERUP, O.: Dansk. bot. Arkiv 6, Nr 8, 1—104 (1930). — HALL, D.: Fifth internat. Bot. Congress, Report of Proceedings, edit. by F. T. Brooks and T. F. Chipp; Cambridge Univ. Press 1931, S. 211. — HALL, H. M.: (1) Ebenda S. 544. — (2) Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 2. sér. 2, 564—570 (1930). — HALLOCK, F. A. Ann. of Bot. 44, 771—812 (1930). — HARMS, H.: (1) Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem 11, 52 (1930/31). — (2) Ebenda S. 282. — (3) Ebenda S. 146. — (4) In ENGLER-PRANTL: Die Natürl. Pflanzenfam., 2. Aufl. 18a, S. 303—344. Leipzig 1930. — (5) Ebenda S. 348—351. — HÄSSLER, A.: Bot. Notiser 1931, 317—338. — HAYATA, B.: Ber. dtsh. bot. Ges. 49, 328—348 (1931); C. r. Paris 1931; vgl. auch G. E. DU RIETZ (1); dagegen K. KRAUSE: Naturwiss. 11, 60 (1923). — HEILBORN, O.: Ark. Bot. (schwed.) 23 A, Nr 10, 1—19 (1931) — HEINRICHER, E.: Monographie der Gattung Lathraea. Jena 1931. 152 S., 5 Taf. — HITCHCOCK: Fifth internat. Bot. Congress, Report of Proceedings, edit. by F. T. Brooks and T. F. Chipp; Cambridge Univ. Press 1931, S. 228. — HURST: Ebenda S. 222. — HUSTEDT, F.: RABENHORSTS Kryptogamenflora 7. 1931. — HUTCHINSON, J.: Kew Bull. 1930, 236—237.

JOHNSTON, J. M.: Contrib. Gray Herb. Harvard Univ. 1930, Nr 92. 95 S. — JULIANO, J. B.: Bot. Gaz. 91, 426—440 (1931). — JUNELL, S.: Sv. bot. Tidskr. 25, 266 (1931).

KASSAU, E.: Beitr. zur Systematik einiger Polygalaceengattungen unter Berücksichtigung des Vorkommens von Saponin. Dissert., Berlin 1931. 40 S., 5 Taf. — KLINCKOWSTRÖM, A. v.: Ark. Bot. (schwed.) 23 A, Nr 3, 1—51 (1930); Nr 12, 1—32 (1931). — KNUTH, R.: (1) In ENGLER-PRANTL: Die Natürl. Pflanzenfam., 2. Aufl., 19a, S. 11—66. Leipzig 1931. — (2) Pflanzenreich, H. 95 (IV. 130). Leipzig 1930. 481 S. — KRIBS, D. A.: Amer. J. Bot. 17, 724—738 (1930). — KRÖNING, W.: Die Beziehung zwischen der Verteilung des Saponins und den systematischen Einheiten bei der Gattung Anthurium. Dissert., Berlin 1931. 47 S. — KYLIN, H.: (1) Bot. Notiser 1930, 417—420. — (2) Fifth internat. Bot. Congress, Report of Proceedings, edit. by F. T. Brooks and T. F. Chipp; Cambridge Univ. Press 1931, S. 319. — (3) Lunds Univ. Årsskr., N. F. Avd. 2, 26, Nr 6 (1930), 103 S.; 27, Nr 11 (1931), 1—48.

LADEMANN, A.: Flora 125, 359—426 (1930). — LOESENER, TH.: Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem 11, 93 (1930/31). — LOESKE, L.: Bibliotheca Bot. 1930, H. 101. 236 S. — LOTSY: Fifth internat. Bot. Congress, Report of Proceedings, edit. by F. T. Brooks and T. F. Chipp; Cambridge Univ. Press 1931, S. 211—213.

MACKENZIE, K. K.: North amer. Flora (New York Bot. Garden) 18, Lief. 1—3 (1931). — MACKLIN, E. D.: Kew Bull. 1931, 145—151. — MANSFELD, R.: (1) Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem 10, 860 (1929). — (2) Feddes Rep. spec. nov. 29, 161 (1931). — MARKGRAF, FR.: (1) Bull. Jard. bot. Buitenzorg, 3. sér. 10, 407—511 (1930). 14 Taf. — (2) Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem 10, 1032 (1930). — MARSDEN-JONES, E. M., u. W. B. TURRILL: Kew. Bull. 1931 118—145, 345—352, 391—397. — MATHIAS, M. E.: Ann. Missouri Bot. Gard. 17, 213—414 (1930). Taf. 21—51. — MATTFELD, J.: Bibliotheca Bot. 1930, H. 100. 84 S., 2 Taf. — MEYER, K. J.: Planta (Berl.) 13, 193—220 (1931). — MIGULA: Kryptogamenflora von Deutschland usw. 4, 2. 1931. 868 S. — MILDBRAED, J., in ENGLER-PRANTL: Die Natürl. Pflanzenfam., 2. Aufl., 19a, S. 1—3. Leipzig 1931. — MOSS, C. E.: J. of Bot. 69, 65—67, Taf. 596 (1931). — MÜLLER, H.: Phytoserologische Untersuchungen über die systematische Stellung der Apetalen. Dissert., Berlin 1932. 93 S. — MUNZ, PH. A.: Amer. J. Bot. 18, 309—327, 728—738 (1931).

NICHOLSON in H. HANDEL-MAZZETTI: Symbolae Sinicae 5. Wien 1930. — NIEDENZU u. ENGLER in ENGLER-PRANTL: Die Natürl. Pflanzenfam., 2. Aufl.

18a, S. 262—265. Leipzig 1930. — NIEDENZU u. HARMS: Ebenda S. 288—303. — NIENBURG, W.: Wissensch. Meeresunters., N. F., Abt. Kiel 21, 51—63 (1931).

OEHLKERS, F.: Ber. dtsh. bot. Ges. 49, (29)—(45) (1931). — ORTH, R.: Flora 125, 255—258 (1930). — OSTENFELD: Fifth internat. Bot. Congress, Report of Proceedings, edit. by F. T. Brooks and T. F. Chipp; Cambridge Univ. Press 1931, S. 114, 226.

PALMER, E. J.: J. Arnold Arboret. 12, 157—197 (1931). — PASCHER, A.: (1) Beih. Bot. Zbl. 48, 1. Abt., 466—480 (1931). — (2) Ebenda 48, 2. Abt., 317—332 (1931). — (3) Fifth internat. Bot. Congress, Report of Proceedings, edit. by F. T. Brooks and T. F. Chipp; Cambridge Univ. Press 1931, S. 320. — (4) Ebenda S. 322—325. — PAULSEN, OVE: Inst. Español de Oceanografía, Trabajos 4 (1931). 108 S. — PAX, F., u. K. HOFFMANN: (1) Pflanzenreich 1919, H. 68, Addit. VI. — (2) In ENGLER-PRANTL: Die Natürl. Pflanzenfam., 2. Aufl., 19c., S. 11—233. 1931. — (3) Ebenda S. 236—240. — PELLEGRIN, F.: Bull. Soc. bot. France 77, 473 (1930). — PILÁT, A.: Beih. Bot. Zbl. 48, 2. Abt., 404—436 (1931). — PILGER, R.: (1) Natürl. Pflanzenfam., 2. Aufl., 13. 1926. — (2) Feddes Rep. spec. nov. 28, 262—322 (1930). — (3) Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem 11, 237 (1930/31). — PERRIER DE LA BATHIE, H.: Bull. Soc. bot. France 78, 46—65 (1931). — PODDUBNAJA-ARNOLDI, W.: Beih. Bot. Zbl. 48, 2. Abt., 141—237, 545 (1931). — POTIER DE LA VARDE, R.: Ann. Cryptog. exot. 4, 5—52 (1931). — PRITZEL in ENGLER-PRANTL: Die Natürl. Pflanzenfam., 2. Aufl. 18a, S. 265—286. Leipzig 1930. — PUGSLEY, H. W.: J. Linnean Soc. Lond., Bot. 48, 467—544 (1930).

RADLKOFER, L.: Pflanzenreich, H. 98 (IV. 165), H. a. Leipzig 1931. 320 S. — RAMSBOTTOM: Fifth internat. Bot. Congress, Report of Proceedings, edit. by F. T. Brooks and T. F. Chipp; Cambridge Univ. Press 1931, S. 546. — RIETZ, G. E. DU: (1) Sv. bot. Tidskr. 24, 333—428 (1930). — (2) Ebenda 25, 500—542 (1931). — ROSENTHAL, K., in ENGLER-PRANTL: Die Natürl. Pflanzenfam., 2. Aufl., 19c, S. 233—235. 1931. — ROUSH, E. M. FLING: (1) J. Arnold Arboret. 12, 49—59 (1931). — (2) Ann. Missouri Bot. Gard. 18, 117—226 (1931). — RUDENKO, Th. E.: Bull. Jard. bot. Kieff 11, 41—49 (1930). — RUFF, O.: Bot. Archiv 31, 1—140 (1930).

SAINT-YVES, A.: Candollea 4, 353—504 (1931). — SANDSTEDTE, H.: RABENHORSTS Kryptogamenflora 9. 1931. 531 S., 34 Taf. — SAX, K.: J. Arnold Arboret. 12, 3—22, 198—206 (1931). — SCHELLENBERG, G.: Ber. dtsh. bot. Ges. 49, 248—257 (1931). — SCHILLER, J.: (1) RABENHORSTS Kryptogamenflora 10, 3, 1—256. 1931. — (2) Ebenda 10, 2. Abt. Leipzig 1930. — SCHMEJA, O.: Beih. Bot. Zbl. 48, 2. Abt., 1—51 (1931). — SCHNARF, K.: (1) Österr. Bot. Z. 80, 45—50 (1931). — (2) Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin 1931. 354 S. — SCHNEIDER, G.: Über die Berücksichtigung des Saponins für die Pflanzensystematik innerhalb des Ranunculaceentribus der Anemoneae. Dissert., Berlin 1931. 50 S. — SCHRÖDER, E.: Beih. Bot. Zbl. 48, 2. Abt., 333—403 (1931). — SCHÜRHOFF, P. N.: Englers Bot. Jb. 64, 324—356 (1931). — SCHULZ, O. E., in ENGLER-PRANTL: Die Natürl. Pflanzenfam., 19a, S. 130—143. 1931. — SCHWENCKE, E. H.: Zytologische Untersuchungen einiger Verbenaceen. Dissert., Berlin 1931. 36 S. — SHADOWSKY, A. E.: Ber. dtsh. bot. Ges. 49, 350—356 (1931). — SIDERIS, C. P.: Mycologia 23, 252—295 (1931). — ŠIRJAEV, G.: Publ. de la Fac. Sci. Univ. Masaryk 1930/31, Nr 128, 136, 148. — SOLHEIM, W. G., u. F. L. STEVENS: Mycologia 23, 364—405 (1931). — SVEDELIUS, N.: Z. Bot. 23, 892—918 (1930).

THAXTER, R.: Mem. amer. Acad. Arts Sci. 16, Pt. 1, 1—375, Taf. 1—60 (1931). — THOM, C.: The Penicillia. Baltimore 1930. 644 S. — TIFFANY, L. H.: The Oedogoniaceae. Columbus Ohio (Ohio State Univ.) 1931. 253 S., 64 Taf. — TOBLER, FR.: Ber. dtsh. bot. Ges. 49, 274—281 (1931). — TROLL, W.: (1) Flora 125, 183—207 (1930). — (2) Ebenda 125, 474—502 (1930). — TURESSON, G.:

(1) Fifth internat. Bot. Congress, Report of Proceedings, edit. by F. T. Brooks and T. F. Chipp; Cambridge Univ. Press 1931, S. 97—100. — (2) Sv. bot. Tidskr. 24, 511—518 (1930).

VARITSCHAK, B.: Le Botaniste, 23. sér. 1—2, 1—142, Taf. 1—20 (1931). — VLK, W.: Beih. Bot. Zbl. 48, 1. Abt., 214—220 (1931).

WILMOTT: Fifth internat. Bot. Congress, Report of Proceedings, edit. by F. T. Brooks and T. F. Chipp; Cambridge Univ. Press 1931, S. 540. — WINKLER, HUBERT in ENGLER-PRANTL: Die Natürl. Pflanzenfam., 2. Aufl. 19a, S. 82—130. Leipzig 1931. — WIRSCHING, H.: Bot. Archiv 32, 64—147 (1931). — WOLLEY-DOD, A. H.: J. of Bot. 68, Suppl. (1930); 69, Suppl. (1931). — WOODSON, R. E.: Ann. Missouri Bot. Gard. 17, 1—212 (1930). — WOODWORTH, R. H.: J. Arnold Arboret. 12, 206—217 (1931).

ZÄMELIS, A.: Genetica 13, 151—182 (1931).

5. Paläobotanik.

Von **MAX HIRMER**, München.

Vorbemerkung.

Die nachstehenden Berichte haben zum Gegenstand lediglich diejenigen Veröffentlichungen, in welchen paläobotanische Forschungsergebnisse von allgemein botanischem Interesse (Morphologie, allgemeine Systematik und Pflanzengeographie) zur Darstellung gebracht sind. Demnach scheidet selbstverständlicherweise diejenigen Untersuchungen aus, in welchen spezielle anatomische, ferner stratigraphische oder rein paläofloristische Forschungsergebnisse mitgeteilt werden. Da sich die Berichte an den Kreis aller Botaniker wenden und die wirklichen Fortschritte der paläobotanischen Forschung zeigen sollen, sind problematische Ergebnisse, die erst durch weitere Funde geklärt werden können, im allgemeinen nicht zur Darstellung gelangt. Das Gebiet umfaßt die höheren Pflanzenstämme: Moose, Pteridophyten, Gymno- und Angiospermen. Im allgemeinen ist die Literatur des Jahres 1931 berücksichtigt; nur wo es des Verständnisses wegen oder zur Abrundung der Darstellung der Forschungsfortschritte nötig schien, ist auf Arbeiten von 1930 und der Jahre vorher eingegangen worden.

I. Bryophyten.

Von diesem der Fossilisation wenig günstigen Pflanzenmaterial sind lediglich *zwei Lebermoose* aus dem Rhät. Lias von Grönland durch HARRIS (2) neu bekanntgemacht worden (vgl. S. 100).

II. Pteridophyten.

Psilophytales. Zur weiteren Kenntnis dieser Gruppe haben vor allem LANG, sowie LANG und COOKSON, ferner KRÄUSEL und WEYLAND, HOEG und HIRMER Beiträge geliefert.

HIRMER (1) hat aus dem Hunsrückschiefer eine im Abdruck erhaltene Art von *Rhynia* (*Rh. gemündensis*) (n. sp.) bekanntgemacht, die insofern interessant ist, als damit das Vorkommen dieser Gattung schon im unteren Unterdevon sichergestellt ist und andererseits insofern als an einem größeren Stück die von KIDSTON und LANG seinerzeit für *Rhynia*, speziell *Rh. maior* gegebene Rekonstruktion der Sproßverzweigung und Sporangientragung bestätigt ist.

Einen Typus, der an *Rhynia* anschließt (mit nackten, d. h. unbedeckten und unbedornten Sprossen und endständigen Sporangien), stellt die von KRÄUSEL und WEYLAND aus dem Rheinischen Unterdevon beschriebene *Taenioocrada* (n. gn.) *Decheniana* dar: die ursprünglich für Algen gehaltenen und als *Haliserites* beschriebenen Reste gehören auf Grund der Funde der Fruktifikation und der anatomischen Verhältnisse zweifellos zu den Psilophyten. Sprosse bandförmig flach, öfters gabelig geteilt, bis $1\frac{1}{2}$ cm breit, mit eingerollter Spitze; Tracheiden als Bestandteile des Leitbündels nachgewiesen; keine Spalt-

öffnungen; ein Teil der Gabelzweige höherer Ordnung fertil; Sporangien endständig an mehr oder minder reich verzweigten Gabelästchen; ohne Öffnungsmechanismus. Die Wuchsform der Pflanze weist darauf hin, daß es sich um eine Wasserpflanze handelt mit offenbar auf dem Wasserspiegel flottierenden Achsen. Weitere Arten der Gattung kennt man noch aus Norwegen und Nordamerika. — Wenn schon bei *Taeniochrada* die Gabelteilung der fertilen Sproßteile so reichlich und oft so ungleichmäßig erfolgte, daß gelegentlich eine fast ährenartige Sporangien-, „Infloreszenz“ zustande kam, so ist dieses Moment der sympodialen Verkettung der fertilen Gabelzweigen noch ausgeprägter bei den von LANG und COOKSON bzw. LANG (1) beschriebenen *Zosterophyllum australianum*, aus den dem ältesten Devon (Silur?) angehörenden Walhalla Series von Australien und *Z. myretonianum* aus dem unteren Old Red von Schottland¹. Bei dieser Gattung, bei welcher es sich nach den Befunden an der europäischen Art um eine kleinwüchsige, rasenbildende, sonst wie *Taeniochrada* flachsprossige Form handelt, sind die birnförmigen Sporangien an der Achse schraubig inseriert; vermutlich handelt es sich um sympodiale Verkettung kurzer fertiler Äste, wobei die Gabelungsebene jeweils in schraubiger Richtung und unter Einhaltung einer bestimmten Divergenz wechselte; auf eine derartige Möglichkeit für das Zustandekommen von Achsen mit schraubiger Organanordnung hat HIRMER bereits früher (1927, Handb. d. Paläobotanik, S. 690/91) auf Grund theoretischer Überlegungen hingewiesen. Während bei *Rhynia*, *Taeniochrada* u. a. am Sporangium keine präformierte Öffnungsstelle nachgewiesen werden konnte, zieht sich eine solche bei *Zosterophyllum australianum* über den Scheitel des flach birnförmigen Sporangiums breit-maulartig hin.

Von bedornen Typen sind durch KRÄUSEL und WEYLAND eine Anzahl bekannt gemacht bzw. besser durchuntersucht worden; so *Thursophyton Wahlbergianum*, n. sp., *Psilophyton Goldschmidtii* Halle aus dem Unterdevon Deutschlands, *Loganiella canadensis* Stolley aus dem von Kanada u. a. — Für *Psilophyton princeps* Dawson hat LANG (2) manches aufgeklärt. Was DAWSON 1859 unter diesem Namen aus dem Unterdevon von Gaspé in Kanada beschrieben hat, umfaßt bekanntlich stärkere, reichlich bedornete Sproßstücke und (als obere Fortsetzung dieser) schwächere, vielfach gabelig geteilte Sproßabschnitte mit glatter Oberfläche und terminalen Sporangien. Auch diese Sproßabschnitte haben — trotz ihrer scheinbaren Glätte der Oberfläche — Dornen, nur wesentlich weniger zahlreich als die unteren Sproßpartien; durch die, wenn auch geringe Anwesenheit der Dornen ist der starke Gegensatz zwischen oberen und unteren Achsentteilen abgemildert, der bei *Asteroxylon elberfeldense* besteht und mehr noch bei *Asteroxylon Mackiei*, bei letzterem gegenüber den wohl seitlichen fertilen Sproßpartien. Die Dornen von *Psilophyton princeps* scheinen an der Spitze in eine mehrzellige Sekretdrüse geendigt zu haben; während an der Sproßoberfläche reichlich Spaltöffnungen (monozyklisch, mit zwei polaren und zwei lateralen Nebenzellen, vgl. S. 95) sich finden, fehlen diese an den Dornen. Sporangien sehr ähnlich denen von *Rhynia*; Sporen 60—100 μ im Durchmesser.

¹ In neuester Zeit auch im Unterdevon Westdeutschlands (Wahnbachtal) von KRÄUSEL und WEYLAND aufgefunden.

HOEG hat aus dem südnorwegischen Mitteldevon (Hyenfjord) Reste untersucht, die seinerzeit von KRÄUSEL und WEYLAND mit ihrem *Asteroxylon elberfeldense* in nächste Beziehung gebracht wurden. HOEG weist aber darauf hin, daß er den bedornen (*Thursophyton*) und den naktsprossigen (*Hostimella*) Zustand trotz reichlich vorhandenen Materiales nicht in Zusammenhang hat finden können, weswegen er die Richtigkeit der von KRÄUSEL und WEYLAND gegebenen Rekonstruktion anzweifelt. Demgegenüber ist aber festzustellen, daß KRÄUSEL und WEYLAND bereits 1929 (Taf. I, Abb. 2) den organischen Zusammenhang zwischen stärkeren bedornen und schwächeren, \pm seitlichen, zum mindesten sehr dornenarmen Sproßteilen des *Asteroxylon elberfeldense* bewiesen haben. Durch die Befunde von LANG an *Psilophyton princeps* dürfte der Einwand von HOEG gegenstandslos geworden sein. Es ist schließlich ziemlich belanglos, ob die fertilen Zweigteile von *Asteroxylon* völlig nackt (Typ *Hostimella*) oder noch leicht bedornet waren.

Zur pflanzengeographischen Verbreitung der Psilophyten sei noch bemerkt, daß solche noch aus dem Unter- und Mitteldevon von Frankreich (Marne-et-Loire) und Belgien (Bassin von Dinant) durch CARPENTIER (3, 4) gefunden wurden. — Besonders wichtig ist natürlich der von LANG und COOKSON geführte Nachweis des Vorkommens von Psilophyten im Gebiet der Südhemisphäre, da nach irrümlichen Vorstellungen STEINMANN'S hier bereits im Devon eine Flora altkarbonischen Typs (mit *Lepidodendron* u. a.) bestanden und überhaupt eben keine Psilophytales existiert haben sollen.

Lycopodiales. Über diese Gruppe, insbesondere die paläophytischen Vertreter, sind eine Anzahl speziellerer Arbeiten, die hier nicht zu Bericht zu kommen haben, veröffentlicht; allgemeineres Interesse dürften die Funde von ZALESSKY und ZERNDT, insbesondere aber die von MÄGDEFRAU in Anspruch nehmen.

Aus dem Oberdevon des Donetzbeckens macht ZALESSKY (3) Lycopodiales-Sproßreste (*Helenia* n. g. und *Heleniella* n. g.) bekannt, die in der Gestaltung ihrer Blattpolster intermediär zwischen *Lepidodendron* (*Sublepidodendron*) und *Sigillaria* stehen. Es handelt sich um eine Anzahl von Typen, was interessant ist, als eine ähnliche Form (*Archaeosigillaria primaeva* mit bis 7 m lang erhaltenem Stamm von bis 38 cm Breite) auch aus dem Oberdevon von Nordamerika (New York) bekannt ist, dieser Übergangstypus im Oberdevon also offenbar weiter verbreitet war.

Lycopodiales-Megasporen hat ZERNDT (1, 2, 4) in großem Umfang aus dem gesamten Schichtbereich des polnischen (ehedem oberschlesischen) Karbons bekannt gemacht, im ganzen 31 verschiedene Formen. Im einzelnen gehören sie den verschiedenen Haupttypen (laevigate, apiculate und zonale *Triletes*, sowie *Lagenicuta* [vgl. HIRMER, Handb. S. 231]) an. Sie sind zum Teil von erstaunlicher Größe, die größte ist *Triletes giganteus* n. sp. mit 6,4 mm Durchmesser. Bei der Bildung der Megasporen dieser Art gingen übrigens stets mindestens zwei Sporen einer Tetrade zugrunde.

Pleuromeia Sternbergi Münster spec. ist von K. MÄGDEFRAU (1, 2) auf Grund eines sehr großen Materiales neu bearbeitet worden, wobei sehr viel für die eingehende Kenntnis dieser interessanten Buntsandstein-Lycopodiale gewonnen worden ist. Systematisch wichtig ist der glückliche Nachweis einer Ligula, wodurch nichts mehr im Wege steht, *Pleuromeia* in die nähere Verwandtschaft der *Lepidophyten* (*Lepidodendron*, *Sigillaria* u. a.) zu stellen; besonders zu *Sigillaria* scheinen engere

Beziehungen zu bestehen. Daß die doppelt bis dreifach gabelig geteilte Basalpartie des Stammes trotz weitgehender Reduktion mit den wurzelträgerartigen (Stigmarien) der oben genannten Lepidophyten zu homologisieren ist, hat Ref. (Handb. S. 325) bereits früher betont, MÄGDEFRAU hat nun an der stigmariaähnlichen Basalpartie der *Pleuromeia* die ansitzenden Wurzeln aufgefunden und gezeigt, daß sie im Bau offenbar prinzipiell mit den Wurzeln (Appendices) an den Stigmarien der paläozoischen Lepidophyten übereinstimmen. Auch die Beblätterung ist nun bekannt: die schraubig gestellten Blätter hatten eine Länge von gegen 11 cm. Da sie offenbar ziemlich lang an dem Stamm ansaßen und so dessen allmählichen Dickenwachstum (dieses allerdings nur im Bereich der Rindenpartie und nicht der Sproßstele, vgl. hierzu auch das wesentlich stärkere sekundäre Dickenwachstum der Rinde gegenüber dem vergleichsweise geringen sekundären Zuwachs der Stele bei den paläozoischen Lepidophyten!) folgten, konnten die Blätter eine Basalbreite von bis 5 cm erreichen. Im Speziellen ist die Blattnarbe sehr *Sigillaria*-ähnlich, das Blattleitbündel wie dort doppelt und die Blätter wie dort — entgegen der Annahme von J. WALTER — ganz abfallend und nicht mit einer Basalpartie am Stamm stehenbleibend. Hinsichtlich der Blüten von *Pleuromeia* konnte MÄGDEFRAU wahrscheinlich machen, daß offenbar Diözie herrschte; dabei haben die — bekanntlich an der Unterseite der Sporophylle getragenen — Sporangien an den Megasporophyllen 16—20 mm Sagittaldurchmesser, an den Mikrosporophyllen nur 10—12 mm. Mikrosporen ca. 25, Megasporen 500—700 μ im Durchmesser.

Articulatales: *Sphenophyllum*. Von dieser Gattung sind durch HEMINGWAY einige Fruktifikationen aufgeklärt bzw. neu beschrieben, die von größerem theoretischen Interesse sind. Es handelt sich um die nicht wie bei den meisten Arten der Gattung zu eigentlichen Blüten vereinigten, sondern mehr minder mit vegetativen Blättern untermischt auftretenden Fruktifikationen von *Sph. maius* und *Sph. Kidstoni* Hemingway n. sp. Für erstere ist nun nachgewiesen, daß das Sporophyll geteilt ist in einen abaxialen, laubblattähnlichen sterilen Abschnitt und in einen adaxialen, serial einmal gegabelten und in beiden Teilstücken fertilen Abschnitt. Jedes dieser beiden fertilen Teilstücke besteht aus einem mit vier randständig stehenden Sporangien besetzten kleinen schildförmigen Teil und einem stielchenförmigen Träger, der an dem der Achse zunächst stehenden kürzer ist als an dem dem sterilen Blattabschnitt nahen. Bei *Sph. Kidstoni* (möglicherweise nur eine andere Ausbildungsform von der vorigen, mit der sie häufig vergesellschaftet vorkommt) ist gleichfalls die primäre Teilung in einen abaxialen, sterilen laubblattähnlichen und einen adaxialen, fertilen Abschnitt durchgeführt. Eine weitere Durchteilung des letzteren fand nicht statt; seine Form ist die des einen der beiden fertilen Teile der vorherbeschriebenen Art; nur daß der mit vier gleichfalls horizontal abstehenden Sporangien besetzte Schild vergleichsweise groß und andererseits das ihn tragende Stielchen sehr kurz ist, so daß die Sporangiengruppe gelegentlich wie sitzend auf dem sterilen laubblattähnlichen Abschnitt erscheint. Diese gesteigerte Verkürzung des Trägerstiels mag dann schließlich zu Formen führen, bei welchen die Sporangiengruppe unter stärkerer Reduktion des Schildteiles tatsächlich dem sterilen Abschnitt auf-

sitzt. Derartiges wurde bisher von KIDSTON und anderen auch für *Sph. maius* angenommen. Inwieweit das auch richtig ist, oder ob es bei dieser Art nur Sporophylle vom Typ der oben durch HEMINGWAY aufgeklärten, übrigens bereits von KIDSTON 1909 (Vég. houill. Hainaut Belge) in prachtvollen Stücken abgebildeten gibt, steht dahin. Der erstere Typ, d. h. sitzende Sporangien ohne Entwicklung eines Trägerstielchens ist jedenfalls bei anderen Sphenophyllen verwirklicht, wie bei *Sph. trichomatosum*, *Sph. tenerrimum* u. a., nur daß bei diesen jeweils nur ein Sporangium und keine an einem kleine Schildchen randständig getragene Gruppe von vier Sporangien ausgebildet ist, was eben nur eine weitere Reduktion, aber nichts prinzipiell Anderes bedeutet (vgl. hierzu auch die Zusammenstellung in HIRMER, Handbuch, S. 355—360, 468—471).

Filicales. Die hierauf bezüglichen Veröffentlichungen sind in erster Linie aus pflanzengeographischen Gesichtspunkten heraus interessant: so das Vorkommen von *Marattiaceen*, vielen *Osmundaceen*, *Matoniaceen* und *Dipteridaceen* im Rhät-Lias der Arktis (HARRIS [2]), vgl. auch S. 100 sowie *Gleicheniaceen* ebenda und im Cenoman von Böhmen (VELENOVSKY und VINICLAR).

Die phylogenetisch interessante seinerzeit durch die Untersuchungen von KIDSTON und GWYNNE-VAUGHAN bekannt gewordene Entwicklungsreihe der Ausbildung der *Osmundaceen*-Stammstele (vgl. HIRMER [Handb. S. 596—611]) hat durch zwei Veröffentlichungen von ZALESSKY (1, 2) einen weiteren Ausbau erfahren: Aus dem Perm des Ural beschreibt er zwei neue *Osmundaceen*stammtypen, *Chasmopteris* n. g. und *Petcheropteris* n. g., die in anatomischer Hinsicht ein Bindeglied darstellen zwischen rein protostelischen Formen, wie z. B. *Thamnopteris*, und solchen mit deutlicher Ausbildung einer Blattlücke, z. B. *Osmundites Kolbei*.

Einen paläophytypischen Pteridophytenotypus von hervorragendem Interesse stellt die Gattung **Noeggerathia Sternberg** dar. Hiervon hat GOTHAN (1) aus dem mittleren Oberkarbon von Flöha (Sachsen) eine neue Art bekanntgemacht; im ganzen kennt man nur wenige (3—4) Arten. Die Gattung, deren Fruktifikation vor allem durch die Untersuchungen von NEMEJC bekannt geworden ist, dürfte wohl in keine der bisher bekannten Gruppen einzureihen sein, sondern die Vertreterin einer eigenen Pteridophytenklasse darstellen. Bekannt sind wedelartige, einfach gefiedert erscheinende Bildungen¹, die von GOTHAN als Sprosse gedeutet werden, bei welchen die ursprünglich schraubig angeordneten (breitkeilförmigen, oben abgerundeten oder spitz auslaufenden) Blättchen, die keinen Mittelnerven, sondern eine Anzahl parallel ziehender Gabelnerven haben, sekundär zweiteilig eingerückt sind.

Die Fruktifikation ist zapfenartig, mit zweizeilig gestellten Elementen, die basalen brakteenartig, die oberen fertil, und zwar mit einer größeren Anzahl, bei *N. foliosa* bis 17 und in 3 Reihen, bei *N. vicinalis* in 5—7 Querreihen gestellten Sporangien. Bei *N. foliosa* sind Mikro- und Megasporengien nachgewiesen, beide von annähernd gleicher Größe (4 × 3 mm), die ersteren mit einer offenbar größeren Zahl von Mikrosporen von 90—130 μ , die letzteren mit einer offenbar kleinen Zahl

¹ Von NEMEJC werden sie als echte Wedel angesprochen und mit denen rezenter Cycadeen verglichen; die Angelegenheit bedarf noch weiterer Aufklärung.

von Megasporen von 800—1000 μ Durchmesser; die Verteilung anscheinend so, daß im unteren Zapfenteil die Mega-, im oberen die Mikrosporophylle waren.

GOTHAN weist mit Recht darauf hin, daß mit *Noeggerathia* möglicherweise verwandt sind die als *Noeggerathia (Plagiozamites) zamoides* bezeichneten „wedelartigen Pflanzenreste des Rotliegenden“, wovon STERZEL bereits eine Fruktifikation beschrieben hat. Auch auf die Ähnlichkeit gewisser *Psymgophyllum*-Arten des Karbon und Perm weist GOTHAN hin¹.

III. Gymnospermen.

Pteridospermales. Einen interessanten Wedeltypus hat WALTON in *Diplopteridium* (nov. gen.) *teilianum* Kidston spec. aus dem Unterkarbon von Flintshire, Westengland, bekanntgemacht: Am unteren und vegetativen Teil des Wedels entspringen an der Rhachis in gleicher Höhe zwei starke Seitenspindeln erster Ordnung, die mit doppelt gefiederten sphenopteridischen Fiederchen besetzt sind; die gleichen Fiederchen finden sich am oberen Rhachisteil unter der Abgangsstelle der beiden starken Spindeln. Während die Verzweigung aller dieser Wedelteile in einer Ebene liegt und der Wedel infolge der scheinbaren Fortsetzung der Rachis in die erwähnten beiden Seitenspindeln 1. Ordnung wie gegabelt erscheint, findet sich nun jedoch noch eine, wenn auch dünnerachsige, Fortsetzung der Wedelrhachis über der Abgangsstelle der befiederten starken Seitenspindeln, aber derart, daß die weitere Verzweigung der Rhachis eine gabelige ist und Gabelteilung nun in der Ebene senkrecht zur ursprünglichen Verzweigungsebene des Wedels stattfindet; ob die im ganzen bis siebenfach erfolgenden Gabelteilungen alle in dieser neuen Verzweigungsebene oder — was nicht erwiesen, aber wahrscheinlicher erscheint — jeweils senkrecht zur gerade vorausgehenden Teilung erfolgen, steht dahin. Auf alle Fälle entsteht auf diese Weise ein im ganzen annähernd radiales und nicht bilateral symmetrisches Wedelgebilde, wie Derartiges für altpaläophytische Wedel ja nicht selten ist (vgl. mutatis mutandis die *Coenopteriden*-Wedel, insbesondere *Stauropteris*). Endständig an den letzten Gabelzweigen sitzen synangiale Fruktifikationen: jeweils gegen 8 längliche, einer kleinen Keilplatte angeheftete Sporangien; daß es sich um die Mikrofruktifikation einer Pteridosperme und nicht um die Isosporenfruktifikation eines Farnes handelt, wird wahrscheinlich gemacht aus der Tatsache, daß der Autor ähnliche Gabelzweigsysteme, jedoch mit Samenkupulen, gefunden hat. Im ganzen stimmt der Typ der Mikro-

¹ Auf Grund dessen, was sich jedoch aus Aufsammlungen von GOTHAN, KUKUK und HIRMER der allerletzten Wochen im Ruhrgebiet ergeben hat, ist zum mindesten sicher, daß das von GOTHAN mit in Betracht gezogene *Psymgophyllum Delwali* Cambler & Renier nicht in die Verwandtschaft von *Noeggerathia* zu bringen ist.

fruktifikation auch überein mit dem sonst für viele Pteridospermen bekannten: *Crossotheca*, *Telangium*, *Calathiops*.

Neben dem oben beschriebenen Wedel sind andere Stücke der gleichen Art bekannt, bei denen entweder von dem fertilen Apikalteil des Wedels nur ein kurzer stummelförmiger Rest in der „Gabel“ zwischen den zwei doppelt befiederten Wedelfiedern 1. Ordnung zu sehen ist, und solche, wo selbst dieser Stummel fehlt, so daß die breiten großen starken Fiedern 1. Ordnung wie durch Gabelung der Wedelrhachis entstanden erscheinen, und das Fehlen der apikalen (fertilen) Wedelteils nur durch eine feine Narbe \pm angedeutet erscheint. Es ist also so, daß der fertile Teil offenbar \pm stark abfällig war oder gelegentlich auch gar nicht zur Ausbildung gelangte.

Diese Tatsache ist von hervorragender Wichtigkeit für die Beurteilung vieler paläozoischer „gabelteiliger Wedel“; daß sie es nur dem Scheine nach sind, de facto aber monopodialen Grundbauplan haben (vgl. mutatis mutandis die Verhältnisse in der rezenten Gattung *Gleichenia*), konnte WALTON noch zeigen für eine Anzahl anderer Pteridospermenwedel, so *Adiantites antiquus*, *Eusphenopteris Schlehani* und *Eusph. Bäumleri* und andere. Daneben dürfte es allerdings unter den Pteridospermen viele Formen mit tatsächlicher dichotomer Wedelteilung gegeben haben.

Als eigentümlich gestaltete Mikrosporangien von Pteridospermen hat HALLE die als *Whittleseya elegans* Newberry, *Holcospermum elongatum* Kidston und *Rhabdocarpus glomeratus* Goldenberg benannten Fossilien aufgeklärt. Wiewohl die beiden letztgenannten Typen dem äußeren Ansehen nach für Pteridospermensamen gehalten werden könnten, sind sie doch wie *Whittleseya* und *Codonothecca* Mikrofruktifikationen: große, \pm glockenförmige Synangien, wobei die von einer an kurzem Stielchen getragenen, von einer \pm schildförmigen oder keilartigen Bildung ausgehenden Mikrosporangien sehr lang ausgezogen und mit ihren Seitenrändern miteinander synangial verwachsen sind. Während bei *Holcospermum* und *Rhabdocarpus* weniger zahlreiche (5—8) Mikrosporangien in der geschilderten Weise glockig vereinigt sind, sind es bei *Whittleseya* deren 20—40. Es ist anzunehmen, daß diese Mikrofruktifikationen den Fiederchen letzter Ordnung der Wedel homolog sind und von wedelartigen Bildungen getragen wurden.

Im ganzen lassen sich — wie HIRMER betonen möchte — diese Mikrofruktifikationen morphologisch sehr wohl in Einklang bringen mit *Crossotheca*, der Mikrofruktifikation von Formen, die dem Verwandtschaftskreis von *Lyginodendron* angehören. Es handelt sich da um Synangien, die aus einer Anzahl von rings um einen Mittelpunkt geordneten Mikrosporangien bestehen und im ganzen getragen werden von einer schildförmigen Platte, die ihrerseits mittels kurzen Stielchens mit der Fiederspindel höherer Ordnung des stark verzweigten Wedels in Verbindung standen. Ähnliche Bildungen, nur mit weniger deutlicher Gestaltung der Schildplatte, sind die als *Telangium* und *Calathiops* bekannten Mikrosynangien; auch *Nystroemia* Halle und die Fruktifikation an WALTONS *Diplopteridium* (vgl. S. 90) haben ähnlichen Bau. Worin sich die obengenannten, von HALLE neu bearbeiteten Mikrofruktifikationen unterscheiden, ist lediglich die Längenausdehnung der einzelnen Mikrosporangien und die Tatsache, daß sie lateral völlig untereinander verwachsen sind, wodurch die genannten glockenförmigen Bildungen zustande kommen, im ganzen vergrößerte *Crossotheca*-Fruktifikationen darstellend.

In diesem Zusammenhang ist interessant, daß HIRMER (2) andererseits an Hand von *Crossotheca pinnatifida* gezeigt hat, daß sich zwischen den typischen *Crossotheken* und der typischen *Marattiaceen*-Isosporenfruktifikation *Asterotheca* — allgemein morphologisch — alle Übergänge finden. In typischer Gestaltung hat *Asterotheca* auf der Wedelfiederchenunterseite Synangien von 4—6 unter sich nur an der Basis verwachsenen Isosporensporangien. Bei *Asterotheca truncata* sind diese nun ganz an die Fiederchenränder unter gleichzeitiger Rückbildung der Fiederchenspreite gestellt¹, die Bildung nähert sich also dem Typ *Crossotheca*; andererseits finden sich bei *Crossotheca pinnatifida* neben typisch gebildeten und typisch getragenen Fruktifikationen, wie sie oben für *Crossotheca* im allgemeinen geschildert sind, in der Übergangsregion zwischen sterilem und fertilem Wedelteil Synangien, die auf der Unterseite normal entwickelter Fiederchen stehen, also im ganzen *asterothecca*artig sind, nur daß ein einziges, sehr großes Synangium in der Fiederchenmitte (an Stelle deren mehrerer zu beiden Seiten der Fiederchenmitte über den Seitennerven) liegt. Die Reihe von *Whittleseya* einerseits zu den typischen *Asterotheken* andererseits ist also eine lückenlose und läßt sich so fassen: 1. typische *Asterotheca*: Synangien mit locker vereinigten Isosporangien auf der Fiederchenunterseite; 2. *Asterotheca truncata*: Synangien wie bei 1, aber normal fast randständig (vgl. Fußnote 1 auf S. 92); 3. *Crossotheca pinnatifida*: Synangien normal typisch *Crossothecca*artig, also an Stelle der Fiederchen auf kleiner gestielter Schildplatte getragen, jedoch gelegentlich noch flächenständig an der Fiederchenunterseite und damit *asterothecca*artig²; 4. typische *Crossothecca*-Mikrofruktifikation; hier anzuschließen *Telangium*, *Calathiops*, *Nystroemia* usw.; 5. die bei *Crossothecca* und ähnlichen vorgefundenen Mikrosporangien werden wesentlich länger und verwachsen an den Rändern; es entsteht eine glockige Bildung; die Mikrosporangienzahl kann sehr stark vermehrt werden: *Codonotheca*, *Holcospermum*, *Rhabdocarpus*, *Whittleseya*.

Im Gegensatz zu der eben aufgeführten Reihe von Pteridospermen-Mikrofruktifikationen stehen Mikrofruktifikationen, die CARPENTIER (3) aus dem Rotliegenden von Zentralmarokko beschrieben hat. Es ist wahrscheinlich, daß bei dem einen der beiden Fossilien: ***Dictyothalamus Schrollianus*** Goeppert gleichfalls die Mikrofruktifikation einer Pteridosperme vorliegt, allerdings eines anderen Formenkreises als die oben aufgeführten, vielleicht von *Odontopteris subcrenulata*. Es handelt sich bei dem genannten Fossil, das übrigens schon durch GOEPPERT 1864/65 aus dem Rotliegenden von Böhmen und Schlesien beschrieben wurde, um Mikrosporophylle von 6 mm Länge und fächerförmiger Fläche (an der Basis etwa $\frac{2}{3}$ so breit als am 6 mm breiten oberen Rand); die Fläche durchzogen von vielen feinen, sich teilenden Parallelnerven. Auf der einen Seite der Fläche in dichter Anordnung und zum Teil bis über den Oberrand hinausragend eine große Anzahl von Mikrosporangien, ei- bis birnförmigen, gestielten Körpern von

¹ So allerdings nur im unteren, rein fertilen Wedelteil, in der Übergangsregion zum sterilen Teil sind sie noch rein flächenständig wie bei den normalen *Asterotheken*.

² Ob diese *Crossothecca pinnatifida* überhaupt eine Pteridosperme ist, ob also Mikrofruktifikation vorliegt, ist sehr fraglich; die ganze Wedelgestalt legt nahe, daß eine *Marattiacee* mit Isosporenfruktifikation vorliegt; für die Beurteilung der allgemeinen Morphologie der Synangiengestaltung ist die Entscheidung dieser Frage belanglos.

$1\frac{1}{2}$ —2 cm Länge. Es ist wohl möglich, daß die vorliegende Bildung morphologisch in Beziehung steht zu der als *Potoniëa* Zeiller beschriebenen Mikrofruktifikation gewisser neuropteridischer Pteridospermen; auch hier finden sich an der einen Oberfläche der allerdings becherförmigen, einem Wedelfiederchen entsprechenden Mikrofruktifikation, zahlreiche Mikrosporangien.

Megafruktifikationen bzw. Samen sind für eine Anzahl von Pteridospermen in organischem Zusammenhang mit dem Wedel nachgewiesen worden.

Wenn auch an der Tatsache der Existenz der Pteridospermen, den Samen-tragenden, im äußeren Habitus sonst farnartigen primitiven Gymnospermen, längst nicht mehr der geringste Zweifel bestehen konnte auf Grund der Anatomie der vegetativen Teile sowohl als auch der zahlreichen strukturbietend erhaltenen Samen, so ist doch die Menge derjenigen Formen, bei welchen der organische Zusammenhang der einzelnen Teile untereinander restlos gesichert ist, ein kleiner, gemessen an der sehr großen Zahl von Sprossen, Wedeln und Fruktifikationen, die wiewohl mit Sicherheit aber eben doch mehr auf Grund des allgemeinen Befundes (dauernde Vergesellschaftung, äußere Konformität der anatomischen Strukturen usw.) als zusammengehörig und zur Gruppe der Pteridospermen gehörig betrachtet werden müssen. So sind die im folgenden aufzuzählenden Funde besonders begrüßenswert.

JONGMANS (I, 2) konnte den sicheren Zusammenhangsbeweis erbringen für die Samen und Wedel der als *Lyginopteris (Sphenopteris) Hoeninghausi* längst bekannten Pteridosperme, bezüglich deren Zusammengehörigkeit von in Dolomitknollen häufig erhaltenen Sprossen, Wedelresten und den als *Lagenostoma Lomaxi* bekannten mit einer Kupula umhüllten Samen, sowie im Abdruck erhaltenen Sproß- und Wedelresten bereits OLIVER und SCOTT vor 25 Jahren richtig vermutet hatten. Von einer nahe verwandten Form: *Sphenopteris Kidstoni* Crookall (in ihren extremen Wedelformen als *Sph. Schatzlarensis* und *Sph. communis* bekannt) sind gleichfalls jüngere Samenzustände und Wedel in organischem Zusammenhang durch JONGMANS (I, 2) festgestellt und auch die Zugehörigkeit der Mikrofruktifikation vom Typ *Crossotheca* erwiesen worden. CORSIN fand im englischen Oberkarbon Wedel von *Diplotnema alata* Bgt. sp. in organischem Zusammenhang mit kleinen hexagonalen von einer Kupula umhüllten Samen; die telangiumähnliche Mikrofruktifikation ist früher schon durch ZEILER bekanntgemacht worden. GOTHAN (I) hat in organischem Zusammenhang nachgewiesen Wedel von *Sphenopteris Laurenti* (bisher fälschlicherweise zur primitiven Farnattung *Renaultia* gerechnet) und calymmothecaartigen Samenkupulen.

CARPENTIER (4) berichtet über die dauernde Vergesellschaftung von *Odonopteris minor* mit kleinen gestreiften, 6—24 flügeligen Samen und von *Odonopteris sub-Brongniarti* mit fleischigen größeren (ca. 12 mm langen und halb so breiten) verkehrt eiförmigen Samen.

Cycadophytales. Eine von CARPENTIER (3) als „*disque male*“ beschriebene Mikrofruktifikation gleicht so, wie sie fossilisiert ist, einer ausgebreiteten, nach außen

zu in zahlreiche Abschnitte aufgelösten Glocke, wobei am Rand der einzelnen Abschnitte serial hintereinander als Mikrosporangien zu deutende Körper zu sehen sind. Die sehr interessante Fruktifikation, die vom Autor in Beziehung zu *Dolerophyllum Berthieri* gebracht wird, erinnert in vielem an die männlichen *Williamsonia*-Blüten bzw. -Blütenteile; insbesondere — wie Verfasser bemerkt — an KRASSERS *Williamsonia banatica*. Die Deutung der Fruktifikation als vielleicht den Cycadeen zugehörig ist nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, sind doch seit dem STEPHANISCHEN Oberkarbon *Cycadophyten*blattreste bekannt. —

Über die Epidermalstrukturen der *Cycadophyten*blätter, vgl. das S. 96 Gesagte, sowie hinsichtlich der verwandtschaftlichen Beziehungen die Zusammenstellung bei HARRIS (3).

Coniferales. In einer sehr eingehenden Untersuchung hat R. FLORIN die Epidermisstruktur der *rezenten Koniferen* behandelt mit dem Zweck, durch die exakte Kenntnis der Epidermalstrukturen der rezenten Koniferen eine feste Basis zur Beurteilung der fossilen Koniferenreste zu schaffen. Wie wertvoll eine derartige exakte Basis ist, leuchtet jedem ein, der die Schwierigkeiten der systematischen Bewertung der zahlreichen fossilen Koniferen kennt, die uns nicht selten ohne oder mit nur mangelhaft erhaltener Fruktifikation überkommen sind oder von denen Fruktifikationen erhalten sind, die sich nicht in nähere Beziehung mit den von rezenten Formen bekannten bringen lassen.

Obwohl die erwähnten Untersuchungen erst die rezenten Koniferen umfassen (ein 2. Teil, der die allgemeine Morphologie und die Epidermisstruktur der fossilen Formen zum Gegenstand haben wird und dem sich die Untersuchungen und Erörterungen über die systematischen und phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Koniferengruppen anschließen; befindet sich in Vorbereitung), mögen in Hinblick auf die Bedeutung, welche die Kenntnis der Epidermisstruktur der rezenten Koniferen für die Beurteilung der fossilen Formen besitzt, an dieser Stelle folgende wichtigste Ergebnisse angeführt werden:

Für alle Koniferen charakteristisch ist, daß die Spaltöffnungsschließzell-Mutterzelle ohne vorhergehende Teilungsschritte direkt aus einer Epidermiszelle der jungen Blattanlage hervorgeht: die „Schließzellen-Urmutterzelle“ wird also direkt zur „Schließzell-Mutterzelle“. Die Schließzell-Mutterzelle wird von je vier (zwei lateralen und zwei polaren Zellen: den lateralen bzw. polaren Nachbarzell-Mutterzellen, weiteren vier Zellen der jungen Blattanlage) umgeben. Das Schicksal dieser vier Zellen ist ein in den verschiedenen Fällen verschiedenes: entweder sie bleiben ungeteilt und werden so direkt zu Nebenzellen, in diesem Fall sind die beiden Schließzellen von einem einzigen „Wirtel“ von Nachbarzellen umgeben: Monozyklischer Typus; oder die oben genannten vier Zellen teilen sich ein- oder mehrfach, und es entstehen mehrere Zyklen von Nachbarzellen um das Paar der Schließzellen herum: Amphizyklischer Typus. Für die Beurteilung, ob Mono- oder Amphizyklied vorliegt, spielen nur diejenigen Teilungen eine Rolle, welche die lateralen Nachbarzellen parallel zur Längsrichtung der Schließzellen und die polaren Nachbarzellen senkrecht hierzu teilen, nicht aber die nicht seltene Querdurchteilung der lateralen Nachbarzellen oder ihrer Deszendenten quer zur Richtung der Längsachse der Schließzellen. Die direkt an das Schließzellpaar angrenzenden Zellen sind mit Hautgelenken ausgerüstet und weichen auch sonst oft in der Zellwandbeschaffenheit und in Form und Inhalt von den übrigen Epidermiszellen ab. Sie werden von FLORIN „Nebenzellen“ genannt. Es ist klar, daß beim monozyklischen Typus der Spaltöffnungsapparat im ganzen, außer den Schließzellen, nur noch Nebenzellen aufweist (zwei polare und zwei bis vier laterale, je nachdem, ob Querteilung stattfand oder nicht); beim amphizyklischen Typ dagegen schließen sich an den das Schließzellpaar direkt umgebenden Ring von Nebenzellen noch ein oder zwei Ringe von Nachbarzellen (die letzten Endes alle

aus den vier Nachbarzell-Mutterzellen hervorgegangen sind) an: diese werden von FLORIN als Kranzzellen (eventuell innere und äußere) bezeichnet.

Was nun das Auftreten der verschiedenen Spaltöffnungstypen, ihre Kombination mit den übrigen Elementen der Epidermis sowie die Gestaltung der letzteren betrifft, so haben FLORIN'S Untersuchungen ergeben, daß sich jeweils ein für bestimmte Gattungen oder Artgruppen innerhalb einer Gattung charakteristischer Merkmalskomplex finden läßt, nicht aber, daß dieser Merkmalskomplex gültig wäre etwa für ganze Gattungsgruppen. Wie weit sich dieses letztere Ziel, ein weiteres Kriterium zur Vertiefung der Kenntnisse der innerverwandtschaftlichen Beziehungen der Koniferen zu finden, ein Ziel, das ja das wünschenswerteste ist, noch wird erreichen lassen, wenn die Kenntnis auch der Epidermalstrukturen der fossilen Reste vorliegt, ist schwer zu sagen. Soviel steht jedenfalls fest, daß der Epidermalmerkmalskomplex ein Kriterium für die Abgrenzung von Gattungen und zum mindesten Artgruppen darstellt. Auch hat FLORIN festgestellt, daß dieser von Außenbedingungen in hohem Grad unabhängig ist und ebenso, daß der Entwicklungsgang und der fertige Bau des Spaltöffnungsapparates wenigstens in den Hauptzügen unabhängig ist von Form, Größe, Lage und Richtung des Blattes, was systematisch bedeutungsvoll ist für die Beurteilung der fossilen heterophyllen Typen. Dagegen liegen für das Verhältnis der Epidermisstrukturen der Kotyledonen sowie der Jugend- und der Folgeblätter die Dinge etwas verwickelter; es gibt folgende Typen:

I. Nur monozyklische Spaltöffnungsapparate, auf Folgeblättern sowie Kotyledonen und Jugendblättern: *Pinus*, *Larix*.

IIa. Nur amphizyklische Spaltöffnungsapparate, auf Folgeblättern sowie Kotyledonen und Jugendblättern: *Araucaria*; *Podocarpus*; *Abies*, *Tsuga*, *Picea*, *Cedrus*.

IIb. Amphizyklische Spaltöffnungsapparate nur auf den Folgeblättern, teils ± unvollständig amphizyklische, teils monozyklische Spaltöffnungsapparate auf Kotyledonen und Jugendblättern: *Sequoia*, *Taiwania*, *Glyptostrobus* (?).

IIIa. Monozyklische und amphizyklische Spaltöffnungsapparate auf Folgeblättern sowie Jugendblättern und Kotyledonen: *Callitris*, *Thuja*, *Chamaecyparis*, *Juniperus*.

IIIb. Monozyklische und amphizyklische Spaltöffnungsapparate auf Folge- und Jugendblättern, jedoch nur monozyklische auf den Kotyledonen: *Cupressus*.

Schon diese Zusammenstellung zeigt, daß die Spaltöffnungstypen kaum über die Gattung hinaus systematischen Wert besitzen. Das tritt am klarsten hervor, wenn man die systematisch sicher heterogenen Gattungen ins Auge faßt, die dem Typus IIa folgen, und daß die *Abietineen* teils in I, teils in IIa sind. Andererseits findet sich wenigstens das, was derzeit als *Cupressineen* zusammengefaßt wird, in den Gruppen IIIa und IIIb (beide mit mono- und amphizyklischen Spaltöffnungsapparaten gemischt).

Anschließend an die Darstellung der Epidermis-, insbesondere der Spaltöffnungsverhältnisse der Koniferen (welch letztere übrigens nicht allein an Hand des bei fossilem Material meist allein zugänglichen Oberflächenbildes, sondern auch an Hand sehr vieler entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen an Schnittpräparaten gegeben ist), gibt FLORIN noch einen Überblick über Epidermal- und im besonderen Spaltöffnungsverhältnisse bei den übrigen Gymnospermengruppen. Zu unterscheiden ist: ein ursprünglicher Typus, bei welchem die Schließzell-Mutterzelle ohne weitere vorbereitende Teilungen aus der Urmutterzelle hervorgeht und die lateralen Nachbarzellen (Neben- bzw. Neben- und Kranzzellen) aus Nachbarzellen der Schließzellen-Urmutterzelle hervorgehen, ihr also gleichwertig sind; diesem einfachen Typ, der sich bereits bei den *Psilophytalen* (*Rhynia*, *Psilophyton*, *Asteroxylon*) findet, folgen unter den Gymnospermen die

Pteridospermen, *Cycadales* (rezente *Cycadales*, *Nilssoniales* und fossile *Cycadales incertae sedis*), *Cordaitales*, *Ginkgoales*, *Coniferales* und *Ephedra*. Der fortgeschrittene Typus ist durch Folgendes charakterisiert: die Urmutterzelle des Spaltöffnungsapparates teilt sich zunächst zweimal; die so entstehende mittlere Zelle liefert die beiden Schließzellen, während aus den beiden seitlichen Zellen jeweils die lateralen Neben- bzw. Neben- und Kranzzellen hervorgehen. Diesem Typus folgen die *Benettiales*, ferner *Welwitschia* und *Gnetum*. Im ganzen muß auch für diese beiden Haupttypen doch wohl gesagt werden, daß sie kaum eine wirkliche innere Verwandtschaft der Formenkreise, denen die angehören, ausdrücken; andererseits mögen die Epidermismerkmalsskomplexe geeignet sein, innerhalb eines weitgespannten Verwandtschaftskreises weniger weitgespannte Gruppen zu umgrenzen; so lassen sich hierdurch innerhalb der *Cycadales* im allerweitesten Sinne die *Benettiales* abtrennen von den übrigen *cykadeenhaften* Formenkreisen; inwieweit allerdings diese letzteren (rezente *Cycadales*, *Nilssonia* und das, was man als *fossile Cycadales incertae sedis* jetzt zusammenfaßt) irgendwie enger untereinander verwandt sind, ist bei der noch sehr ungenügenden oder völlig mangelnden Kenntnis der Fruktifikation vieler dieser Formen eine offene Frage. —

Aus dem Gebiet Britisch-Indiens südlich des ca. 25. Breitengrades macht B. SAHNI als Fortsetzung seiner im I. Teil veröffentlichten Studien an fossilen Koniferen Indiens neuerdings die strukturbietend erhaltenen Reste (Zapfen und Hölzer) bekannt, die sowohl aus allgemein morphologischen, als auch aus pflanzengeographischen Gesichtspunkten heraus von großem Interesse sind.

I. Zur Morphologie. Hervorgehoben seien zwei aus der Oberkreide stammende Fruchtzapfenreste: *Indostrobus bifidolepis* Sahni nov. gen. et spec. ist ein Zapfen von etwas über 2 cm Durchmesser, mit schraubiger Anordnung der einzelnen Organe und deutlicher Differenzierung von Deck- und Fruchtschuppe; letztere mit zwei der Achse zugekehrten Samenanlagen erinnert (in einem nicht ganz medianen, aber eine der Samenanlagen median treffenden Längsschliff) frappant an entsprechende Bilder von medianen Längsschnitten von *Podocarpus*. Aus den (serienweise geführten) Querschliffen ergibt sich, daß gemäß der Zweizahl der Samenanlagen die sie tragende Partie der Fruchtschuppe entsprechend breit ist; der ähnlich wie bei den Arten der Sektion *Stachycarpus* spitzenartig vorgezogene Apikalteil der Deckschuppe ist zweigeteilt; ähnlich wie bei *Podocarpus* findet sich eine epimatiumartige Umhüllung der Samenanlagen, wobei das Epimatium einer Fruchtschuppe über die beiden Samenanlagen hinweggreift und mit den Fruchtblatträndern verschmolzen ist. — Eine nach des Ref. Ansicht noch weitergetriebene Ausbildung der hier eingeleiteten Einbettung der beiden Samenanlagen in die breite und mit den Fruchtschuppenrändern verbundene epimatiumartige Gewebehülle findet sich bei *Takliostrobus alatus* Sahni nov. gen. et spec. Hier ist die epimatiale Gewebehülle so weit vorgetrieben, daß die beiden Samenanlagen jeder Fruchtschuppe wenigstens in dem Zustand, in welchem die Reste vorliegen, völlig eingehüllt sind, so sehr, daß die epimatiale Hülle in ihrem der Achse

zugewandten Teil mit dem Gewebe der Achse verschmilzt. REF. möchte darauf hinweisen, daß Derartiges natürlich nur möglich ist, entweder wenn die Verschmelzung von Achsengewebe und epimatiale Hülle, wodurch die Samenanlagen ganz von Gewebe umschlossen werden, erst stattfindet nach der Pollination, weil sonst ja der Pollen nicht mehr von der Mikropyle her eingefangen werden könnte (es sei denn, daß er sich in den Räumen zwischen den Fruchtschuppen im ganzen fängt und die Pollenschläuche zunächst ihren Weg durch die epimatiale Hülle nehmen müssen, um erst dann zu den Samenanlagen zu gelangen, was nicht gerade wahrscheinlich scheint) oder wenn Parthenokarpie vorlag. Wie dem war, ist nicht zu entscheiden; der Zustand des Integuments ist in dem vorliegenden Material noch ziemlich jung, jedenfalls nicht der von reifen Samen. Außer der Fruchtschuppe ist noch die mit ihr weithin verwachsene Deckschuppe zu unterscheiden.

Die für *Indostrobus* und *Takliostrobus* eigentümliche Mittelbildung *abietineenartiger* (2 Samenanlagen) und *podocarpusartiger* Fruchtschuppengestaltung (Epimatium und Gesamtkonfiguration der Samentragung, wie sie der Längsschnitt zeigt) hat übrigens, worauf auch der Autor hinweist, eine Parallele in *Stachyotaxus* aus dem Rhät Lias von Schonen, nur daß hier offenbar Frucht- und Deckschuppe viel mehr in eine einheitliche Bildung aufgegangen sind und andererseits die epimatiale Bildung reduzierter ist nicht nur als bei den indischen Formen, sondern auch als bei *Podocarpus* selbst, etwa nur noch so, wie sie z. B. für *Dacrydium taxoides* bekannt ist.

2. Pflanzengeographisch interessant sind SAHNIS Untersuchungen an den *fossilen Koniferen* Indiens insofern, als er für das Mesozoikum des südlichen Indien eine größere Menge von Koniferen nachweist, während derzeit allein *Podocarpus latifolia* dort vorkommt und erst im Himalayagebiet ein größerer Koniferenreichtum (*Podocarpus*, *Cephalotaxus*, *Libocedrus* im östlichen Himalaya Assam und Burma; *Cedrus*, *Abies*, *Picea* und *Pinus* im westlichen Gebiet und Vermischung in der Mitte) zu finden ist. Der Tatsache, daß im südlichen Indien eben nur eine einzige Konifere, und zwar eine *Podocarpus*art vorkommt, entspricht, daß trotz der reichlichen Aufsammlung von strukturbietenden Hölzern aus dem südlichen Tertiär nur eine einzige Konifere: das in die Podocarpeen-Verwandtschaft gehörige *Mesembrioxylon Schmidianum* Schlegden spec. bekannt ist. Für das jüngere Mesozoikum (Rhät — Kreide) dagegen sind eine Anzahl von Koniferen, so noch mehrere *podocarpeenartige* Reste (vier Arten der Gattung *Mesembrioxylon* Seward), ferner zwei Arten der Gattung *Cupressinoxylon* und drei Arten von *Araucarioxylon* festgestellt; daß Vertreter aus dem Formenkreis der *Araucarien* im Mesozoikum in Indien gelebt haben, ist übrigens schon an Hand von eindeutig bestimmbareren Fruktifikationen in dem 1. Teil von SAHNIS Bearbeitung der indischen Koniferen 1928 belegt worden: *Araucaria Cutchensis* Fstm. und *A. macropterus* Fstm.; ebenso sind außer den oben genannten Hölzern von *Cupressineen*-Verwandtschaft auch *Cupressineenzweigreste*, *Cupressinocladus Walkeri* SahnI und *C. Burmensis* SahnI, in dem genannten 1. Teil von 1928 beschrieben; im übrigen dort noch eine Anzahl *Koniferen incertae sedis* der Gattungen *Buriadia* Seward u. SahnI, *Elatocladus* Halle, *Retinosporites* Holden, *Brachyphyllum* Egt., *Pagiophyllum* Heer, *Athrotaxites* Unger u. a., was eben im

ganzen den Koniferenreichtum des südlichen Indiens im jüngeren Mesozoikum beweist, gegenüber dem fast völligen Fehlen von Koniferen vom Tertiär ab.

Auf die pflanzengeographischen Verhältnisse der Koniferen, auch auf die Morphologie und Verbreitung der Angiospermen könnte wohl das von VELENOVSKY und VINIKLAR veröffentlichte reiche Fossilienmaterial des böhmischen Cenomans (untere Oberkreide) ein Licht werfen, wenn die Bearbeitung eine genauere und die Figurenbilder nicht nur konventionelle Restaurationen wären, sondern Detail erkennen ließen; so wie die Dinge veröffentlicht sind, läßt sich z. B. nicht einmal entscheiden, ob die dem Zweig- und Zapfenhabitus von *Sequoia gigantea* ähnlichen Koniferenreste richtig als *Sequoia* gedeutet sind oder nur *Pinaceen* darstellen usf.

IV. Angiospermen.

Caytoniales. Über diese als Proangiospermen bezeichneten Fossilien, die durch die Untersuchungen von H. H. THOMAS (1) bekannt geworden sind, berichtet ihr Entdecker ergänzend und mit der Absicht, die morphologischen Verhältnisse der Megasporophylle dieser Fossilien als Basis für die Betrachtung des Fruchtknotens der Angiospermenblüte auszuwerten (H. H. THOMAS [2]). HIRMER möchte da allerdings gleich bemerken, daß der Wert derartiger spekulativer Betrachtungen doch noch ein recht fragwürdiger sein dürfte.

Was man von den Caytoniales kennt, sind einige wenige Formen (*Caytonia Sewardi*, *Grithorpha Nathorsti*); diesen zwei Formen stehen die vielen Zehntausende rezenter Angiospermen gegenüber; so wichtig die Entdeckung der Caytoniales vom allgemein-morphologischen und phylogenetischen Standpunkt aus ist, so unmöglich ist es andererseits, die Fülle der rezenten Angiospermen durch die Brille der zwei bekannten Caytoniales betrachten zu wollen.

Was von diesen Caytoniales bekannt ist, ist folgendes:

Von Megasporophyllen sind zwei einander nahestehende Typen gefunden: *Grithorpha* und *Caytonia*; beide einfach fiedrig verzweigte Blattbildungen, wobei die Fiederabschnitte nicht rein seitlich entspringen, sondern gegen die Oberseite der sie tragenden Rhachis verschoben sind. Die Fiederabschnitte sind in Fruchtknoten ähnliche Behälter, welche die Samenanlagen umschließen, umgebildet. Es sind urnenartige Bildungen, wobei die eine Hälfte des Urnenbecherrandes die Verbindung mit der tragenden Rhachis herstellt, der andere als papillöse Narbe¹ entwickelt ist. Nach dem der Rhachis abgekehrten Teil ist der hier rundliche Urnenbecher völlig abgeschlossen. Seine Epidermisstruktur ist allseits völlig gleich, irgendeine Suture ist nicht zu finden, weswegen THOMAS von einer kupulenartigen Bildung spricht und nicht annimmt, daß es sich — analog den Verhältnissen bei den Fruchtblättern von z. B. *Caltha* — um Verwachsung der Ränder des eingerollten Blattes (bei den *Caytoniales* allerdings richtiger Blattabschnittes) handle. Bei *Caytonia* stehen die orthotropen doppelt-integumentierten Samenanlagen zweireihig längs einer Linie, die von der Ansatzstelle der Fruchtbildung an in dieser gegen die der Ansatzstelle opponierte Narbenpartie zuläuft. Bei der sonst sehr ähnlichen *Grithorpha* scheinen die Samenanlagen über die ganze Innenfläche des Urnenbeckers verteilt zu sein. Würde man die Fruchtbildung, was doch nahe liegt, ableiten von Verhältnissen analog denen der Fruchtbildung der *Polycarpicae*, d. h. daß die Fiederblattabschnitte an den Rändern verwachsen

¹ Vgl. hierzu übrigens das in Fußnote S. 99 Gesagte.

sind, wobei sie allerdings noch in der Mediane umgeschlagen sind, so ist klar, daß die Plazentation bei *Caytonia* als median-laminal, bei *Gristhorpia* als diffus-laminal anzusprechen ist.

Wenn THOMAS von dieser Art von Deutung mehr Abstand nimmt und der oben genannten zuneigt, daß man die Fruchtbildungen als eine der Rhachis zugewandte Becher- (Kupulen-) Bildung ansprechen sollte, so tut er das zweifellos unter dem Eindruck der von ihm entdeckten und *Umkomasia* n. gen. benannten, möglicherweise zu *Dicroidium* gehörigen *Pteridospermen*-Megafruktifikation aus dem oberen Keuper (Molteno Beds) von Natal. Hier handelt es sich im ganzen um ein wedelartiges, mehrfach fiederig verzweigtes Megasporophyll, dessen Fiederabschnitte becherartig umgebildet sind. Dabei ist der Becher ähnlich wie die Fruchtbildung der *Caytoniales* in sich umgewandt und reicht fast bis zur Mikropylarregion der eingeschlossenen Samenanlage hinauf. Eine als Narbe zu deutende Partie, die dem Stielchen der sonst wie bei den *Caytoniales* anatrop umgewandten Cupula opponiert stand, ist hier nicht ausgebildet. Immerhin liegt der Vergleich mit *Caytonia* und *Gristhorpia* sehr nahe, um so mehr, wenn es sich herausstellen würde, daß mehr als eine Samenanlage in der Cupula eingeschlossen ist¹.

Die Reihe, die sich nach des Referenten Ansicht dann ergäbe, wäre: a) eine Samenanlage, von Cupula umgeben (Samenanlage und Cupula orthotrop): z. B. Megafruktifikation von *Lyginodendron* u. a.; b) eine Samenanlage von Cupula, umgeben, letztere anatrop: *Umkomasia*; c) mehrere, wie in einem Sorus zusammenstehende, orthotrope Samenanlagen von einer orthotropen Cupula umgeben, *hypothetisch*; d) mehrere Samenanlagen, von anatroper Cupula umgeben: *Umkomasia*? e) mehrere Samenanlagen, von anatroper Cupula umgeben; Samenanlagen an den Wänden der Cupula diffus verstreut, freier Außenrandteil der Cupula als Narbe ausgebildet: *Gristhorpia*; f) wie bei e, aber die Samenanlagen längs der Mediane der Cupula in zwei Reihen inseriert: *Caytonia*.

Es leuchtet ein, daß diese an sich klare Reihe zwar zu einer Art von Angiospermen führt, aber nicht anschließt an die Vorstellungen, die man vom Angiospermentyp hat auf Grund des Ausgangs der Betrachtung von Formen, wie den Polycarpicaceae und anschließenden Gruppen.

Was sonst zu den *Caytoniales* gerechnet wird, sind die als *Antholithus Arberi* beschriebene Mikrofruktifikation und die (vegetativen) Blätter der Gattung *Sagenopteris*. In organischem Zusammenhang mit *Caytonia* und *Gristhorpia* sind diese Teile nicht gefunden worden, aber vieles spricht dafür, daß sie dazu gehören.

Die *Sagenopteris*blätter sind gleichfalls einfach gefiedert, allerdings mit Reduktion auf vier Fiederchen und einer Zusammendrängung ähnlich der bei den Blättern von *Marsilia*. Auf Grund der Kutikularstruktur-Ähnlichkeiten ist es naheliegend, daß zu *Gristhorpia Nathorsti* als Blatt *Sagenopteris Phillipsi* gehört, während zu *Caytonia Sewardi* die sog. *Varietas cuneata* von *S. Phillipsi* zu rechnen ist. Die Mikrofruktifikation *Antholithus Arberi* ist bei beiden Gattungen die gleiche: es handelt sich um dreifach fiederig verzweigte Achsenbildungen, wobei an den kurzen Achsen letzter Ordnung in Gruppen zu drei bis sechs die pollenbergenden, viergeflügelten, antherenartigen Bildungen saßen. Die Aufrißstelle scheint in den Tälern zwischen den vier Flügeln gesessen und längs verlaufen zu sein. Der Pollen, der *Pinus*- bzw. *Podocarpus* ähnlich geflügelt war, ist an der Narbe von *Gristhorpia* des öfteren anhaftend gefunden worden. Wie man *Antholithus* allgemein morphologisch

¹ Auch geht aus den bisherigen Untersuchungen von THOMAS nicht mit genügender Sicherheit hervor, ob nicht etwa an der Narbenbildung von *Caytonia* und *Gristhorpia* außer den möglicherweise papillösgearteten Epidermiszellen des Apikalteiles der Frucht noch die vielleicht weit vorgezogenen Mikropylarpartien der einzelnen Samenanlagen beteiligt sind.

deutet, ist nach des Ref. Ansicht eine offene Frage: das Nächstliegende scheint doch zu sein, zu denken an eine wedelartige, mehrfach gefiederte Bildung, wobei die viergeflügelten, gruppenweise zusammenstehenden Pollenbehälter als soral zusammengefaßte Mikrosporangien bzw. Synangien zu deuten wären; THOMAS dagegen nimmt an, daß diese Gruppen jeweils als männliche Blüten anzusprechen seien und glaubt das damit stützen zu können, daß er kleine Hervorragungen an den Achsentellen letzter Ordnung als Perianthreste deutet; das scheint aber sehr gewagt.

V. Pflanzegeographisches.

Hier sei in erster Linie auf das Buch von SEWARD hingewiesen, in welchem in meisterhafter Weise die Pflanzenwelt der vergangenen Erdperioden von den ersten vermuteten und den wirklich nachweisbaren Anfängen an bis in die Jetztzeit unter besonders eingehender Darstellung der pflanzegeographischen Verhältnisse geschildert ist. Ein eingehenderes Referat hierüber liegt nicht im Rahmen dieser Berichte. Von Spezialabhandlungen seien genannt die Veröffentlichungen von HALLE und HARRIS über fossile Floren von Grönland.

An Hand eines reichlichen, wenn auch nur in kleinen Bruchstücken vorliegenden, von den dänischen Expeditionen 1929/30 gesammelten Materials aus verschiedenen Punkten von Ostgrönland konnte HALLE nachweisen, daß hier vom untersten bis zum obersten Oberkarbon, möglicherweise sogar bis ins Perm Pflanzenwuchs analog den Verhältnissen in tieferen Breiten von Europa und von Nordamerika (*Lepidodendron*, *Sigillaria*, *Calamiten*, *Pteridospermen*, *Cordaiten*) vorhanden war. Pflanzegeographisch sind die Feststellungen HALLES von großer Bedeutung, da hiermit zum erstenmal gezeigt ist, daß sich ein südlicheren Breiten ähnlicher paläophytischer Pflanzenwuchs, der bisher aus der Arktis nur für Oberdevon und Unterkarbon bekannt war, noch über die ganze Endphase des jüngeren Paläophytikums, vielleicht bis ins beginnende Mesophytikum hinein erstreckt hat.

Über Aufsammlungen von HARTZ und später von HARRIS aus Schichten teils rätischen, teils liassischen Alters von Ostgrönland (Scorsby Sound, ca. 70° n. Br.) berichtet HARRIS (1, 2). Es handelt sich um Schichten, die sehr reich an Pflanzen der verschiedensten Verwandtschaftskreise sind und ein Licht werfen auf den üppigen Pflanzenwuchs in so hohen Breiten während der genannten Zeit, einen Pflanzenreichtum, der sich kaum von dem Südschwedens oder Frankens zur gleichen Zeit unterscheidet¹. Gefunden wurden: ein *jungermaniales Lebermoos*, ähnlich *Blasia* oder *Blyttia*, und ein *Marchantia verwandtes Lebermoos*; mehrere Arten von *Equisetites* und *Neocalamites*; *Lycostrobis* die letzte große, auch aus Südschweden bekannte *Lycopodiale* von vielleicht *Lepidophyten*verwandtschaft; *Marattiaceen* der Gattungen *Marattiopsis* und *Rhinopteris* n. g., letztere sehr der mitteleuropäischen, z. B. aus dem Keuper von Lunz und Basel bekannten *Asterotheca Meriani* Heer gleichend; von *Leptosporangiaten* Farnen: viele *Osmundaceen*, zum Teil auch mit Fruktifikation, aus den Gattungen *Todites*, *Cladophlebis*, *Stewartiana* n. g. und *Osmundopsis* n. g., letztere Gattung mit Sporangien in soraler (!) Zusammenfassung; *Gleichenites*; die *Matoniaceen* *Lacopteris* in zwei Arten und *Andriantia*; mehrere *Dipteridaceen*: drei *Dietyophyllum*-Arten, die beiden *Thaumatopteris*-Arten; *Clathropteris*; *Hausmannia*; sodann die wohl zu den *Pteridospermen* zu rechnenden Gattungen: *Lepidopteris*, *Ptilozamites*; von *Cycadophyten* *Nitsonia*, *Anthrophyopsis*; die *Bennettitales*: *Anomozamites*, *Wielandiella*, *Pterophyllum*, *Taeniopteris*; die *Ginkgophyten*: *Baiera*, *Czekanouskia* und *Phoenicopsis*; *Podozamites* in sechs Formen, eine Gattung, die bekanntlich eine Mittelstellung zwischen *Cycadeen* und *Koniferen* einnimmt; die *Koniferen*

¹ Eine gute Zusammenstellung der rätischen Pflanzenwelt bei HARRIS (3).

Stachytaxus und *Taxites*; die *Proangiosperme* (*Caytoniales*) *Sagenopteris* mit Fruktifikation.

Über die Forschungsergebnisse an Angiospermen im engeren Sinne möchte Ref. — um den zur Verfügung stehenden Umfang nicht zu sehr zu überschreiten — erst im Band des folgenden Jahres berichten.

Literatur.

CARPENTIER, A.: (1) Bull. Soc. géol. France, 4. sér. 30 (1930). — (2) Ebenda 4. sér. 30 (1930). — (3) Bull. Soc. Sci. natur. de l'Ouest France, Parthenay 1931. — (4) C. R. Acad. Sci. Paris 192, S. 1260 (1931). — CORSIN, P.: Ann. Soc. géol. du Nord 56, S. 25. (1931)

FLORIN, R.: Sv. Vadenskapt Acad. Hdl. 3. Serie, 10. (1931).

GOTHAN, W.: (1) Arb. Inst. Paläobot. u. Petrogr. d. Brennst. Berlin 1, H. 1 u. 2 (1929/31). — (2) 23. Ber. naturwiss. Ges. Chemnitz 1931.

HALLE, T. G.: (1) Fifth internat. Bot. Congress, Report of Proceedings, Cambridge 1930, Palaeobotany, S. 472. — (3) Medd. Om Gronland 85, Nr 1. Kopenhagen 1931. — HARRIS, T. M.: (1) Ebenda 68. Kopenhagen 1926. — (2) Ebenda 85, Nr 2. 1931. — (3) Biol. Rev. 6, Nr 2. Cambridge 1931. — HEMINGWAY, W.: Ann. of Bot. 45 (1931). — HIRMER, M.: (1) Sitzgsber. bayer. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Abt. 1930. — (2) Abh. bayer. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Abt., N. F. 5 (1930). — (3) Fifth internat. Bot. Congress, Report of Proceedings, Cambridge 1930, Palaeobotany, S. 479. 1931. — HOEG, O. A.: Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skriftr. Nr 6. Trondheim 1931.

JONGMANS, W. J.: (1) Jaarverslag over 1929. Geol. Bur. Nederl. Mijgebied te Heerlen. Heerlen 1930. — (2) Fifth internat. Bot. Congress, Report of Proceedings, Cambridge 1930, Palaeobotany, S. 473.

KRÄUSEL, R., u. H. WEYLAND: (1) Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges. 41, Lief. 7 (1929). — (2) Abh. preuß. geol. Landesanst., N. F. H. 131. Berlin 1930.

LANG, W. H.: (1) Trans. roy. Soc. Edinb. 55, Teil 2, Nr 19 (1927). — (2) Phil. Trans. roy. Soc. Lond., Ser. B 219 (1931). — LANG, W. H., u. J. C. COOKSON: Ebenda Ser. B 219 (1930).

MÄGDEFRAU, K.: (1) Beih. Bot. Zbl. 48, Abt. 2, H. 1. (1931) — (2) Ber. deutsch. bot. Ges. 49, H. 6 (1931).

NĚMEJC, F.: Palaeontographica Bohemiae XII. Česká Akad. věd a umění. Prag 1928.

SAHNI, B.: Mem. geol. Surv. India, N. S. 11 (1928/31). — SEWARD: Plant-Life throughout the ages 1931. — STERZEL: Abh. sächs. Akad. 35, 5 (1918).

THOMAS, H. H.: (1) Phil. Trans. roy. Soc. Lond. B 213. (1925) — (2) Ann. of Bot. 45 (1931).

VELENOVSKÝ, J., u. L. VINIČLÁŘ: Flora Cretacea Bohemiae 1—4. Prag 1926/31.

ZALLESKY, M.: (1) Bull. Acad. Sci. l'Urss. 1931, S. 705. — (2) Ebenda S. 715. — (3) Ebenda S. 557. — ZERNDT, J.: (1) Jber. poln. geol. Ges. 6 (1930). — (2) Bull. Acad. pol. Sci. et Lettr., Ser. B 1930. — (3) Ebenda 1930. — (4) Ebenda Ser. A 1931.

6. Systematische und genetische Pflanzengeographie.

Von E. IRMSCHER, Hamburg.

Die grundlegende Aufgabe der systematischen Pflanzengeographie besteht darin, den Bestand der Floren aufzunehmen und dadurch die Verbreitung der Sippen festzustellen. Dies geschieht sowohl durch sippenmonographische Arbeiten wie durch floristische bzw. gebietsmonographische Tätigkeit. Mit dem Versuch, die Verbreitungsgeschichte von Floren oder Sippen aufzuhellen, wird das Gebiet der genetischen Pflanzengeographie betreten.

I. Sippenmonographien.

Die Verbreitung der Equisetumarten und ihre Ausbreitungsgeschichte bespricht SCHAFFNER. Auf Grund der fossilen Funde nimmt Verfasser an, daß die heutigen Formen in Zentralamerika und dem nordwestlichen Südamerika entstanden sind. Bekanntlich fehlt die Gattung auffallenderweise in Australien und Neuseeland.

Für die Gymnospermen ist zunächst eine Arbeit von OSTENFELD und LARSEN über *Larix* zu nennen, in der die geographische Verbreitung der zehn angenommenen Arten ausführlich behandelt und auf acht Karten erläutert wird. Die Verbreitung der fünf kleinasiatischen Kiefernarten hat BERNHARD kartographisch dargestellt (S. 40—41), während dies MARKGRAF (2) für *Pinus Heldreichii* getan hat (S. 252). Für *Gnetum* hat MARKGRAF (1) in seiner Monographie die Verbreitung eingehend geschildert und auf acht Karten vorgeführt. Beachtenswert ist, daß die zwei afrikanischen Arten sich enger an amerikanische anschließen als an asiatische, wodurch diese Gebiete in entsprechender Weise räumlich in Beziehung gesetzt werden.

Als ausführliche Quellen für die geographische Verbreitung von Dikotylen sind zunächst die im „Pflanzenreich“ erschienenen Monographien der Orobanchaceen von BECK-MANNAGETTA, des Tribus *Cryptanthae* der Borriginaceen von BRAND sowie der Sapindaceen (I. Teil) von RADLKOFER zu erwähnen. Auch die in der Berichtszeit erschienenen Bände (19a, 19c) der 2. Auflage der „Natürlichen Pflanzenfamilien“ geben Auskunft über Verbreitung der Familien und Gattungen.

An Gattungsmonographien sind zu nennen die Bearbeitung des amerikanischen Genus *Sidalcea* (Malvac.) durch ROUSH (2 Karten) und

der nordamerikanischen Gattung *Cymopterus* (Umbellif.) nebst verwandten Gattungen durch MATHIAS (6 Karten). Die im gleichen Gebiet beheimatete Gattung *Frasera* (Gentianac.) schildert CARD (1 Karte), die in Europa-Asien beheimatete *Lathraea* (Scrophulariac.) HEINRICHER. Die Verbreitung und Arealentwicklung von der 13 Arten umfassenden Gattung *Jasione* (Campanulac.) bespricht in einer Monographie SCHMEJA (5 Karten). Die Gattung kommt in ganz Europa von Mittelschweden bis zum nördlichsten Afrika vor. Fast alle Arten liegen im Bereich der *J. montana*, die meisten jedoch in dessen südlichem Teile.

Die kartographische Darstellung des Areals steht im Vordergrund bei den durch HANNIG und WINKLER herausgegebenen „Pflanzenarealen“, von denen in der Berichtszeit von der 3. Reihe Heft 1—4 erschienen sind. An Familien werden die Sarraceniaceae, Fouquieriaceae und Batidaceae, an Gattungen *Aureolaria* (Scrophulariaceae) und *Gnetum* behandelt, an Arten *Larrea tridentata* (Zygophyllaceae), *Carnegia gigantea* (Cactaceae), 15 asiatisch-sibirische *Corydalis*-arten (Papaveraceae) sowie eine Anzahl weiter verbreiteter Desmidiaceenarten. Auch einige wichtige Alkaloidrogenpflanzen werden sowohl nach ihrem Ursprungsgebiet, soweit dies feststellbar ist, wie nach ihren heutigen Anbaugebieten dargestellt.

Schließlich sind noch einige gebietsbeschränkte Arbeiten monographischer Natur zu nennen.

Europa. Seine Studien über die Verbreitung der schwedischen Laubmoose setzt MÖLLER mit dem 9. Teil fort, der in sehr eingehender Weise die Grimmiaceengattungen *Hydrogrimmia*, *Coscinodon*, *Schistidium* und *Rhacomitrium* umfaßt (mit quadratierten Kartenschemata für die einzelnen Arten).

BUXBAUM gibt bei Besprechung der Amaryllidaceae und Iridaceae Karten der mitteleuropäischen Areale von *Galanthus*, *Leucojum vernum*, *L. aestivum*, *Narcissus pseudonarcissus*, *N. incomparabilis*, *N. angustifolius*, *N. poeticus* und *N. biflorus*, *Crocus albiflorus*, *C. vernus*, *C. Heuffelianus* und *C. variegatus*. WALTER erwähnt ausführlich sowohl die Geschichte der Ulmenverbreitung im mitteleuropäischen Raum unter Berücksichtigung der pollenanalytischen Forschung als auch die heutigen Areale (2 Karten *Ulmus*, 1 Karte *Celtis*).

Einen Beitrag zur Geschichte einer Art liefert KOZO-POLJANSKI, der das Vorkommen von *Androsace villosa* im europäischen Mittelrußland (Gouv. Woronesch) behandelt. Ein bedeutender Teil des *A. v.*-Areal ist selbst auf dem Höhepunkt der diluvialen Vereisung frei von Gletschern geblieben und liegt in einer nach Norden ins vereiste Gebiet vorstoßenden Zunge (Karten). Nach Verfasser ist die Art als ein Reliktelemt anzusehen, und zwar als ein Oreophyt, der während der Eiszeit unter dem Einfluß des heranrückenden Eises von den Bergen in die Ebenen gedrängt wurde.

Asien. An Monographien ist KRÄNZLINS Bearbeitung der sibirischen Orchideen, HONDAS Werk über die japanischen Gramineen (ausgenommen Bambus) und QUISUMBINGS Revision der Philippinen-Piperaceen zu erwähnen. In gründlicher Weise wird auch die Verbreitung der einzelnen Arten in der Loranthaceenbearbeitung Niederländisch-Indiens durch DANSER berücksichtigt und die Verbreitung der Gattungen (3 Karten) näher erörtert. Danach hat die Ost-West-Wanderung nicht direkt zwischen Borneo-Celebes stattgefunden, sondern lief über die Philippinen und kleinen Sundainseln.

Afrika. Für das afrikanische Gebiet sei die Revision der süd-afrikanischen Rhusarten von SCHONLAND angeführt, durch die unsere Kenntnis von der Verbreitung dieser seit DIELS' bekannter Arbeit über die Sekt. *Gerontogaeae* oft genannten Gattung auf den neuesten Stand gebracht ist.

Amerika. STANDLEY (2—4) gibt eine Aufzählung der Cyperaceen von Zentralamerika und der Rubiaceen von Ekuador sowie Bolivien; LANJOUW bearbeitet die Euphorbiaceen Surinams und geht bei Besprechung der Verbreitungsverhältnisse auch auf die deutlichen Beziehungen der amerikanischen Formen zu afrikanischen ein. Diese prägen sich besonders in solchen Sippen aus, die Afrika und Südamerika ausschließlich eigen sind, wie z. B. *Alchornea* Sekt. *Eualchornea* (Karte 1), *Amanoa* (Karte 2), *Discocarpus*, *Maprounea* (Karte 3). Engere Beziehungen der südamerikanischen Formen zu asiatischen fehlen dagegen. Verfasser zieht zur Erklärung dieser disjunkten Areale die WEGENERSche Theorie heran.

II. Florenkunde.

a) Rezente Flora.

Endemismus. Den Ursprung des Endemismus in der australischen Flora behandelt LAWSON in einer nachgelassenen Arbeit. Zu den besonders endemenreichen Gruppen gehören Myrtaceen und Proteaceen, deren Arten eine große Unfruchtbarkeit der Samen im Vergleich mit der großen Blütenzahl aufweisen. *Banksia serrata*-Blütenstände mit 300—500 Blüten zeigen oft nicht eine einzige reife Frucht oder höchstens 6—10, ausnahmsweise bis 20. Man kann für *Banksia*, *Hakea*, *Petrophila*, *Persoonia* usw. sagen, daß nicht 10% der Früchte reif werden. Diese auffallende Tatsache führte Verfasser zu der Vermutung, daß diese Arten hybriden Ursprungs seien. Die Pollenprüfung zeigte, daß die Sterilität des Pollens tatsächlich sehr groß ist. In diesen Befunden sieht Verfasser eine Stütze für seine Annahme, daß diese Endemen auf dem Wege der Bastardierung entstanden sind. In diesem Zusammenhang kann daran erinnert werden, daß schon von COCKAYNE etwa 50 endemische neuseeländische Arten als Bastarde angesprochen worden sind.

Auch bei den Monimiaceen sind reife Samen ungemein selten. HEILBORN konnte nun bei der amerikanischen Gattung *Siparuna*, die sehr viele progressiv-endemische Arten enthält, Sterilität durch Ovulardegeneration nachweisen, so daß auch hier ein Zusammenhang des Endemismus mit stark ausgeprägter Sterilität vermutbar ist.

Die folgenden Arbeiten zur Florenkunde sollen in regionaler Anordnung behandelt werden.

Europa. Auf Grund einer bereits 1904 von der Dänischen Botanischen Gesellschaft begonnenen pflanzengeographischen Kartierung der höheren Pflanzen in Dänemark stellt JESSEN zunächst die Verbreitung der Papilionaceen in Dänemark dar. Die Areale von 36 Arten werden kartographisch wiedergegeben und im Text ausführliche Erläuterungen über Arealentwicklung und ökologische Verhältnisse geliefert.

Für das deutsche Gebiet ist WANGERINS Schilderung der pflanzengeographischen Verhältnisse der Umgebung von Danzig zu erwähnen. Im Florenverzeichnis sind 896 Arten für das Gebiet aufgezählt. Die Hauptabschnitte behandeln die Verteilung der Arten innerhalb des Gebietes sowie die Verbreitung im übrigen Deutschland, woraus sich schließlich die Gliederung des Gesamtbestandes in einzelne Florenelemente ergibt. Die Arbeit von GROSS-CAMERER, in der die arealmäßigen und ökologischen Beziehungen verschiedener Waldpflanzen zur Formation des Rotbuchenwaldes untersucht werden, ist durch die ausführliche Besprechung und die kartographische Darstellung der Areale einer größeren Anzahl Arten besonders wertvoll (17 Karten). Auch Verfasser kommt zu dem Ergebnis, daß es keine spezifischen Buchenbegleiter gibt. Nur *Veronica montana* zeigte ein mit der Buche annähernd übereinstimmendes Areal. Beachtenswert ist, daß eine Anzahl sonst typischer Laubwaldpflanzen in Rußland und Ostasien häufiger im Nadelwald angetroffen werden.

Die *Adventivflora* deutscher Gebiete wird in zwei umfangreichen Beiträgen behandelt. BONTE liefert ein Verzeichnis von Funden aus dem rheinisch-westfälischen Industriegebiet, die hohe Zahl von 671 Arten enthaltend. SCHEUERMANN gibt ein Verzeichnis von 273 Mittelmeerpflanzen, die er auf den Güterbahnhöfen des rheinisch-westfälischen Industriegebietes fand. Auch die gründliche Studie WEINS über die älteste Einführungs- und Einbürgerungsgeschichte der nordamerikanischen Arten von *Oenothera* ist hier zu nennen (2 Karten).

Dem ozeanischen Element in der Flora der Alpen ist eine Arbeit von GAMS (2) gewidmet, in der er nachweist, daß Vertreter dieses Elementes im Hochgebirge auftreten. Ihre Einwanderung erfolgte postglazial oder interglazial und einige mögen sogar Präglazialrelikte sein. Die Konservierungszentren der tertiären Waldflora zwischen Karpathen und Altai untersucht LAVRENKO. Verfasser nimmt sechs solche Zentren

an, in denen während der Eiszeiten die Wälder an sehr geschützten Stellen sich erhalten und bei gegebenen klimatischen Verhältnissen von hier aus anschließende Gebiete besiedeln konnten.

Von der großen HAYEKschen Balkanflora, nach dem Tode des Verfassers von MARKGRAF herausgegeben, konnte in der Berichtszeit der zweite Band, die Sympetalen enthaltend (1152 Seiten), beendet werden. Entsprechend der nötigen Zusammendrängung des gewaltigen Stoffes ist die Verbreitung nur nach Gebieten namhaft gemacht, die auf einer der ersten Lieferung beigegebenen Karte umrissen sind. Der Schlußband, die Monokotylen enthaltend, soll in den folgenden zwei Jahren erscheinen.

Als Ergebnis der ungemein rührigen Tätigkeit der bulgarischen Botaniker ist zunächst eine Analyse des Reliktenelementes in der Flora der Balkanhalbinsel von STOJANOFF zu nennen. In diesem Gebiet herrschte im Quartär nur eine geringe Vergletscherung, die nicht unter 2100 m herabging. Daher haben sich hier im Gegensatz zu Mitteleuropa Pflanzengesellschaften die Eiszeit hindurch erhalten, die als direkte Überreste der tertiären Vegetation aufgefaßt werden können. Beispiele für diese Tertiärreste sind die monotypische Gesneraceengattung *Haberlea* (Karte) sowie die aussterbende Reliktart *Astragalus physocalyx*, die heute lebend nur noch in einem kultivierten Exemplar bekannt ist. Mit der beschränkten Verbreitungsfähigkeit dieser meist regressiven oder biologisch konservativen Elemente hängt eng zusammen, daß sie sich nur in ihrem teilweise allmählich eingeengten Areal erhalten haben. Dadurch wird eine Einteilung der Balkanhalbinsel in vier Reliktbezirke (Karte) möglich, die durch Pflanzenlisten näher gekennzeichnet werden.

STEFANOFF und JORDANOFF (1) geben eine topographische Flora von Bulgarien (Farne und Blütenpflanzen) in Gestalt einer großen 141 Seiten umfassenden Tabelle, die einen guten Überblick über diese Flora ermöglicht. Die gleichen Autoren (2) beschreiben ferner nach eigenen Aufnahmen die Moorvegetation der Westrhodopen (Dospadgebirge) und erörtern deren Beziehung zu den Moortypen Europas. Die Zusammensetzung der Blütenpflanzenvegetation dieser Moore ist stark abweichend von jener mittel- und nordeuropäischer Moore, da ein großer Teil der für diese bezeichnenden Arten fehlen. Dagegen enthalten die Artlisten der Rhodopemoore eine große Anzahl Oreophyten oder sog. „boreale“ Arten, die nun von den Verfassern als Relikte angesehen werden, da sie eine ganze Reihe von lokal verbreiteten Paläoendemiten einschließen, z. B. *Geum rhodopeum*, *Veronica rhodopea*, *Viola rhodopea*, *Cardamine rivularis*, *Oenanthe meoides*, *Crocus veluchensis* und *Bruckenthalia spiculifolia*. Die Anwesenheit dieser Arten kann nach den Verfassern als unumstößlicher Beweis für die alte Herkunft dieser Moorvegetation und gegen eine neuere Einwanderung angesehen werden.

Die Hochgebirgsvegetation des mittleren Ural, die hier in 1100 bis 1500 m Höhe aus arktisch-alpinen Formen besteht, behandelt IGOŠINA.

Asien. TOLMATSCHEW (russ.) schreibt über die Herkunft der Flora der Inseln Waigatsch und Nowaja Semlja, wobei auf 11 Karten die eurasischen Areale von *Draba hirta*, *Senecio frigidus*, *Parrya nudicaulis*, *Lloydia serotina*, *Pedicularis Oederi*, *Cassiope hypnoides*, *Alsine macrocarpa*, *Hesperis Pallasii*, *Potentilla pulchella*, *Poa abbreviata* und *Taraxacum platylepium* dargestellt sind. Besonders wertvoll für die Verbreitung der nordostasiatischen Pflanzen ist die ausführliche und gründliche Flora Kamtschatkas und benachbarter Inseln von HULTÉN, die mit dem vierten Teil abgeschlossen vorliegt. Von sämtlichen 790 Arten werden ebenso viele Verbreitungskarten für das genannte Gebiet gegeben. Eine pflanzengeographische Schilderung des Petschora-ales lieferte SAMBUK (russ. m. deutsch. Zsf.). Das von Süd nach Nord verlaufende Tal wird in drei Unterzonen geteilt und nach dem Verfasser entsprechen die Festlandzonen den Talunterzonen nicht; die Zonen sind im Tale nördlich vorgeschoben. KRYLOW setzt seine westsibirische Flora fort (1) und gibt eine statistische Übersicht der alpinen Flora des Altai (2). Die untere Grenze der alpinen Zone schwankt stark von 1100 bis 2400 m, die obere von 2400 bis 3000 m. Von den 460 höheren Pflanzen dieser Zone sind 297 als charakteristisch anzusehen. Letztere sind tabellarisch zusammengestellt, wobei die geographischen Elemente und die besiedelten Zonen angegeben werden.

Eine ausführliche Studie von EIG ist der Flora von Palästina gewidmet, in der diese auf ihre Elemente untersucht wird. Die Analyse der Flora führt zur Feststellung von Elementgruppen (saharo-sindisches E., irano-turanisches E., mediterranes E., eurosibirisch-nordamerikanisches E. und sudanisch-indisches E.), auf Grund deren dann eine Einteilung der Gebiete in entsprechende Regionen vorgenommen wird (Karte S. 188).

Die Kenntnis der Pflanzenverbreitung in China ist in neuester Zeit besonders durch die großen Sammlungen HANDEL-MAZZETTIS gefördert worden, die in den von ihm herausgegebenen *Symbolae sinicae* bearbeitet werden. In der Berichtszeit erschien von HANDEL-MAZZETTI (1) die zweite Lieferung der Blütenpflanzen (Euphorbiac. bis Pittosporac.) sowie die Bearbeitung der Flechten, die von ZAHLBRUCKNER durch Berücksichtigung auch der früheren Funde zu einer Flechtenflora Chinas ausgebaut worden ist (430 Arten). Ferner hat HANDEL-MAZZETTI (2) auf Grund seiner genauen Kenntnis der Landesflora die pflanzengeographische Einteilung Chinas erörtert. Verfasser unterscheidet im eigentlichen China acht untereinander wesentlich verschiedene Florengebiete, die er schon in KARSTEN-SCHENCK auf einem Kärtchen dargestellt hat.

Die große französische von LECOMTE herausgegebene Flora von Indochina ist um die Familien der Betulaceen, Salicaceen, Ceratophyllaceen, Koniferen und Gnetaceen gefördert worden. Aus dem tropisch-asiatischen Gebiet ist noch GAMBLES Flora von Madras zu erwähnen, deren 9. Teil Monokotylen enthält, und CRAIBS Flora von Siam, von der die Rosaceen bis Cornaceen erschienen sind.

In der Berichtszeit setzt LAUTERBACH seine teilweise auf eigene Forschungen begründete Schilderung der Pflanzendecke des nordöstlichen Neu-Guineas fort. Es wird das Gebiet des Gogol- und Nuruflusses sowie des Ramuflusses und dann das Bismarckgebirge, das bis 4500 m ansteigt, behandelt.

SKOTTSBERG stellt die artarme, zum größten Teil endemische alpine Flora der Vulkane *Hawais* zusammen und gliedert sie nach geographischen Elementen. Betreffs Herkunft dieser Flora kommt er zu der Annahme, daß sie der Rest einer alten hawaiischen Stammflora ist. Eine überseeische neuere Besiedelung wird für sie abgelehnt.

Amerika. Im Rahmen der schon seit vielen Jahren laufenden *North American Flora* erschienen Teile der Poaceen und Cyperaceen sowie die Bearbeitungen der Krameriaceen und Caesalpiniaceen. STANDLEY (I, 5) stellte die Flora von Yucatan sowie des Lanzetillatales in Honduras zusammen. Die Beziehungen der nordostamerikanischen Flora zu den Floren der übrigen Erdteile bespricht FERNALD und gibt für zahlreiche disjunkte Sippen Verbreitungskarten. Die floristische Einteilung Brasiliens behandelt kurz SAMPAIO; er unterscheidet die amazonische Provinz (Hylaea) und die extraamazonische oder Flora Geral. Die erste wird in 3 Zonen, die zweite in 5 Zonen aufgeteilt (Karte).

Afrika. Für dieses Gebiet sei zunächst auf die große Arbeit über die marine Vegetation der Azoren von SCHMIDT hingewiesen, die ein Verzeichnis der Meeresalgen mit genauer Angabe der Verbreitung, eine Schilderung der marinen Formationen und Assoziationen und eine ausführliche Besprechung der algengeographischen Stellung der Azoren enthält.

Von dem wichtigsten Quellenwerke für die Verbreitung der zentralafrikanischen Flora, der *Flora of tropical Africa*, erschien ein Teil der ausführlichen Gramineenbearbeitung durch STAPF und HUBBARD, von der viel kürzer abgefaßten Flora des westlichen tropischen Afrika von HUTCHINSON und DALZIEL der erste Teil des zweiten Bandes und von der PETERSCHEN Flora von Deutsch-Ostafrika zwei Lieferungen, ebenfalls Gramineen enthaltend. Ferner ist eine größere Arbeit von COOPER und RECORD über die immergrünen Wälder Liberias anzuführen.

Schließlich sind noch zur geographischen Verbreitung der *Nutzpflanzen* einige Beiträge zu nennen. CHENEY gibt eine Aufzählung amerikanischer Pfeilgift liefernder Pflanzen und trägt ihr Vorkommen mit Ziffern in 3 Karten ein. VAVILOW untersucht das Herkunftsgebiet

für die Kulturpflanzen der neuen Welt und findet es in Mexiko und Zentralamerika (Karte Abb. 35). Eine ausführliche englische Zusammenfassung (S. 179—199) ist für diese Arbeit hervorzuheben. Die Ausbreitungsgeschichte sowie das Vorkommen der Wildformen der Luzerne behandelt KLINKOWSKI (2 Karten).

b) Fossile Flora.

GOTHAN schildert die pflanzengeographischen Verhältnisse am Ende des *Paläozoikums* und unterscheidet zu dieser Zeit auf der Erde drei Florengebiete.

Kreide. Die oberen Kreideflore von Alaska hat HOLLICK bearbeitet. Die Aufsammlungen stammen aus dem unteren Yukontal und von der Alaskahalbinsel. Im ganzen werden 235 Spezies beschrieben (47 Gymnospermen und 173 Angiospermen). Bemerkenswert ist das nördliche Vorkommen von Resten älterer Sippen wie *Nielssonia*, *Sagenopteris*, *Podozamites* und *Ginkgo* in Gemeinschaft mit Angiospermenformen. *Ginkgo* (9 Arten) ist viel häufiger als sonst in einer Kreideflora. Unter den Angiospermen befinden sich eine große Anzahl jener Formen unbekannter Stellung, die sich an *Credneria* anschließen, dann Typen wie *Populus*, *Betula*, *Alnus*, *Platanus* und *Acer*, aber auch uns heute als subtropisch oder tropisch bekannte Gattungen wie *Ficus*, *Cinnamomum*, *Sapindus*, *Paullinia* und *Sterculia*. Verfasser schließt deshalb auf klimatische Bedingungen, wie sie heute im nördlichen Mexiko und südlichen Japan zu finden sind.

Tertiär. In einer nachgelassenen Arbeit liefert KNOWLTON eine ausführliche Bearbeitung der pflanzlichen Reste aus der Denverformation Kolorados und einiger ihr zugerechneter Schichten. Ihr Alter ist lange umstritten worden; teils ist sie zur obersten Kreide, teils schon zum Eozän gerechnet worden. Sie folgt auf die zur oberen Kreide gerechneten Laramieschichten. Die Denverflora hat nur 9 Arten mit der Laramieflora gemeinsam. Viel stärker sind die Bindungen mit der eozänen Raton- und Wilcoxfloren, so daß Verfasser die Denverflora mit diesen für annähernd gleichaltrig hält. Die Denverflora enthält noch verhältnismäßig reichlich Farne und Palmenreste, vor allem in Blattresten. Das Florenspektrum läßt nach Verfasser auf ein reichlich feuchtes und warmtemperiertes oder subtropisches Klima schließen.

Von der eozänen, in den Südoststaaten der Union gefundenen Wilcoxfloren, die BERRY bereits 1916 ausführlich beschrieben hat, gibt er auf Grund neuerer Aufsammlungen eine Revision. Diese Flora gehört zu den reichsten bekannten Tertiärfloren; enthält sie doch jetzt 100 Gattungen mit 543 Arten. Das floristische Spektrum, in dem von Blütenpflanzen die Laurac., Leguminosen, Morac., Rhamnac., Sapindac., Sapotac., Anacardiace., Myrtac., Combretac., Juglandac., Sterculiac.,

Araliac., Apocynac. und Celastrac. am artenreichsten sind, zeigt als wichtigstes Merkmal eine starke Abweichung von dem der Oberkreide. Nicht weniger als 83 Gattungen enthält die Wilcoxflora, die in den bisher bekannten Kreidefloraen noch nicht auftreten, woraus die stark vorgeschrittene morphologische Differenzierung des Angiospermenstoffes und damit die starke Wandlung im Florenbild hervorgeht. Verfasser kommt zu dem Schluß, daß es damals im fraglichen Gebiet wärmer und feuchter als heute gewesen sein muß.

ZABLOCKI faßt die Ergebnisse zusammen, die die Bestimmung der fossilen Reste aus dem miozänen Salzlager von Wieliczka ergeben hat. Da es sich hier fast nur um recht gut erhaltene Früchte und Samen handelt, ist dies Material eine wertvolle Ergänzung zu den bekannten Blattfunden des Miozäns. Die bestimmbareren Arten lassen sich nach ihrer Verwandtschaft in 4 Gruppen bringen, und zwar haben 12 (z. B. aus den Gattungen *Taxodium*, *Sequoia*, *Libocedrus*, *Pinus*, *Fagus*, *Carya*, *Liquidambar*, *Magnolia*) nordamerikanische Beziehungen, 6 (z. B. aus den Gattungen *Tetraclinis*, *Carpinus*, *Pterocarya*, *Aesculus*, *Olea*) südeuropäische, 9 (z. B. aus den Gattungen *Chamaecyparis*, *Castanopsis*, *Juglans*, *Engelhardtia*, *Pterostyrax*) ostasiatische, und nur von 2 (*Pinus* und *Alnus*) wachsen die Verwandten im heutigen Bereich der Flora. Es zeigt sich also auch durch diese Reste deutlich, wie vielfältig im Gegensatz zu heute die damalige europäische Flora zusammengesetzt war, für die vom Verfasser ein dem heutigen Mittelmeerklima entsprechendes angenommen wird.

Diluvium. Eine sehr nützliche Zusammenstellung der neuesten pollenanalytischen Funde aus dem europäischen Diluvium und ihre Anwendung auf dessen Gliederung verdanken wir GAMS (1). Die Arbeit bringt außer einigen Karten vor allem die Wiedergabe von 43 Pollendiagrammen, die Verfasser alle nach einheitlicher Darstellung neu gezeichnet hat, um einen sofortigen Vergleich zu ermöglichen. Verfasser rechnet die Günz-, Mindel- und Präißeiszeit noch zum Pliozän. Auf Riß I bis Würm III (nach SOERGEL) fällt die Elster-, Saale-, Warthe- und Weichseiszeit sowie das Finiglazial.

Die Flora des ältesten Interglazials von Polen (Hamarnia) bespricht SZAFER. Sie besteht aus Resten von 9 Land-, 26 Sumpf- und 11 Wasserpflanzen. Unter den Bäumen war die Lärche (*Larix polonica*) herrschend, und zwar in einem Reichtum wie noch in keiner europäischen Diluvialflora. Die Pollenanalyse gab weitere Aufschlüsse und erlaubt auch eine Gliederung mehrerer Perioden. Dieses Sandomirien genannte Interglazial entspricht den als Cromerien bezeichneten Schichten im übrigen Europa.

Pflanzenreste aus glazialen und postglazialen Schichten des Ruhrgebietes machte WEBER bekannt, und über die diluviale Flora der Schwäbischen Alb berichtet BERTSCH (1). Es ergab sich, daß in der

zweiten Hälfte des Diluviums schon die Bäume der heutigen mitteleuropäischen Flora auf der Schwäbischen Alb lebten.

Alluvium. Besonders zahlreich sind die Arbeiten, die sich mit der Erforschung der nacheiszeitlichen Florengeschichte mit Hilfe der Pollenanalyse befassen, so daß nur eine Auswahl der wichtigsten erreichbaren genannt werden kann. Als Ausgangspunkt der Besprechung wählen wir die zusammenfassenden Arbeiten von GROSS und RUDOLPH. GROSS beleuchtet das Problem der nacheiszeitlichen Klima- und Florentwicklung in Nord- und Mitteleuropa auf Grund der verschiedenen zuständigen Methoden. Seine Untersuchung gipfelt in dem Ergebnis, daß das BLYTT-SERNANDERSche Schema, wonach auf das Atlantikum wieder eine „Subboreal“ genannte warme kontinentale Trockenperiode folgte, nicht zutreffend ist. Auch die Zweiteilung des Hochmoortorfes durch den Grenzhorizont, der vor allem in Skandinavien, Nordwestdeutschland und den mitteleuropäischen Gebirgen auftritt, kommt als Stütze für die Annahme einer solchen Periode nicht in Frage. Nach Verfasser gab es also nur ein postglaziales Wärmemaximum, worauf die Klimaverschlechterung allmählich einsetzte und sicher unter mannigfachen und örtlich verschiedenartigen Oszillationen zu dem heutigen Zustand führte.

RUDOLPH behandelt mit Hilfe der bisherigen Ergebnisse der Pollenanalyse die nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas. Im Gegensatz zur Moorstratigraphie zeigt der Ablauf der Waldgeschichte in den verschiedenen Gebieten Mitteleuropas recht gute Übereinstimmung, die in der gemeinsamen Grundsukzession Kiefer und Birke — Hasel — Eichenmischwald — Buche zum Ausdruck kommt. Verfasser vertritt die Ansicht, daß alle unsere bestandsbildenden Waldbäume spätestens bis zur Haselperiode schon in Mitteleuropa, und zwar in weiter, zerstreuter Verbreitung ansässig waren. Er spricht daher jetzt nicht mehr von Einwanderungs-, sondern von Ausbreitungsfolge, die in erster Linie durch Klimawandel bestimmt ist. Dementsprechend herrschte zunächst ein kälteres Birken- (Kiefern-) Klima, auf das ein warmkontinentales Eichenklima und dann ein mehr atlantisches Buchenklima folgte. Wichtig ist, daß das BLYTT-SERNANDERSche Schema in der Entwicklung der Wälder keinen Ausdruck gefunden hat. Die Wiedergabe zahlreicher Diagramme und von sechs für die verschiedenen Phasen entworfenen Karten ermöglichen eine gute Übersicht des bisher Erforschten.

Das gleiche Thema, die postarktische Geschichte der europäischen Wälder nach den Pollendiagrammen, behandelt auch v. Post, wobei auf Karten u. a. die Verbreitung der Hasel und das Auftreten von *Fagus*, *Carpinus*, *Abies* und *Picea* nach Beginn der Klimaverschlechterung sowie durch Diagramme die Schwankungen im Auftreten von *Pinus*, *Picea* und *Betula* dargestellt sind. ERDTMAN versucht die verschiedene Häufigkeit des Haselpollens in verschiedenen Schichten statt durch ein

entsprechendes Vorkommen der Hasel durch Verschiedenheiten in den Erhaltungsbedingungen zu erklären. Danach wäre etwa im Boreal des östlichen Europa der Pollen zerstört worden, und erst das atlantische Klima der Folgezeit hätte die Erhaltungsmöglichkeit gegeben.

Daß der WEBERSche Grenzhorizont, der bekanntlich den Hochmoortorf in eine ältere und jüngere voneinander recht verschiedene Schicht teilt, sich im Pollendiagramm in keiner Weise widerspiegelt, stellt auch SCHRÖDER (1, 2) fest. Er berücksichtigte bei seiner Untersuchung der Worpstedter Moore auch den Ericaceenpollen und fand die wichtige Tatsache, daß der ältere Moostorf (also der unterhalb des Grenzhorizontes) nicht nur viel reicher an Ericaceenpollen, sondern auch reicher an sonstigen Ericaceenresten und Wollgras als der jüngere ist. Der Verlauf der Pollenkurven widerspricht einer Unterbrechung des Moorbwachstums im Grenzhorizont. „Ein spurloseres Übergleiten der Kurven vom älteren zum jüngeren Moostorf ist nicht denkbar“ (SCHRÖDER [2] S. 28). Verfasser schließt daraus, daß die subatlantische Klimaverschlechterung schon vor dem Grenzhorizont eingesetzt haben muß. Die Zweiteilung des Hochmoortorfes entspricht zwei Entstehungsweisen; in der einen wurde die Moorbildung immer wieder durch Trockenphasen unterbrochen, in der anderen geschah dieses nur ausnahmsweise. Der Grenzhorizont kennzeichnet die letzte Trockenphase und stellt das Ende des Subboreals dar. Das Ganze spielte sich im Rahmen einer kontinuierlichen Klimaverschlechterung in bezug auf Wärme und Feuchtigkeit ab. Beobachtungen über Pollenregen auf ostholsteinischen Seen und deren Bedeutung für die Auswertung pollenanalytischer Ergebnisse teilt WASMUND mit und zeigt, wie Pollendrifterscheinungen in den Diagrammen des Postglazials zum Ausdruck kommen können.

Sehr gründliche Untersuchungen nordwestdeutscher Moore im Niederwesergebiet veröffentlichten OVERBECK und SCHMITZ unter Beigabe zahlreicher Pollendiagramme. Das Ergebnis für die Waldgeschichte wird auf fünf übersichtlichen Waldkarten dargestellt. Bei der Pollenanalyse wurden auch die Ericaceen berücksichtigt und daran anknüpfend die Callunaheide besprochen. Es scheint, daß in Nähe der Küste die Heideflächen wesentlich älter sind als im Binnenland. Sehr beachtenswert sind auch die Ausführungen über die postglaziale Küstenbewegung, die sich im Gebiet als Küstensenkung auswirkte.

ZOTZ zeigt, wie auch bei der Arbeit der Prähistoriker wichtige Hinweise auf die vorgeschichtliche Flora sich ergeben können. Aus dem Aufbau bronzezeitlicher Grabhügel ergab sich, daß in der Umgebung von Soltau (Zentralheide) um das Jahr 1000 v. Chr. herum Heide nicht sehr verbreitet gewesen sein kann, während bei Groß-Varlingen (in Nähe des Steinhuder Meeres) sicher schon zur älteren Bronzezeit Heide das Landschaftsbild bestimmte. Eine Lücke füllt die pollenanalytische

Untersuchung märkischer Moore (z. B. Plagefenn, Grunewaldmoor, Rotes Luch) durch HEIN aus. Eine größere Trockenheit und Wärme ist für das Subboreal nicht nachzuweisen; auch fehlt ein Grenzhorizont. Verfasser sieht im Subboreal den Schluß des Atlantikums bzw. einer Übergangsperiode von diesem zum Subatlantikum, da ja die Ausbreitung der Buche in diesen trockeneren Zeitabschnitt fällt.

Die Waldgeschichte Westfalens schildert BUDDÉ. Es fand sich im wesentlichen die für Mitteleuropa allgemein gültige Gehölzfolge Birke-Weide, Kiefer-Birke, Kiefer-Hasel, Eichenmischwald und Buche. Beiträge zur Waldgeschichte des westlichen Harzvorlandes lieferte WITT durch Untersuchung zweier Moore. Die Pollendiagramme wichen vor allem in den Buchenwerten voneinander ab, was auf starke lokale Verschiedenheiten schließen läßt. Ein Grenzhorizont im Sinne WEBERS wurde nicht festgestellt.

Auf Grund der Untersuchung von neun Mooren entwirft BERTSCH (2) ein Bild der Waldgeschichte Württembergs. Es ergibt sich, daß die Baumfolge der Nacheiszeit fast im ganzen Lande die gleiche gewesen ist. Zuerst herrscht die Kiefer, dann folgt die Hasel, hierauf Eichenmischwald (Eiche, Ulme und Linde) und endlich die Buche, also die übliche Baumfolge des Flachlandes und der niederen Bergregion. Allerdings weichen die Anfänge der Pollendiagramme vielfach voneinander ab. Außer örtlichen Gründen zieht Verfasser dafür auch regionale Unterschiede heran. Namentlich in den oberschwäbischen Mooren geht dem Kieferngipfel ein Birkengipfel und diesem ein Bergkieferngipfel voran. Verfasser schließt daraus, daß die Moore mit verkürztem Diagramm in der Zeit des fehlenden Diagrammabschnittes noch unter dem Eis des Würmgletschers begraben waren. Die Temperaturkurve steigt von der Eiszeit bis zum Haselgipfel und fällt von hier bis zur Gegenwart allmählich wieder ab. Die Nacheiszeit zerfällt also nach Verfasser in eine Zeit mit trocken-warmem Kontinentalklima und in eine solche mit gemäßigtem Seeklima, eine Auffassung, die im Gegensatz zum BLYTT-SERNANDERSchen Schema steht und heute immer mehr an Boden zu gewinnen scheint.

Hier muß auch auf die paläobotanische Monographie desselben Verfassers vom Federseeried (BERTSCH [3]) hingewiesen werden, das ja seit langem durch seine reichen vorgeschichtlichen Funde Berühmtheit erlangt hat. Verfasser untersucht zahlreiche Profile, vor allem für die Orte vorgeschichtlicher Siedelungen und Fundstellen, die stratigraphisch und nach ihren Pollendiagrammen geschildert werden und durch diese wertvolle Hinweise für die Altersbestimmung liefern. Die Liste der gefundenen fossilen Pflanzenreste umfaßt 249 Arten. Das Durchschnittsdiagramm ergibt die Herrschaft der Kiefer und Birke im Paläolithikum, von Hasel im Mesolithikum, vom Eichenmischwald im Neolithikum, der Buche in der Bronze- und Eisenzeit und der Fichte

in der neueren Waldbauzeit. Der gesamte Ablauf verteilt sich auf etwa 20000 Jahre. In der Klimafrage vertritt Verfasser den gleichen Standpunkt wie in der vorerwähnten Arbeit.

Die Ergebnisse der pollenanalytischen Untersuchungen von FISCHER und LORENZ in Mooren der westlichen Dolomiten sind für die Waldgeschichte der Südostalpen wichtig. Sie fanden, daß die Wiederbesiedelung der Alpen von Süden her wesentlich anders als im Norden verlaufen ist. In hohen Lagen fällt das frühe Auftreten der Fichte auf, während in tieferen die Kiefer dauernd den Vorrang behält.

Über pollenanalytische Forschungen im zentralfranzösischen Bergland berichtet FIRBAS. Aus den Profilen eines Moores der Süddevennen ergab sich der bemerkenswerte Befund, daß die Buchenzone im Spätglazial und Postglazial den Süddevennen vollständig gefehlt hat und erst später eingewandert ist. Danach scheint sich die Eiszeit auch im Gebiet des unteren Rhonetals stark ausgewirkt und kein Überdauern von mitteleuropäischen Waldbäumen zugelassen zu haben. Auch für die Auvergne weist Verfasser nach, daß Tanne und Buche während der Eichenmischwaldzeit noch nicht vorhanden waren und ihr spätes Auftreten auf verspätete Einwanderung zurückzuführen ist.

THOMASCHESKI untersuchte das Moor „Die sieben Seen“ an der Westgrenze Pomerellens bei Suleczyno, wobei er einen Grenzhorizont feststellen konnte. In anderen Mooren Pomerellens hat Verfasser ihn nicht gefunden. Charakteristisch für Pomerellen ist die Carpinusperiode im subatlantischen Abschnitt.

Literatur.

- BECK-MANNAGETTA, G.: Pflanzenreich H. 96, 348 S. (1930). — BERNHARD: Mitt. dtsh. dendrol. Ges. 43, 29—50 (1931). — BERRY, E. W.: U. S. Geol. Surv. Prof. Paper 156, 144 S. (1930). — BERTSCH, K.: (1) Ber. dtsh. bot. Ges. 48, 365—373 (1930). — (2) Veröff. Staatl. Stelle f. Naturschutz Stuttgart H. 7, 127—155 (1931). — (3) Bibliotheca botanica H. 103, 126 S. (1931). — BONTE, L.: Verh. naturhist. Ver. preuß. Rheinl. u. Westf. 86, 141—255 (1930). — BRAND, A.: Pflanzenreich H. 97, 236 S. (1931). — BUDDE, H.: Abh. Westf. Prov.-Mus. Naturkde 2, 17—26 (1931). — BUXBAUM, F. in: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Lfg. 37, 719—800; 40, 801—819 (1930/31).
- CARD, H. H.: Ann. Missouri bot. Gard. 18, 245—282 (1931). — CHENEY, R. H.: Amer. J. Bot. 18, 136—145 (1930). — COOPER, G. P., u. J. S. RECORD: Bull. Yale School Forestry 31, XI u. 153 S. (1931). — CRAIB, W. G.: Florae Siamensis enumeratio. 1, 4; Rosaceae-Cornaceae. S. 563—809. London 1931.
- DANSER, B. H.: Bull. Jard. bot. Buitenzorg, Sér. III, 9, 233—519 (1931).
- EIG, A.: Rep. spec. nov. Beih. 63, 201 S. (1931). — ERDTMAN, G.: J. Ecology 19, 158—163 (1931).
- FERNALD, M. L.: Contrib. Gray Herbar. Harvard Univ. Nr. 93, 25—63 (1931). — FIRBAS, F.: Planta (Berl.) 13, 643—664 (1931). — FISCHER, O., u. A. LORENZ: Z. Bot. 24, 186—197 (1931).
- GAMBLE, J. S.: Flora of the Presidency of Madras. P. 9. Commelinaceae to Cyperaceae, S. 1533—1687. London 1931. — GAMS, H.: (1) Z. Gletscherkde 18, 279 bis 336 (1930). — (2) Jb. Ver. z. Schutze Alpenpfl. 3, 7—23 (1931). — GOTHAN, W.:

Bot. Jb. 63, 353—367 (1930). — GROSS, H.: Beih. Bot. Zbl. 47, Abt. 2, 1—110 (1930). — GROSS-CAMERER, H.: Rep. spec. nov. Beih. 64, 179 S. (1931).

HANDEL-MAZZETTI, H.: (1) Anthophyta, 2. Lfg. In: Symbolae Sinicae 7, 211—450 (1931). — (2) Bot. Jb. 64, 309—323 (1931). — HAYEK, A.: Rep. spec. nov. Beih. 30, 2, 1—1152 (1928/31). — HEILBORN, O.: Sv. bot. Tidskr. 25, 202—228 (1931). — HEIN, L.: Verh. bot. Ver. Prov. Brandenb. 73, 5—83 (1931). — HEINRICH, E.: Monographie der Gattung Lathraea, 151 S. Jena 1931. — HOLLICK, A.: U. S. Geol. Surv. Prof. Paper 159, 116 S. (1930). — HONDA, M.: J. Fac. Sc. Imp. Univ. Tokyo, Sect. III, 3, 1—484 (1930). — HULTÉN, E.: Flora of Kamtchatka and the adjacent islands. IV. K. Sv. Vet. Ak. Handl. 8, Nr. 2, 358 S. (1930). — HUTCHINSON, J., u. J. M. DALZIEL: Flora of West Tropical Africa. 2¹, 1—292. London 1931.

JESSEN, K.: Mém. Ac. roy. Sc. et Lettr. de Danemark, Sect. d. Sc., 9. Sér., 3, Nr. 2, 78 S. (1931). — IGOŠINA, K.: Ž. russk. bot. Obšč. 16, 3—69, dtsh. Zfs. 25—65 (1931).

KARSTEN-SCHENCK: Vegetationsbilder. 17. Reihe, H. 7/8 (1927). — KLIN-KOWSKI, M.: Rep. spec. nov. Beih. 62, 82—88 (1931). — KNOWLTON, F. H.: U. S. Geol. Surv. Prof. Paper 155, 135 S. (1930). — KOZO-POLJANSKI, B. M.: Bot. Jb. 64, 17—47 (1931). — KRÄNZLIN, F.: Rep. spec. nov. Beih. 65, 103 S. (1931). — KRYLOW, P.: (1) Flora Sibiriae Occidentalis. Aizoaceae-Berberidaceae. 5, 981—1227 (russisch). Tomsk 1931. — (2) Bot. Arch. 31, 267—311 (1931).

LANJOUW, J.: The Euphorbiaceae of Surinam. Proefschr. 195 S. Amsterdam 1931. — LAUTERBACH, C.: Bot. Jb. 63, 419—476 (1930). — LAVRENKO, E.: Ž. russk. bot. Obšč. 15, 357—363; franz. Ref. 363 (1930). — LAWSON, A. A.: Proc. Linnæan Soc. N. S. Wales 55, 371—380 (1930). — LECOMTE, H.: Flore générale de l'Indo-Chine 5, Fasc. 10, 1029—1106. Paris 1931.

MARKGRAF, F.: (1) Bull. Jard. bot. Buitenzorg, Sér. III, 10, 407—511 (1930). — (2) Mitt. dtsh. dendrol. Ges. 43, 250—255 (1931). — MATHIAS, M. E.: Ann. Missouri bot. Gard. 17, 213—476 (1931). — MÖLLER, H.: Ark. f. Bot. 24, Nr. 2, 177 S. (1931).

North American Flora. Poaceae 17, 289—354 (1931); Cyperaceae 18, 1 bis 168 (1931); Krameriaceae, Caesalpiniaceae 23, 195—349 (1930).

OSTENFELD, C. H., u. C. S. LARSEN: Kgl. Danske Vid. Selsk. Biol. Medd. 9, Nr. 2, 106 S. (1930). — OVERBECK, FR., u. H. SCHMITZ: Mitt. Provinzialst. Naturdenkmalpflege Hannover H. 3, 1—179 (1931).

PETER, A.: Rep. spec. nov. Beih. 40, 1, Lfg. 2 u. 3, 145—336, [17]—[112] (1930/31). — POST, L. v.: Medd. Stockholms Högsk., Geol. Inst. 16, 27 S. (1930).

QUISUMBING, E.: Philippine J. Sc. 48, 1—246 (1930).

RADLKOFER, L.: Pflanzenreich H. 98a, 320 S. (1931). — ROUSH, E. M. F.: Ann. Missouri bot. Gard. 18, 117—244 (1931). — RUDOLPH, K.: Beih. Bot. Zbl. 47, Abt. 2, 111—176 (1930).

SAMBUK, F.: Trav. Mus. bot. Ac. Sc. Urss 22, 49—145 (1930). — SAMPAIO, A. J. DE: Bol. Mus. nac. Rio de Janeiro 6, 271—299 (1930). — SCHAFFNER, J. H.: Amer. Fern J. 20, 89—106 (1930). — SCHEUERMANN, R.: Verh. naturhist. Ver. preuß. Rheinl. u. Westf. 86, 256—342 (1930). — SCHMEJA, O.: Beih. Bot. Zbl. 48, Abt. 2, 1—51 (1931). — SCHMIDT, O. C.: Bibliotheca bot. H. 102, VIII u. 116 S. (1931). — SCHONLAND, S.: Bothalia 3, 3—115 (1930). — SCHRÖDER, D.: (1) Abh. naturwiss. Ver. Bremen 28, 13—30 (1930). — (2) Ebenda, Weber-Festschrift 97—104 (1931). — SKOTTSBERG, C.: Acta Horti Gothoburg. 6, 47—65 (1931). — STANDLEY, P. C.: (1) Field Mus. Nat. Hist. Publ. Bot. 279, 3, Nr. 3, 157—492 (1930). — (2) Ebenda 8, 239—292 (1931). — (3) Ebenda 7, 179—251 (1931). — (4) Ebenda 7, 255—339 (1931). — (5) Ebenda 283, 10, 1—418 (1931). — STAFF, O., u. HUBBARD: Flora of tropical Africa 9, 5. Gramineae, 769—944 (1930). — STEFANOFF, B., u. D. JORDANOFF:

(1) Bot. Jb. **64**, 388—536 (1931). — (2) Ebenda **64**, 357—387 (1931). — STOJANOFF, N.: Ebenda **63**, 368—418 (1930). — SZAFER, W.: Bull. Acad. Polon. Sci. et Lettr., Cl. sci. math. et nat., Sér. B, **1931**, 19—50.

THOMASCHEWSKI, M.: Acta Soc. bot. Poloniae **7**, 92—102 (1930). — TOLMATSCHEW, A.: Trav. Mus. bot. Acad. Sci. Urss **22**, 181—205 (1930).

VAVILOW, N.: Trudy prikl. Bot. i. pr. (russ.) **26**, 135—178; engl. Ref. 179 bis 199 (1931).

WALTER, H. in: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas Lfg. 38/39, 601—764 (1931). — WANGERIN, W.: Schr. naturf. Ges. Danzig N. F. **19**, 37—122 (1931). — WASMUND, E.: Zbl. Min., Geol., Pal. Abt. B, **1931**, 602—616, 637—648. — WEBER, C. A.: Abh. naturwiss. Ver. Bremen **28**, 73—86 (1931). — WEIN, K.: Rep. spec. nov. Beih. 62, 27—64 (1931). — WIRT, K.: Mitt. florist.-soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen **2**, 98—115 (1930).

ZABLOCKI, J.: Acta Soc. bot. Poloniae **7**, 215—240 (1930). — ZAHLBRUCKNER, A.: Lichenes. In: Symbolae Sinicae **3**, 254 S. (1930). — ZOTZ, L. F.: Mitt. florist.-soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen **2**, 90—97 (1930).

C. Physiologie des Stoffwechsels.

7. Physikalisch-chemische Grundlagen der biologischen Vorgänge.

Von ERWIN BÜNNING, Jena.

I. Gebietsabgrenzung.

Um das Endziel der Physiologie, also die Erklärung der organischen Gesetzmäßigkeiten aus den Gesetzmäßigkeiten anorganischer Systeme, zu erreichen, ist es wichtig, die Gesetze der Veränderungen lebloser Systeme organischer und anorganischer Herkunft zu erforschen und zu prüfen, ob diese Gesetzmäßigkeiten auch für physiologische Prozesse Geltung haben und wie weit sie zu deren Erklärung Anhaltspunkte liefern können. Zur Lösung dieser Aufgabe muß aber auch der physikalisch-chemische Unterschied von leblosen und lebenden Systemen bekannt sein.

Nur über den Stand der mit den vorstehenden Sätzen angedeuteten Probleme soll hier, unter besonderer Berücksichtigung des pflanzlichen Organismus, berichtet werden; die Hauptgebiete der Protoplasmaforschung und der Zellphysiologie bleiben also unberücksichtigt.

II. Organische und anorganische Systeme.

Selbst die oben umrissene *Zielsetzung der physiologischen Forschung* ist noch in der Gegenwart umstritten: Gegen die Annahme einer prinzipiell möglichen Zurückführung der organischen auf die anorganische Gesetzlichkeit ist neuerdings oft der Einwand erhoben worden, die Annahme einer streng kausalen, mathematisch-formulierbaren Gesetzmäßigkeit des Organischen werde hinfällig, weil auch für das rein physikalische Geschehen der Glaube an eine strenge Kausalität fallengelassen sei. Nach den neueren Ergebnissen der Quantentheorie (zusammenfassende Darstellung bei HEISENBERG) ist bei den Quantenvorgängen eine exakte Beschreibung physikalischer Zustände unmöglich, weil sich genaue Orts- und Impulsmessungen von Elektronen gegenseitig ausschließen; damit wird auch eine genaue Voraussage der Quantenvorgänge ausgeschlossen (HEISENBERGS „Unbestimmtheitsrelationen“). Es ist aber ganz verfehlt, hieraus Rückschlüsse auf die

Gesetzmäßigkeit und Berechenbarkeit der Lebensvorgänge zu machen; denn die vom Biologen untersuchten physiologischen Prozesse sind vom Standpunkt der Quantentheorie Makroereignisse, für die aber behält die „klassische“ Auffassung des Kausalprinzips auf jeden Fall ihre Berechtigung.

Andererseits fehlt es auch in neuerer Zeit nicht an Versuchen, durch *künstliche Nachahmung der Lebensvorgänge* und durch die Aufweisung von Übergängen zwischen dem Anorganischen und dem Organischen direkt nachzuweisen, daß die Lebensprozesse aus rein physikalischen Kräften erklärbar sind. So hat man beispielsweise die Vergleichung organischer Vorgänge mit dem physikalischen Verhalten flüssiger Kristalle weiter ausgebaut (RINNE). Flüssige Kristalle, also Flüssigkeiten, welche durch Eigendoppelbrechung eine regelmäßige Anordnung ihrer Moleküle erkennen lassen, haben in der Tat viele physikalische Eigenschaften mit einfachen organischen Gebilden, z. B. mit Spermien, gemeinsam. Teilweise handelt es sich hier wohl nur um äußerliche Ähnlichkeiten; jedenfalls wissen wir nicht, ob die übereinstimmenden Eigenschaften im Organismus und im anorganischen System durch gleiche physikalisch-chemische Ursachen bewirkt werden. In anderen Fällen aber scheint wirklich eine tiefere Übereinstimmung zwischen den flüssigen Kristallen und organischen Gebilden zu bestehen. So ist wahrscheinlich die molekulare Anordnung in Spermien ganz ähnlich wie in flüssigen Kristallen (kein isodiametrischer, sondern kettenförmiger Molekülbau). Auch die Auffassung, daß die Entwicklung der Chromatinkerne in der Zelle und die Ausbildung der Chromosomen bei der Kernteilung Kristallisationsprozesse darstellen, ist nicht unbegründet (Modellversuche zur Nachahmung der Chromosomenentstehung auch bei HERRERA). Dagegen dürfte es voreilig sein, die Spermien als Vermittlungsglied zwischen der anorganischen und der organischen Natur zu bezeichnen; denn die wichtigen, auch einem Spermium zukommenden Eigenschaften lebender Systeme finden wir an den flüssigen Kristallen nicht. Die flüssigen Kristalle können uns also höchstens dazu verhelfen, wichtige Teilprozesse des Lebens zu erklären.

Ein Übergang zwischen leblosen und lebenden Systemen könnte aber möglicherweise in den *Bakteriophagen d'Herelles* aufgefunden sein. SCHNURMANN vermutet in diesem Ultravirus-„Organismus“ ein hydrophiles Kolloid sehr hoher Dispersität, das vielleicht nur aus einer einzigen Kolloidmizelle besteht. Ob es sich hier um ein Lebewesen handelt, erscheint zweifelhaft, weil der Bakteriophage sich nur im Kontakt mit Bakterien wie ein Lebewesen verhält, sonst aber wie ein anorganisches Kolloid. Nach SCHNURMANN'S Ansicht kann der Bakteriophage sich je nach den Umständen wie ein organisches oder wie ein anorganisches Kolloid verhalten, und daher werde die strenge Unterscheidung von eblosen und lebenden Naturgebilden hinfällig.

III. Kolloidchemische Untersuchungen zur Erklärung zellphysiologischer Vorgänge.

Die Betrachtung der Zelle als ein kolloides System hat schon jetzt in mancher Hinsicht eine Vertiefung unseres Einblicks in die Natur physiologischer Prozesse ermöglicht (gute zusammenfassende Darstellung bei GELLHORN; s. auch KOPACZEWSKI). Andererseits aber wurden auch erneute Untersuchungen an leblosen kolloiden Systemen erforderlich.

Der *isoelektrische Punkt* (I.E.P.) von Ampholyten liegt bekanntlich bei dem p_H -Wert, bei dem die Teilchen des Ampholyten im elektrischen Feld keine Wanderung zeigen, wo also die Menge der Kationen übereinstimmt mit der Menge der Anionen. Die physikalischen Eigenschaften der Ampholyte im I.E.P. sind an Kolloiden organischer Herkunft oft untersucht worden (Minimum der Quellung und des osmotischen Drucks, maximale Empfindlichkeit gegen Koagulationsmittel usw.). Dabei hat man wiederholt die Frage aufgeworfen, ob es nicht für denselben Stoff mehrere p_H -Werte gibt, bei denen die im I.E.P. beobachteten Eigenschaften auftreten. Zu solcher Vermutung verleiteten besonders auch manche biologische Erfahrungen, nämlich die Beobachtung mehrerer Wendepunkte im physiologischen Verhalten bei der Untersuchung in Lösungen abgestuften Säuregrades. Diese Vermutung scheint eine Stütze zu finden in Versuchen von JOHLIN, aus denen man schließen könnte, daß auch das rein physikalische Verhalten die Annahme mehrerer I.E.P. nahelegt. JOHLIN kam auf Grund seines Studiums des Viskositätsverlaufs zu der Ansicht, daß bei der Gelatine zwei I.E.P. bestehen, nämlich bei p_H 4,68 und p_H 5,26.

Daß aber JOHLINS Schlußfolgerungen nicht zwingend sind, ergibt sich aus Versuchen von HITCHCOCK mit gereinigter Gelatine einheitlicher Herkunft. Der I.E.P. wurde in mehrfacher Weise bestimmt, darunter auch, und das vor allem ist entscheidend, auf Grund des kataphoretischen Verhaltens. Als Resultat der Anwendung verschiedener Methoden der I.E.P.-Bestimmung der Gelatine ergaben sich p_H -Werte zwischen $4,80 \pm 0,01$ und $4,86 \pm 0,01$ für die Lage dieses Punktes, so daß irgendein Anhaltspunkt für die Existenz zweier I.E.P. bei zwei weit voneinander entfernt liegenden p_H -Werten nicht besteht.

Wie sich die abweichenden Resultate anderer Untersuchungen erklären, ist nicht leicht zu entscheiden. Zunächst könnte man wohl daran denken, daß es unabhängig vom I.E.P. noch bei anderen p_H -Werten Wendepunkte für bestimmte Eigenschaften kolloider Lösungen gibt. Diese Möglichkeit mag speziell für physiologische Prozesse eine gewisse Wahrscheinlichkeit haben. Gerade bei Erscheinungen an lebenden Objekten (z. B. Plasmaviskosität, Plasmaströmung; vgl. PFEIFFER) sind oftmals Wendepunkte bei mehreren, ziemlich weit

voneinander entfernt liegenden p_H -Werten gefunden worden. Nun ist allerdings die Auswertung von Beobachtungen über physiologische Erscheinungen in dieser Hinsicht wegen der Kompliziertheit der Verhältnisse besonders schwierig. Man hat die Beobachtungen auch erklären wollen durch die Annahme, daß im Plasma mehrere kolloide Ampholyte vorhanden sind, deren I.E.P. nicht bei gleichem p_H erreicht wird. Ein solcher Erklärungsversuch ist keineswegs von der Hand zu weisen, denn für ihn lassen sich Erfahrungen an anorganischen Systemen anführen: Gewöhnliche Gelatine besteht aus einer größeren Anzahl verschiedener Bestandteile, die sich im physikalischen Verhalten ziemlich weitgehend voneinander unterscheiden können, z. B. in der Koagulationstemperatur (STRAUP), aber auch, was im Zusammenhang mit unserem Problem wichtig ist, im p_H -Wert bei dem die größte Neigung zur Koagulation (also das Minimum der Stabilität) erreicht wird (KRISHNAMURTI). Die gewöhnliche Gelatine läßt sich geradezu in einzelne Fraktionen aufteilen, deren physikalisches Verhalten dann viel einheitlicher ist, als das Verhalten des Gemisches. Die Unterschiede in der chemischen Beschaffenheit der einzelnen Bestandteile sind höchstens ganz unbedeutend. Offenbar handelt es sich um Differenzen im strukturellen Aufbau der Mizelle.

Wenn schon bei der Gelatine solche Komplikationen hinzutreten können, ist es verständlich, daß bei biologischen Objekten oftmals kein einheitlicher I.E.P. beobachtet werden kann, zumal die Lage des I.E.P. sich auch noch durch äußere Bedingungen verändern läßt (KOPACZEWSKI). Trotzdem besteht aber nicht selten eine deutliche Beziehung zwischen dem Verlauf physiologischer Prozesse und der Abweichung des p_H im Protoplasten (bzw. in der umgebenden Flüssigkeit) vom I.E.P. Das ist auch in neueren Versuchen mehrfach gezeigt worden (zusammenfassende Darstellung bei PFEIFFER). So konnten für die Plasmaströmungsgeschwindigkeit von *Nitella flexilis* in einer Reihe von Puffergemischen mit verschiedenem p_H folgende Werte gefunden werden (Geschwindigkeit in μ /sec. nach PFEIFFER).

p_H	4,0	4,6	5,2	5,8	6,4	7,2	8,0
Geschwindigkeit der Plasmaströmung	38	21	52	36	28	24	21

Die größte Geschwindigkeit zeigt sich also bei p_H 5,2, und das kann sehr wohl durch Annäherung an den I.E.P. gedeutet werden. In diesem Fall ist sogar der ursächliche Zusammenhang zwischen p_H und physiologischer Erscheinung anscheinend leicht verständlich; denn beim p_H mit maximaler Plasmaströmungsgeschwindigkeit hat die Viskosität des Plasmas ihr Minimum (Viskositätsmessung durch Zentrifugalverlagerung des Protoplasten). Ein Viskositätsminimum bedingt begreiflicherweise ein Maximum der Strömungsgeschwindigkeit; das Viskosi-

tätsminimum seinerseits ist ohne weiteres verständlich, weil es auch im Anorganischen zu den charakteristischen Eigenschaften der Ampholyte im I.E.P. gehört.

Die Zusammenhänge zwischen I.E.P. und physiologischen Vorgängen sind schwerer zu verstehen, wenn es sich etwa um stoffwechselphysiologische Prozesse handelt. Auch bei solchen Prozessen ist, wie z. B. Versuche von RIPPEL an Pilzen zeigen, eine deutliche Beziehung zum p_H bzw. zu dessen Abweichung vom I.E.P. vorhanden. So assimiliert *Aspergillus oryzae* auf der einen Seite des I.E.P. (im alkalischen) nur Ammoniak, auf der anderen Seite aber auch Nitrat. Diese Erscheinung läßt sich zurückführen auf den „Robbinseffekt“, der besagt, daß Plasma links vom I.E.P. nur Anionen, rechts vom I.E.P. nur Kationen aufnimmt. Übrigens ist nicht bei allen Pilzen eine so ausgesprochen klare Beziehung zwischen I.E.P. und Stoffaufnahme erkennbar.

Für solche Versuche wäre es auch wichtig, zu wissen, wie weit die Azidität des Zellinhalts durch das Außenmedium beeinflußt wird. Darüber gibt es bisher erst relativ wenige Angaben, so zeigten beispielsweise Versuche von KEYSNER, daß der p_H -Wert in Wurzeln durch das Außenmedium ziemlich weitgehend geändert werden kann, ohne daß ein bis zu den Blättern gehender Einfluß erkennbar ist.

Die Methoden zur Bestimmung des I.E.P. von Protoplasten, des p_H von Zytoplasma und Zellsaft sowie des r_H (hierüber vgl. AUBEL) sind weiter ausgebaut worden. Die einfache Methode der Einführung von Indikatoren führt oft zu Fehlern, schon darum, weil die Indikatoren eine Änderung des p_H bedingen können (IRWIN). Zuverlässige Resultate liefert die elektrometrische Methode, mit der BROOKS das p_H des Zellsaftes von *Valonia ventricosa* zu 6,02—6,07 bestimmte (gegenüber der älteren Angabe 6,2 und 6,4 auf Grund der Anwendung von Indikatoren). Für die gleichen Zellen wurde r_H zu 17,9 und 18,4 bestimmt; dabei scheinen die r_H -Werte von Protoplasma und Zellsaft annähernd übereinzustimmen.

Es fehlt nicht an Versuchen, die Ergebnisse derartiger Messungen von p_H - und r_H -Werten zur Erklärung charakteristischer biologischer Erscheinungen auszunutzen, so bringt JOYET-LAVERGNE die sexuelle Differenzierung in Zusammenhang mit den Oxydations-Reduktions-Potentialen (die im weiblichen Sinn polarisierten Zellen haben ein niedrigeres r_H als die im männlichen Sinn polarisierten).

Von den Untersuchungen über den Einfluß neutraler Salze auf den Zustand der Kolloide, speziell auf Quellung und Entquellung, sind (auf botanischem Gebiet) vor allem BRAUNERS Studien über die Elektrolytpermeabilität und Quellung der Samenschale von *Aesculus hippocastanum* zu nennen. Bei dem Einfluß der Elektrolyte auf die Quellung muß die elektrostatische Wirkung zwischen Mizell und Ionen unter-

schieden werden von dem indirekten, dem lyotropen Effekt. Bei dem erstgenannten Effekt sind Ladungssinn, Valenz und eigentümliche Adsorptionskräfte entscheidend, während man den indirekten Effekt als Ergebnis der Konkurrenz von Mizell und Elektrolyt um das Hydrationswasser betrachten muß. Die Elektrolytwirkung kann nun natürlich sehr verschiedenartig sein, je nachdem der direkte oder der indirekte Effekt überwiegt. Der direkte Effekt wird in verdünnten Lösungen überwiegen, weil dann die Mizelle noch freie Adsorptionskräfte besitzen, der indirekte Effekt dagegen überwiegt in konzentrierten Lösungen, denn dann treten die nichtadsorbierten Ionen der Lösung mit den Mizellen in Konkurrenz.

Betrachten wir zunächst die Wirkung der Kationen. Die Adsorbierbarkeit steht in umgekehrtem Verhältnis zur lyotropen Wirksamkeit. Überwiegt in verdünnten Lösungen der direkte Ioneneffekt, so müssen dann die Kationen entsprechend der Adsorptionsreihe quellungshemmend wirken. In konzentrierten Lösungen, also beim Überwiegen des lyotropen Effektes, muß eine der Hydrationsreihe entsprechende quellungshemmende Wirkung eintreten. Beide Konsequenzen finden ihre Bestätigung durch die Versuchsergebnisse (gemeinsames Anion war immer Cl). Es wirken quellungshemmend:

a) in mittleren Konzentrationen ($n/4$):

1 wertig H < Li < Na < K
 2 wertig Mg < Ca
 3 wertig < Al

b) in hohen Konzentrationen ($2n$):

1 wertig K < Na < Li < H
 2 wertig Ca < Mg
 3 wertig < Al

Die Anionen verhalten sich anders, hier wirken starke Adsorbierbarkeit und lyotrope Aktivität quellungsfördernd. Die bei der Kationenwirkung beobachtete Umkehr der Reihen ist daher hier nicht möglich. Es wirken quellungsfördernd:

a) in mittleren Konzentrationen Cl < SO₄ < CNS < NO₃

b) in hohen Konzentrationen Cl ≤ SO₄ < NO₃ < CNS

BRAUNER untersuchte ferner mit Hilfe von Filtrationsversuchen die Permeabilität der Samenschale für die Salzlösungen. Für die Durchlässigkeit ist in der Regel der indirekte (lyotrope) Ioneneffekt entscheidend.

Auch auf die *Probleme der Permeabilität lebender Plasmagrenzschichten* können die vorstehend kurz beschriebenen Versuche, obwohl sie an toten Zellmembranen ausgeführt worden sind, einiges Licht werfen. Wichtig ist beispielsweise der Befund, daß die Elektrolytpermeabilität, d. h. das Verhältnis der Leitfähigkeit des Elektrolyten in der Zellmembran zum Leitvermögen der freien Lösung, für niedrige

Ionenkonzentrationen stets wesentlich größer ist als für hohe Konzentrationen. Diese Beobachtung stellt eine gewisse Parallele dar zu Erscheinungen der Aufnahme von Stoffen in lebende Zellen. Wenn diese Parallele auf einer tieferen Übereinstimmung beruht, so würde das bedeuten, daß die betreffende Erscheinung an der lebenden Zelle nicht, wie man bisher vermutet hat, auf einer spezifisch vitalen Besonderheit beruht, die nur der Grenzschicht lebender Protoplasten zukommt.

Interessant ist auch die polare Permeabilität der *Aesculus*-Testa: Destilliertes Wasser filtriert in normaler Richtung (d. h. von außen nach innen) bei gleichem Druck um 52% schneller durch die Membranen als in inverser Richtung. Um die gleiche Erscheinung handelt es sich zweifellos bei METZNER'S Studien über die polare Leitfähigkeit lebender und toter Membranen. Nach diesen Versuchen findet sich an fast allen Pflanzenteilen polar verschiedene Leitfähigkeit für den elektrischen Strom. Dieser verschiedene Widerstand in den beiden entgegengesetzten Richtungen äußert sich z. B. darin, daß schwache Wechselströme gleichgerichtet werden. Der Effekt ist besonders stark an Objekten mit asymmetrisch geschichtetem Bau, schwächer an anscheinend homogenem parenchymatischem Gewebe, und in solchem Gewebe verschwindet der Effekt nach dem Abtöten der Gewebe, während er im erstgenannten Fall erhalten bleibt.

An diesen Versuchen ist bei unserer Fragestellung wichtig, wie weit sie uns dienlich sein können zur Erklärung der Lebensvorgänge. Und in der Tat scheint es, daß die Polarität, die die lebenden Zellen bei manchen physiologischen Prozessen zeigen, in Zusammenhang steht mit der von BRAUNER und METZNER untersuchten polaren Permeabilität bzw. Leitfähigkeit, vor allem, weil der Effekt sich nach METZNER auch an Einzelzellen beobachten läßt.

BRAUNER erklärt die polare Permeabilität der Wasserbewegung durch die Annahme einer elektrostatischen Triebkraft (Vorrat der Testa an Kaliumsalzen), und für diese Erklärung spricht die Beobachtung, daß der Effekt durch Einwirkung starker Elektrolytlösungen verringert oder sogar aufgehoben wird. — Hier liegt ein gewisser Berührungspunkt vor mit den bekannten Anschauungen KELLERS und seiner Schule; nach diesen Anschauungen soll ja bei der normalen Wasserbewegung in der Pflanze regelmäßig ein elektrostatischer Faktor mitwirken (weitere Parallelen mit älteren Beobachtungen vgl. bei BRAUNER, S. 615).

Ob wir es überall, wo polare Permeabilität organischer Hautschichten vorliegt, mit einem prinzipiell übereinstimmenden Phänomen zu tun haben, ist noch zweifelhaft; jedenfalls stehen wir gegenwärtig vor der Tatsache, daß für andere Objekte als die pflanzlichen Zellmembranen eine andere Erklärung ausgesprochen worden ist. So versucht AMSON die irreziproke Permeabilität der Froschhaut durch Struktureigentüm-

lichkeiten zu erklären, die auch an der abgestorbenen Haut erhalten sein können. Freilich ist von anderer Seite auch für dieses Objekt eine elektrostatische Theorie aufgestellt worden (vgl. hierzu Wowski).

Zur Erklärung der *Vorgänge an Plasmagrenzschichten* haben DIXON und BENNET-CLARK einige Modellversuche ausgeführt, die recht erfolgversprechend aussehen. Ausgehend von älteren Vorstellungen CLOWES haben diese beiden Autoren versucht, eine Reihe bekannter physiologischer Vorgänge, die sich an den Grenzschichten des Protoplasten abspielen, durch die Annahme zu erklären, daß es sich bei diesen Grenzschichten um Öl-Wasser-Emulsionen handelt. Zu den Modellversuchen wurden Emulsionen von Olivenöl und destilliertem Wasser benutzt. Auf Grund der Modellversuche können folgende Erscheinungen ihre Erklärung finden: Permeabilitätserhöhung durch einwertige Kationen, z. B. Natriumsalze. Verhinderung oder Umkehr dieses Effektes durch Hinzufügung von Salzen zweiwertiger Metalle (Ionenantagonismus). Permeabilitäterniedrigung durch manche Narkotika, Alkohole usw. Ein elektrischer Strom oberhalb einer gewissen Mindeststärke bedingt bei einem lebenden Gewebe eine plötzliche Permeabilitätserhöhung. — Alle diese Erscheinungen können im Prinzip auch am Modell beobachtet werden, und zwar erklären sich die Permeabilitätsänderungen dadurch, daß die Emulsion für Ionen permeabel ist, wenn Öltröpfchen als disperse Phase im Dispersionsmittel Wasser verteilt sind, nicht aber, wenn umgekehrt das Wasser als disperse Phase auftritt. Wo sich die Permeabilität der Emulsion ändert, findet ein Wechsel der beiden Phasen statt. Es gelang sogar, nach elektrischer „Reizung“ solcher Modellsysteme die Formänderung der Öl- und Wassertropfen mikroskopisch zu beobachten, etwa wenn die Wasserphase mit Phenolphthalein, die Ölphase mit Sudan III gefärbt wurde.

Auch die *Wirkung der Narkotika auf Zellen* hat man aus einfachen kolloidchemischen Gesetzmäßigkeiten zu erklären versucht. BANCROFT und einige Mitarbeiter haben im Anschluß an die ältere Theorie von CLAUDE BERNARD in einer größeren Reihe von Arbeiten die Vermutung geäußert, daß die Narkose (sowohl im Tierreich als auch im Pflanzenreich) im wesentlichen in einer reversiblen Koagulation von Proteinen besteht. Von botanischen Objekten wurde die Bierhefe (reversible Koagulation soll reversible Sistierung des Gär- und Teilungsprozesses bedingen) und *Mimosa pudica* untersucht. Für letzteres Objekt wird angegeben, daß die Behandlung mit peptisierenden Stoffen die Empfindlichkeit herabsetzt, ebenso auch die Behandlung mit Koagulationsmitteln. Daß die gewöhnliche Narkose, etwa bei Ätherbehandlung, auf einer Koagulation beruht, wird dadurch zu zeigen versucht, daß peptisierende Mittel die narkotisierende Wirkung des Äthers aufheben oder herabsetzen. Diese Angaben lassen sich leicht in Parallele bringen zu den Versuchsergebnissen von BÜNNING über die Seismonastie von

Sparmannia- und *Berberis*staubblättern. Dort soll die Narkose in den Zellen einen ähnlichen Zustand schaffen wie ein normaler Reiz (nämlich Verringerung der „zerfallsfähigen Substanz“), die Reizwirkung ihrerseits aber besteht anscheinend in einer Koagulation, und zwar wurde das in ganz ähnlicher Weise erschlossen wie bei den Versuchen von BANCROFT, nämlich aus der Beobachtung, daß peptisierende Mittel der Reizwirkung entgegenarbeiten. Peptisierende Mittel bewirken also eine Verringerung der Erregbarkeit, und auch das steht in Einklang mit den Beobachtungen von BANCROFT, daß solche Mittel, obwohl sie doch der Narkose entgegenwirken können, selber auch die Erregbarkeit herabzusetzen vermögen.

Die Theorie BANCROFTS hat natürlich zur Voraussetzung, daß vollständig reversible Proteinkoagulationen im Organismus überhaupt möglich sind. Tatsächlich konnte gezeigt werden, daß nach Proteinkoagulation eine völlige Wiederherstellung des Ausgangskolloids erreichbar ist (ANSON und MIRSKY).

Jedenfalls stößt diese Koagulationstheorie der Narkose gegenwärtig nicht auf so große Schwierigkeiten wie die Theorie eines ursächlichen Zusammenhanges zwischen Narkose und Änderung der Grenzflächen-spannung. Es sind Modellversuche ausgeführt worden an Systemen aus Wasser-Benzol und Wasser-Olivenöl über die Beeinflussung durch narkotisierende Stoffe. Die dabei eintretenden Änderungen (sofern überhaupt welche erfolgen) sind nicht derart, daß sie als Grundlage für eine Erklärung der Narkose durch Änderung der Grenzflächen-spannung dienen können (LAZAREFF usw., TRAUBE usw.).

Über den Zusammenhang zwischen *Färbung und elektrischen Potentialen* hat sich ein Gegensatz zwischen den Auffassungen von BEUTNER und KELLER herausgebildet; bei dieser Meinungsverschiedenheit ist vorläufig noch nicht abzusehen, zugunsten welcher Auffassung sie sich auflösen wird. Hier möge ein kurzer Hinweis genügen, da erst ein kleiner Teil von BEUTNERS Versuchen veröffentlicht ist. BEUTNER hat in einer großen Zahl von Modellversuchen basophile Mischungen (d. h. solche, die sich mit basischen Farbstoffen färben) und azidophile Mischungen (die sich mit sauren Farbstoffen färben) hergestellt. So ergibt Olivenöl mit Ölsäure ein basophiles Gemisch; Olivenöl mit organischen Aminen aber ein azidophiles. Werden zwei solche Mischungen dann zwischen Salzlösungen zu einer galvanischen Kette hintereinandergeschaltet, so zeigt sich, daß die basophile Mischung am positiven, die azidophile am negativen Pol liegt. Eine derartige Ölkette kann z. B. so aussehen:

Salzlösung $p_H = 7.4$ +	Olivenöl + Ölsäure (färbt sich wie basophile Zellbestandteile, z. B. Nukleus)	Olivenöl + Amylamin (färbt sich wie azidophile Zellbestandteile, z. B. Zytoplasma)	Salzlösung $p_H = 7.4$ —
--------------------------------	---	--	--------------------------------

KELLER versucht nun seit Jahren, die Färbung der Gewebe als elektrostatischen Prozeß zu betrachten, jedenfalls soll die Elektrizität ein dominierender Faktor der Färbung sein, während chemische und andere Faktoren eine geringere Rolle spielen; das würde natürlich in Widerspruch stehen zu BEUTNERS Auffassung, nach der die basophile oder azidophile Natur des Gemisches unmittelbar Ursache der Färbbarkeit ist. KELLER bezweifelt, daß in lebenden Zellen Säure-Basen-Ketten eine große Rolle spielen. — Die Verschiedenheit in den Auffassungen wird sich nicht beseitigen lassen, solange wir nicht wissen, ob solche Systeme wie die BEUTNERSchen Ölketten wirklich regelmäßig in organischem Gewebe vorkommen; sollte sich das nicht bestätigen, so wäre aber damit natürlich noch keine sichere Entscheidung zugunsten der KELLERSchen Auffassung über die Ursachen der Färbung gewonnen.

IV. Physikalische Grundlagen schädigender Strahlenwirkungen.

Seit langem sind bei Pflanzen und Tieren vielfache schädigende Wirkungen strahlender Energie auf physiologische Prozesse und auf die Gestaltbildung bekannt und auch untersucht worden. Gemäß unserer Problemstellung gehen wir hier auf die physiologische Endwirkung solcher Strahlung nicht näher ein, sondern fragen nur, welche primäre Energietransformation nach der Absorption der strahlenden Energie im lebenden Plasma stattfindet.

Wir haben es hier zu tun mit den ultravioletten Strahlen ($\lambda < 380 \mu\mu$), mit den α -Strahlen (Anodenstrahlen, positiv geladene Teilchen, Korpuskularstrahlung), mit den β -Strahlen (Kathodenstrahlen, negative Elektronen) und mit den γ -Strahlen (Röntgenstrahlen, Ätherschwingungen, die beim Aufprall von Elektronen auf Atome entstehen).

Unter den verschiedenartigen und teilweise miteinander in Widerspruch stehenden Theorien über die physikalische Grundlage der biologischen Strahlenwirkung ist wohl die 1922 von DESSAUER aufgestellte Punktwärmethorie am gründlichsten ausgebaut worden. Wir wollen hier auf diese Theorie näher eingehen, weil zu ihrer Begründung kürzlich von DESSAUER und RAJEWSKY neue experimentelle Ergebnisse und auch eine Zusammenfassung der bisherigen Resultate geliefert worden sind.

Die für die charakteristischen Strahlenwirkungen entscheidende Energieaufnahme findet anscheinend im Eiweiß statt. Es wird angenommen, daß die biologische Wirkung über die Elektronenwirkung entsteht, bei der es zu einer Erschütterung im Eiweißmolekül und damit zu einer lokalen Temperaturerhöhung, zu einer „Punktwärme“ kommt. Die weitere Folge hiervon ist, da die entstehende lokale Temperaturerhöhung sich nicht sofort verteilt, eine Denaturierung der Eiweißmoleküle. Die Eiweißmoleküle werden also als primäre Wirkungs-

stelle der Strahlung betrachtet. Auf die Entstehung derart lokal denaturierter Eiweißmoleküle wird die Zelle in irgendeiner Weise reagieren und so entstehen dann die biologischen Auswirkungen der Bestrahlung.

Zur Begründung der Theorie wurden Eiweißlösungen bestrahlt (RAJEWSKY; GENTNER und SCHWERIN). Hierbei tritt eine Koagulation ein (erkennbar aus dem Auftreten kleiner in BROWNScher Molekularbewegung befindlicher Teilchen). Das gilt für die Einwirkung von Ultraviolett verschiedener Wellenlängen, von Röntgenstrahlen jeder Härte und von Kathodenstrahlen. Deutung: Einige Eiweißmoleküle der Lösung, nämlich diejenigen, die hinreichende Energiedepots erhalten, werden denaturiert. Bei den Zusammenstößen der denaturierten Eiweißmoleküle mit den nicht denaturierten kommt es zu einer allmählich zunehmenden Koagulation, also zur Teilchenvergrößerung.

Somit besteht also eine Übereinstimmung in der Wirkung aller genannten Strahlenarten, und es ist interessant, daß in dieser Hinsicht auch eine Übereinstimmung der rein physikalischen mit den biologischen Erfahrungen über Strahlenwirkungen nachweisbar ist. Zwar schien nach älteren Versuchen eine spezifische Wirkung der Kathodenstrahlen zu bestehen, nämlich eine Art von Zellertrümmerung (bei Salamanderlarven), die nach Einwirkung von Röntgenstrahlen nicht beobachtet wird. Nun fanden aber GLOCKNER und LANGENDORFF, daß der früher beobachtete Effekt der Kathodenbestrahlung, nämlich eine Kernpyknose mit färbaren Fäden in Richtung der Spindelfasern, auch nach Röntgenstrahleneinwirkung auftritt (untersucht an Axolotllarven). Es ist nur erforderlich, sehr hohe Dosen, die bisher kaum erreichbar waren, anzuwenden. Die in einer Sekunde in der Volumeinheit erzeugte Elektronenenergie muß von ähnlicher Größenordnung sein wie bei den Versuchen über Kathodenbestrahlung. Bei Versuchen mit einer Dosis von 100000 r zeigte sich in der Tat dieselbe Mitosenschädigung wie nach Kathodenbestrahlung.

Damit scheint der theoretische Ausgangspunkt, daß die biologische Strahlenwirkung über die Auslösung von Elektronen entsteht, seine Rechtfertigung zu finden.

Obwohl der physikalische und biologische Endeffekt bei der Einwirkung von ultravioletten, von Röntgen- und Kathodenstrahlen übereinstimmt, besteht doch nach Versuchen von RAJEWSKY ein Unterschied in der Art, wie der physikalische Effekt zustande kommt. Die Wirksamkeit der Röntgenstrahlen zeigt eine starke Temperaturabhängigkeit, die Wirkung des ultravioletten Lichtes aber ist fast unabhängig von der Temperatur. Daraus wird der Schluß gezogen, daß zwar bei allen diesen Strahlenwirkungen primär eine Denaturierung und Koagulation des Eiweißes stattfindet, die Eiweißveränderung bei ultravioletter Strahlung aber eine photochemische Reaktion, dagegen

bei der Röntgen- und Radiumbestrahlung einen Punktwärmeprozess im Sinne der DESSAUERSchen Theorie darstellt.

Eine wertvolle Ergänzung zu den obengenannten Versuchen, die sich auf Kathoden-, Röntgen- und ultraviolette Strahlen beziehen, bilden Versuche von FEICHTINGER; denn zu diesen Versuchen wurden auch α -Strahlen hinzugezogen, und zwar wurde deren Wirkung mit der Wirkung der β -Strahlen verglichen. Hier scheint nun zunächst eine Verschiedenartigkeit der Strahlenwirkung vorzuliegen. Bedenkt man aber, daß es zur Vergleichung der physiologischen Wirkung von α - und β -Strahlen nicht so sehr auf gleiche Energieausstrahlung der verglichenen Präparate ankommt, sondern vielmehr, wenn man Ionisationsprozesse als primäre Strahlungswirkung im Protoplasma annimmt, auf Gleichheit der Zahl der bei α - und der bei β -Strahlung erzeugten Ionen bzw. auf Gleichheit der innerhalb des Vergleichsvolumens Protoplasma absorbierten Energie, so bedarf die anfänglich zutage tretende Verschiedenheit einer Nachprüfung unter Bedingungen, die den hier genannten Erfordernissen entsprechen.

Bei Einhaltung dieser Bedingungen konnte an Keimlingswurzeln von *Crepis virens* festgestellt werden, daß α - und β -Strahlen wahrscheinlich eine quantitativ gleichartige Wirkung entfalten; die Wirkung ist also anscheinend nur abhängig von der Zahl der gebildeten Ionen. Diese Angaben gründen sich auf das mikroskopische Bild, das sich nach Färbung mit Eisenalaun-Hämatoxylin darbietet. — Es können, wie nebenher bemerkt sei, drei Stadien der Strahleneinwirkung beobachtet werden. Das erste Stadium besteht in einer reversiblen Schädigung, die durch erhöhte Färbbarkeit erkennbar wird. Im zweiten Stadium treten Vakuolen auf, und es beginnt eine Zusammenballung des Zellinhalts bzw. ein Zerfall in Schollen. Im dritten Stadium endlich zerfällt das Plasma in Körnchen, die den Wänden angelagert sind (vgl. die Abbildungen bei FEICHTINGER).

Im ganzen lassen also infolge einer physikalisch exakten Versuchsanordnung die neueren Untersuchungen über biologische Strahlenwirkungen eine recht weitgehende Übereinstimmung in den primären Wirkungen verschiedener Strahlungsarten als wahrscheinlich erkennen.

V. Die Aufnahme strahlender Energie bei normal-physiologischen Prozessen.

Will man zu einem physikalischen Verständnis biologischer Strahlenwirkungen gelangen, so ist es vor allem wichtig, die Wirkung quantitativ zu erfassen, um zu vergleichbaren Resultaten zu gelangen. Das zeigte sich schon bei der Betrachtung schädigender Strahlenwirkungen. Wesentlich schwieriger als dort ist aber bei normal-physiologischer Einwirkung von Strahlen die quantitative Erfassung der primären Veränderungen.

Bei drei Gruppen normal-physiologischer Erscheinungen sind Strahlungseinwirkungen bedeutungsvoll: Bei der Kohlensäureassimilation, beim Phototropismus (und den anderen Reizreaktionen nach Lichtwirkung) und bei der Organismenstrahlung (GURWITSCH-Strahlen). In allen drei Fällen ist bisher vor allem die physiologische Endwirkung untersucht worden, so daß wir über die primären physikalisch-chemischen Änderungen kaum unterrichtet sind. Immerhin sind gewisse Fortschritte zu verzeichnen in der Anwendung der photochemischen Grundgesetze auf die Photosynthese und auf die Lichtreizung.

Die Energieaufnahme bei der Kohlensäureassimilation und beim Phototropismus. Seit den bekannten Versuchen von WARBURG und NEGELEIN wissen wir, daß bei der Kohlensäureassimilation von *Chlorella* die Energieumsätze in Übereinstimmung mit den Erfordernissen der Quantentheorie (EINSTEINSches Äquivalenzgesetz) der Wellenlänge proportional sind, weil für die photosynthetische Leistung nicht die Größe der Quanten, sondern in erster Linie deren Anzahl entscheidend ist. Ein Quant hat die Größe $e = h \cdot \nu$; worin h die PLANCKSche Konstante und ν die Schwingungszahl der betreffenden Strahlung ist. Ein Quantum ist also um so größer, je größer die Schwingungszahl (und je kleiner die Wellenlänge) ist. Eben daraus ergibt sich die zuvor genannte Beziehung zwischen Wellenlänge und Energieausbeute. Es ist sehr zu begrüßen, daß SCHMUCKER jetzt auch für höhere Pflanzen (*Cabomba carolina*, *Cryptocoryne ciliata*) die Übereinstimmung mit den Gesetzen der Quantentheorie nachweisen konnte. Die Verwertbarkeit der verschiedenen Spektralbezirke für die Kohlensäureassimilation konnte nur darum ergründet werden, weil Objekte gefunden wurden, bei denen die absorbierte Energie — und nur die kann ja nach dem Gesetz von DRAPER und GROTHUS für photochemische Reaktionen ausgenutzt werden — sich quantitativ ermitteln ließ.

Viel schwieriger steht es in dieser Hinsicht mit der Energieaufnahme bei der phototropischen Reizung. Man könnte meinen, daß die Verhältnisse hier ganz anders liegen als bei der Kohlensäureassimilation, weil der Phototropismus ja einen Reizvorgang darstellt und demgemäß die Lichtenergie nur *auslösend* wirkt, die für die *Durchführung* der Bewegung erforderliche Energie aber aus den in der Pflanze schon vor der Reizung vorhandenen Energiepotentialen entnommen wird. Demgegenüber ist aber zu beachten, daß auch bei einem Auslösungsvorgang unbedingt ein primärer Prozeß stattfindet, bei dem nur die Energie der einwirkenden Reizursache umgesetzt wird. Es wäre für die Erklärung des Phototropismus sehr wichtig, wenn wir, entsprechend wie bei der Photosynthese, erfahren könnten, in welcher Weise bei dem genannten primären Prozeß die einzelnen Spektralbezirke verwertet werden können. Beispielsweise scheint es gegenwärtig, daß wir die Streitfrage, ob die Lichtrichtung oder der Lichtabfall für die photo-

tropische Wirksamkeit entscheidend ist, mit den üblichen phototropischen Untersuchungsmethoden nicht entscheiden können. Wohl aber könnte man hier möglicherweise weiter vordringen, wenn wir die Verwertbarkeit der einzelnen Spektralbezirke (gleiche Energieabsorption im phototropisch reizbaren Plasma vorausgesetzt) ermitteln könnten; denn dann ließen sich Rückschlüsse vornehmen auf die Natur des primär ausgelösten Prozesses, und aus diesem wiederum wäre möglicherweise ersichtlich, wie sich das Problem Lichtrichtung-Lichtabfall lösen läßt. Dem stellen sich aber Schwierigkeiten entgegen, die bisher kaum erkannt worden sind. Zwar sind wir gut unterrichtet über die phototropische Wirksamkeit der einzelnen Spektralbezirke, wenn gleiche Beträge auffallender Energie als Ausgangspunkt gewählt werden, aber daraus lassen sich für die Entscheidung unseres Problems keine Schlüsse ziehen. Ein gewisser Fortschritt zeigt sich in der Arbeit von CASTLE. CASTLES Versuche über die Reizwirkung verschiedener Wellenlängen beim Phototropismus der *Phycomyces*-Sporangienträger ergaben:

Wellenlänge	relative phototropische Wirksamkeit
421—448 $\mu\mu$	100
336—376 $\mu\mu$	50
564—580 $\mu\mu$	0,12

Mit Recht betont CASTLE, daß aus diesen Zahlen noch kein eindeutiger Schluß auf die Absorption im phototropisch empfindlichen Material möglich ist; vor allem darum nicht, weil man nicht weiß, welcher Anteil des absorbierten Lichtes auf das phototropisch empfindliche Material und welcher Anteil auf die Pigmente entfällt, die im *Phycomyces*-Sporangienträger vorhanden sind; auf den erstgenannten Anteil aber kommt es allein an, wenn wir aus der Verwertbarkeit der strahlenden Energie auf die Natur des primär bedingten Prozesses schließen wollen (bei der Analyse der Kohlensäureassimilation fällt diese Schwierigkeit weitgehend fort, wenn man durch geeignete Wahl des Versuchsobjekts dafür sorgt, daß außerhalb des Chlorophylls kein stark absorbierendes Material in der Pflanze vorkommt).

Immerhin verdient es vielleicht Erwähnung, daß die größte phototropische Wirksamkeit bei *Phycomyces* fast dem gleichen Spektralbezirk zukommt wie bei der *Avena*-Koleoptile. Dagegen fand LEPESCHKIN bei einem anderen Reizvorgang, nämlich der Permeabilitäts-erhöhung des Plasmas in *Elodea*-Blattzellen, die maximale Wirksamkeit bei 320—420 $\mu\mu$. Aus unseren Darlegungen folgt jedoch, daß es unberechtigt wäre, aus diesem Ergebnis zu schließen, daß hier der primär ausgelöste Vorgang anderer Natur ist als beim Phototropismus.

Die mitogenetische Strahlung. Bei der Untersuchung der GURWITSCH-Strahlung hat man sich vor allem auf die physiologische Auswirkung und auf den physikalischen Nachweis beschränkt. Sogar über den

physikalischen Nachweis (z. B. auf photographischem und photoelektrischem Weg) sind die Angaben in den zahlreichen noch in jüngster Zeit erschienenen Arbeiten durchaus widerspruchsvoll. Selbst wenn aber, was gegenwärtig wohl zugegeben werden muß, die Organismen eine Strahlung erzeugen, so folgt daraus natürlich keineswegs schon die Berechtigung der Auffassung, daß diesen Strahlen eine große Bedeutung im Leben der Organismen zukommt. Über die physikalisch-chemische Beschaffenheit der durch diese Strahlen im Organismus primär bedingten Veränderungen wissen wir kaum etwas. Es ist nicht ganz unwahrscheinlich, daß es sich, der physikalischen Natur dieser Strahlen entsprechend (kurzwelliges Ultraviolett), um ähnliche Beeinflussungen handelt, wie sie bei der Bestrahlung mit ultraviolettem Licht eintreten, also vielleicht um photochemische Prozesse (vgl. Abschnitt IV). Es ist nicht ausgeschlossen, daß ein anderer Anhaltspunkt zur Auffindung der physikalischen Grundlagen mitogenetischer Strahlenwirkung aus den Beobachtungen von STEPELL und ROMBERG über die Beeinflussung der Bildung LIESEGANGScher Ringe durch diese Strahlen gewonnen werden kann. Anscheinend wird diese Beeinflussung durch Oxydations- und Reduktionsvorgänge möglich (künstlich erzeugte ultraviolette Strahlung wirkt übrigens ganz ähnlich wie die Organismenstrahlung). Bei der Beeinflussung ist auch eine „Organismengasung“ im Spiel. Aus solchen Beobachtungen nun aber zu folgern, daß die Strahlenwirkung im Organismus auf ähnlichen physikalisch-chemischen Veränderungen beruht wie die Beeinflussung der Bildung LIESEGANGScher Ringe, erscheint mir sehr verfrüht; vorläufig ist mit den STEPELLschen Versuchen im wesentlichen nur gezeigt worden, daß überhaupt Strahlen gebildet werden, die ausreichend sind zur Beeinflussung kolloidchemischer Vorgänge.

Es ist nicht erforderlich, hier näher einzugehen auf die Bedeutung, die die in der Atmosphäre nachweisbaren kosmischen Strahlen für die phylogenetische Entwicklung haben (EFROIMSON); denn über die physikalisch-chemischen Bedingungen solcher Beeinflussungen wissen wir nichts.

Literatur.

- AMSON, K.: Pflügers Arch. 225, 467 (1930). — ANSON, M. L., u. A. E. MIRSKY: J. gen. Physiol. 14, 597 (1931). — AUBEL, E.: Forsch. u. Fortschr. 6, 278 (1930).
 BANCROFT, W. D., u. J. E. RÜTZLER: Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. 17, 482 (1931). — BEUTNER, R.: Protoplasma (Berl.) 14, 97 (1931). — BRAUNER, L.: J. wiss. Bot. 73, 513 (1930). — BROOKS, M. M.: Protoplasma (Berl.) 10, 505 (1930). — BÜNNING, E.: Planta (Berl.) 12, 545 (1930).
 CASTLE, E. S.: J. gen. Physiol. 14, 701 (1931).
 DESSAUER, F.: Zehn Jahre Forschung auf dem physikalisch-medizinischen Grenzgebiet. Leipzig 1931. — DIXON, H., u. T. A. BENNET-CLARK: Notes Bot. School Trin. Coll. Dublin 4, 125 (1930).
 EFROIMSON, W. P.: Biol. Zbl. 51, 491 (1931).

- FEICHTINGER, N.: Protoplasma (Berl.) **14**, 36 (1931).
- GELLHORN, E.: Lehrbuch der allgemeinen Physiologie. Leipzig 1931. —
- GENTNER, W., u. K. SCHWERIN: Biochem. Z. **227** (1930). — GLOCKNER, R., u. H. u. M. LANGENDORFF: Naturwiss. **19**, 251 (1931).
- HEISENBERG, W.: Die physikalischen Prinzipien der Quantentheorie. Leipzig 1930. — HERRERA, A. L.: Protoplasma (Berl.) **11**, 168 (1930). — HITCHCOCK, D. J.: J. gen. Physiol. **14**, 685 (1930).
- IRWIN, M.: J. gen. Physiol. **14**, 19 (1931).
- JOHLIN, J. M.: J. of biol. Chem. **86**, 231 (1930). — JOYET-LAVERGNE, PH.: La physicochimie de la sexualité. Berlin 1931.
- KELLER, R.: Protoplasma (Berl.) **13**, 402 (1931). — KEYSSNER, E.: Planta (Berl.) **12**, 575 (1931). — KOPACZEWSKI, W.: Protoplasma (Berl.) **14**, 256 (1931). — KRISHNAMURTI, F., u. T. SVEDBERG: J. amer. chem. Soc. **52**, 2897 (1930).
- LAZAREFF, N. W., J. N. LAWROW u. A. P. MATWEJEW: Biochem. Z. **217**, 454 (1930). — LEPESCHKIN, W. W.: Amer. J. Bot. **17**, 953 (1930).
- METZNER, P.: Ber. dtsch. bot. Ges. **48**, 207 (1930).
- PFEIFFER, H.: Protoplasma (Berl.) **14**, 90 (1931).
- RAJEWSKY, B.: Biochem. Z. **227** (1930). — RINNE, F.: Grenzfragen des Lebens. Leipzig 1931. — RIPPEL, K.: Arch. Mikrobiol. **2**, 72 (1931).
- SCHMUCKER, TH.: Jb. wiss. Bot. **73**, 824 (1930). — SCHNURMANN, C. J.: Kolloid-Z. **53**, 231 (1930). — STEPELL, W., u. G. v. ROMBERG: Protoplasma (Berl.) **13**, 28 (1931). — STRAUP, D.: J. gen. Physiol. **14**, 643 (1931).
- TRAUBE, J., J. L. WEBER u. C. GUIRINI: Biochem. Z. **217**, 400 (1930).
- WOWSI, S.: Protoplasma (Berl.) **14**, 170 (1931).

8. Zellphysiologie und Protoplasmatik.

Von KÄRL HÖFLER, Wien.

Mit 2 Abbildungen.

Alle Physiologie erforscht letzten Endes Erscheinungen, die sich in Zellen abspielen, und strebt insofern dem Ziel zu, Zellphysiologie zu sein. Trotzdem hebt sich diese als Teildisziplin ab, und zwar in methodischer Hinsicht. Wir sprechen von zellphysiologischer Forschung überall da, wo es gelingt, die Zustände und Leistungen der Einzelzelle und ihrer Teile der Beobachtung und dem Experiment direkt zu erschließen (vgl. KÜSTER [1]).

Innerhalb der Zellphysiologie nimmt die Protoplasmatik eine zentrale Stellung ein und verdichtet sich in der Neuzeit immer mehr zur eigenen Disziplin.

Die Erforschung der *Chemie des Plasmas* und seiner stofflichen Komponenten stößt auf Schwierigkeit; unsere lückenhaften Kenntnisse sind in der Monographie von KIESEL zusammengefaßt.

Viel mehr Erfolg hat das Studium der physikalischen und der physikalisch-chemischen Eigenschaften des Plasmas. Obenan steht bei der Untersuchung nach wie vor die einfache mikroskopische Beobachtung im Hell- und Dunkelfeld. Die wichtigsten experimentellen Hilfsmittel sind Plasmolyse und Zentrifugierung, wozu sich in jüngster Zeit die mikrochirurgische Untersuchung (Mikrodissektion und -injektion) gesellt.

Viskosität. Die Methodik der Zähigkeitsbestimmung des lebenden Plasmas ist interessant und mannigfaltig (vgl. HEILBRUNN; 1. Darstellung bei WEBER [1]). Zu den „messenden“ Methoden zählten bisher die Fallmethode, die Zentrifugierungsmethode und die (nur an Plasmodien anwendbare) Magnetmethode. Ihnen stehen die bloß „schätzenden“ Methoden gegenüber, die relative Werte vermitteln und Viskositätsänderungen aufdecken: die Plasmolyseformmethode, die Prüfung mit Mikronadeln und die Methode der BROWNSchen Molekularbewegung. Die letztere hat nun PEKAREK (1—3) zur quantitativen Leistung ausgebaut. Die wahre Geschwindigkeit der Br. Mol. Bew. ist nicht meßbar infolge der komplizierten Bahn, die die Teilchen vollführen. Kennzeichnend für die Bewegung ist aber die gerade Verbindungsstrecke zwischen Anfangs- und Endpunkt, resp. ihre Projektion auf die Bildfläche, die „horizontale Verschiebung“ (EINSTEIN, SMOLUCHOWSKI). PEKAREK beobachtet bei entsprechender Vergrößerung die Bahn eines Teilchens (Mikrosomen im Plasma, Körnchen oder

Tröpfchen im Zellsaft) und zählt mit der Stoppuhr zehn „doppelseitige Erstpassagen“, wie Abb. 8 es erläutert; mehrfache, aufeinanderfolgende Übersetzung derselben Rasterlinie wird dabei nicht gezählt. Aus der Zeit, der Größe des Teilchens und der Temperatur errechnet sich dann die absolute Viskosität des Mediums, die wohl auf keine andere Weise so zuverlässig direkt im biologischen Objekt ermittelt wird;

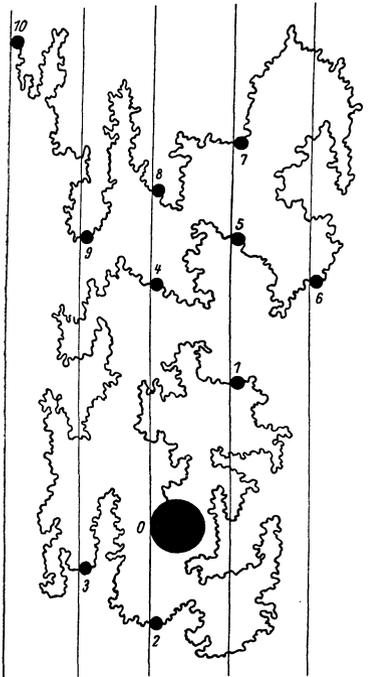


Abb. 8. Bahn eines BROWNSCHEN Teilchens; sie beginnt bei 0 und endet bei 10. (Nach PEKAREK.) Es bedeuten: 1—10 „doppelseitige Erstpassagen“, die vertikalen Striche stellen die Rasterlinien des Okullarrasters vor.

nur muß das Medium in Ruhe und darf seine Zähigkeit nicht allzu hoch sein. — Die Viskosität des Zellsaftes von *Allium* ergibt sich sowohl bei 8° als bei 22° rund zweimal so groß als die des Wassers (2), die des Zellsaftes von *Leptobryum* 1,9mal so groß (3); die des Amöbenedoplasmas ist rund 6mal so groß. Die Messung pflanzlichen Plasmas selbst steht bevor. — Bestimmungen an Gewebszellen nach der Zentrifugemethode bei KOSTOFF.

Viskositätsänderungen werden qualitativ am besten und bequemsten nach WEBERS Plasmolyseformmethode erkannt. Leichte Loslösung bedeutet dabei niedrigere, Festhaften, starkes Fadenziehen und vielbuchtig-konkave „Krampfplasmolyse“ hohe Viskosität. Messung der Rundungszeiten der Protoplaste erhöht die Leistung. So bestätigt sich z. B., daß Narkose die Viskosität des Plasmas herabsetzt.

Die *Plasmolyse-Orte*, d. h. die Stellen, wo die Protoplaste sich von der Zellwand lösen und wo sie haften bleiben, werden, einer Anregung WEBERS (2) folgend, in zahlreichen Arbeiten untersucht. Sie hängen vielfach nicht bloß vom Zufall ab, sondern zeigen Gesetzmäßigkeiten, welche Schlüsse auf Viskosität, Adhäsion oder Kohäsion des Plasmas verheißen. CHOLNOKY (1—3) studiert in einer groß angelegten Versuchsreihe die Verteilung der Plasmolyseorte bei Algen (Conjugaten, *Hormidium*, *Oedogonium*); bei pennaten Diatomeen (1) erscheinen sie recht konstant (Haften an den apikalen Abschnitten der Pleuralseiten, in der Nähe des Raphespaltes, typische Änderung während der Teilung). Beginnen bei kopulierender *Mougeotia* (4) die sich berührenden Zellwandstrecken aufzuquellen und sich zu lösen, dann haften die Proto-

plaste nach Plasmolyse stets an diesen Wandabschnitten. — Die Protoplaste in Blattpalisaden von Helleborus halten (in Zuckerlösung) stets an der an die Epidermis grenzenden Außenwand fest (SCHEITTERER), Äthernarkose hebt diesen „negativen Plasmolyseort“ auf (Viskositätsverminderung!). In Drüsenköpfchen von Geraniumblüten wechselt der Plasmolyseort gesetzmäßig mit dem Entwicklungsstadium (GICKLHORN [1]). Bei auswachsenden Spirogyrazellen aus Winterkulturen haftet das Plasma an jenen Membranstellen besonders stark, die im Wachstum begriffen sind (GRATZY und WEBER), — und ähnliche Gesetzmäßigkeiten gelten wohl recht allgemein.

Permeabilität. Lebendes Plasma ist *semipermeabel*, d. h. völlig leicht durchlässig für Wasser, schwer oder nicht durchlässig für viele im Wasser gelöste Stoffe. Dies alte Schema gibt aber nur den ersten Umriß. Tatsächlich ist auch der Diffusionswiderstand für Wasser keineswegs so gering, die *Wasserpermeabilität* (WP.) des Plasmas nicht so unbegrenzt hoch. Die WP. ist für verschiedene Protoplasmen auffällig ungleich, wobei die Unterschiede spezifisch für die Objekte und weitgehend unabhängig von den Außenbedingungen bestehen. Die absolute Größe der WP. läßt sich im Plasmolyseversuch bestimmen, und zwar aus der Geschwindigkeit des Wasseraustrittes aus dem Protoplasten in hypertonen Lösungen bekannter Stärke (HUBER und HÖFLER, Ref. [1, 4]). Wenn auf plasmometrischem Wege die kurvenmäßige Festlegung des zeitlichen Verlaufes der Volumverkleinerung gelingt, so kann man daraus für jeden Moment das osmotische Gefälle von der Außenlösung zum Zellsaft berechnen; diesem ist das Tempo der Volumänderung proportional. Durch Bezug auf die Zeiteinheit (in Minuten) und Einheit des Gefälles (in Grammol.) folgen daraus die *Eintrittskonstanten*. Sie sind z. B. für

Majanthemum bifolium	0,2	Chiloscyphus pallescens	1,9
Spirogyra nitida	0,6	Zygnema „velox“	6,0
Salvinia auriculata	0,7	Vallisneria spiralis	8,3

Nun ließ sich beweisen, daß das Eintrittstempo (zumindest bei den langsam plasmolysierenden Objekten) durch den Widerstand bestimmt ist, den das Plasma dem Durchtritt des Wassers entgegensetzt (nicht durch denjenigen der Zellwand gegen den Durchtritt der gelösten Molekel). Die Eintrittskonstanten sind daher sehr annähernde Maße der Wasserpermeabilität des Plasmas.

Erstmalig gelingt nun der quantitative Vergleich der Durchlässigkeit für Wasser mit der für gelöste Stoffe. Für Stengelhypodermiszellen von Majanthemum ist beispielsweise die WP. etwa 150mal größer als jene für Harnstoff, um 1000mal größer als jene für Rohrzucker.

Auch aus dem Tempo der Deplasmolyse kann die WP. bestimmt werden. DE HAAN mißt auf diesem Wege die WP. der Innenhautzellen von Zwiebelschuppen. Er gelangt zur wichtigen Feststellung, daß sie

während des Verlaufes der Deplasmolyse im Wasser zunimmt, wohl im Zusammenhang mit der Aufquellung des Plasmas. Die Versuchstechnik ist vervollkommenet durch kinematographische Aufnahme und nachträgliche Messung zahlreicher Zellen am projizierten Bild.

Die *Permeabilität für gelöste Stoffe* quantitativ zu erfassen, ist seit zwei Jahrzehnten Programm und Aufgabe der Plasmaforschung. Wichtige Beiträge im Berichtsjahr bringen die Versuche COLLANDERS und seiner Mitarbeiter. Bei Rhoeozellen, dem klassischen Objekt, liegt die Permeationskonstante für Ammoniak bei 200—2000, für Essigsäure bei 20—60. Die Bestimmung, die direkt nicht möglich wäre, gelang aus der Deplasmolysegeschwindigkeit in Lösungen von Ammoniumacetat, aus welchem praktisch allein die hydrolytisch abgespaltenen Essigsäure- und NH_3 -Moleküle durch das Plasma permeieren. Orientierend ergab sich für Milchsäure $P = \text{ca. } 2$, für Buttersäure P um 200 (die Werte gelten für die undissoziierten Moleküle). Für Harnstoff ist vergleichsweise $P = 0,059$, für Glycerin $P = 0,260$ (BÄRLUND). — Undissoziierte Moleküle der freien Alkaloidbasen permeieren sehr leicht, Alkaloidkationen dagegen nicht oder nur sehr schwer, auch bei Fontinaliszellen, die bisher als Ausnahme galten. (COLLANDER und SOMER).

Schließzellen sind für Glycerin und Harnstoff viel stärker permeabel als die übrigen Zellen der Epidermis ((WEBER [4], SCHEITTERER und WEBER [2]), doch nur während der Funktionsperiode, nicht vorher an jungen und nachher an vergilbenden Blättern (beobachtet bei *Ranunculus ficaria*, WEBER [6])). Starke größenordnungsmäßige Permeabilitätsdifferenzen bestehen also nicht nur für Protoplasten verschiedener Gewebe desselben Organs (HÖFLER und STIEGLER), sondern auch für funktionell (und morphologisch) unterschiedene Elemente desselben Gewebes.

WEIXL-HOFMANN mißt plasmometrisch die Salzdurchlässigkeit an Stengelhautzellen von *Lamium purpureum*. Für KCl liegt P im Mittel um 0,04—0,06. Die Salzdurchlässigkeit ist nicht, wie vielfach angenommen, erst durch die schädliche Wirkung der reinen, nicht äquilibrierten K-Salzlösung bedingt, sondern ist sicher schon dem nicht geschädigten Plasma eigen; sie geht bei längerer Versuchszeit, ganz wie nach FITTING bei Rhoeo, erheblich zurück¹.

¹ *Ohmscher Widerstand des Plasmas*. OSTERHOUT hat früher die Leitfähigkeit von Laminariascheibchen als direktes Maß der Elektrolytpermeabilität der Zellen betrachtet; die Ansicht konnte der Kritik (STILES u. a.) nicht völlig standhalten. Von zahlreichen neuen bioelektrischen Arbeiten aus OSTERHOUTS Schule sei hier nur auf BLINKS' direkte Bestimmung des Ohmschen Plasmawiderstandes verwiesen. Dieser ist bei *Valonia ventricosa* etwa 10000 Ohm pro Quadratcentimeter oder höher (gemessen bei einem Potential von 10—100 Millivolt), bei *Nitella* 100000—700000 Ohm.

SCHÖNFELDER setzt an *Beggiatoa mirabilis* RUHLANDS und HOFMANNS Versuche fort; sie findet durchgreifende Beziehungen zwischen Molekülgröße und Permeiervermögen, die auch für andere Objekte gelten sollen, wenn man zwei Reihen aufstellt, eine für fettlösliche und eine für fettunlösliche Stoffe (RUHLAND, neue Fassung der Ultrafiltertheorie). Sie bespricht ferner ausführlich die Stellung ihrer Befunde zur „Adsorptionstheorie“ der Permeabilität.

Gegenüber der Vorherrschaft osmotischer Methoden ist von Bedeutung, daß COLLANDER (1) in einer großen, auf Jahre berechneten Versuchsreihe die quantitative Bestimmung der Permeation endosmierender Stoffe durch direkte chemische Analyse des Zellsaftes unternimmt. Freilich sind nur wenige Objekte verwendbar, große zönozytische Zellen, deren Zellsaft sich abzapfen läßt. Amerikanische Forscher haben *Valonia*, *Halicystis*, *Nitella* verwendet; COLLANDER arbeitet mit *Chara ceratophylla* aus dem Brakwasser des finnischen Meerbusens; der erste Teil bringt die Analyse des normalen Zellsaftes¹.

Einen methodisch ganz neuen Weg beschreitet endlich HOLDHEIDES richtunggebende Arbeit über die *Plasmoptyse* bei *Hydrodictyon* (vgl. JOST). Bringt man Netze dieser Alge in 50—70proz. Methyl- oder Äthylalkohol, so zerplatzen die Zellen in wenigen Sekunden. Ähnlich wirken einige (wasserlösliche) höhere Alkohole, Azeton und dessen Derivate Azetol und Azetonylazeton. All diese Stoffe dringen, wie eindeutig bewiesen wird, rascher durch das lebende Plasma in die Vakuole, als das Wasser heraus kann. Sie erhöhen so den Innendruck, bis die Zelle gesprengt wird. Wird *Hydrodictyon* erst in 12proz. Rohrzucker plasmolysiert, dann in 12proz. Rohrzucker, der in 50proz. Methylalkohol gelöst ist, gebracht, so erfolgt rascheste Deplasmolyse. Wirkt letztere Lösung direkt auf die Zellen, so tritt nicht etwa durch den Zucker Plasmolyse, sondern durch den Alkohol *Plasmoptyse* ein. Die Tatsache, daß Stoffe, wie Azetonylazeton (Mol. Vol. 155) rascher durch das Plasma gehen als Wasser (Mol. Vol. 23), widerspricht der Ultrafiltertheorie RUHLANDS in ihrer alten Form (HOLDHEIDE [1]), während die Ergebnisse (HOLDHEIDE [2]) mit einer entsprechend weit gefaßten „Adsorptionstheorie“, wie sie auch SCHÖNFELDER heranzieht, vielleicht verträglich sind. Einer hohen Wasser- entspricht auch eine hohe Alkoholpermeabilität des Plasmas (Vergleich von *Vallisneria* und *Salvinia*).

Hautschichtenproblem. Liegt der Widerstand, den das Plasma dem Durchtritt gelöster Stoffe bietet, im ganzen Plasma oder nur in

¹ Alle Salze finden sich in höherer Konzentration als im umgebenden Medium. Am stärksten wird (wie bei *Valonia*) K und von Anionen NO₃ und PO₄ gespeichert. Der Mechanismus der *Stoffspeicherung entgegen dem Diffusionsgefälle* ist ein — bis heute ungelöstes — Hauptproblem der Zellphysiologie, das, zumal in Amerika, in lebhafter Bearbeitung steht (S. C. BROOKS, HOAGLAND).

bestimmten Schichten? Die Frage ist alt, doch wie PLOWE zeigt, noch keineswegs restlos gelöst. Neue Aufschlüsse bringt hier die mikrochirurgische Untersuchung¹. CHAMBERS und HÖFLER konnten bei Alliumzellen die Vakuolenwandung, den DE VRIESSchen *Tonoplasten*, mechanisch isolieren. Er erweist sich als ein *Häutchen aus einer mit Wasser nicht mischbaren Flüssigkeit*, die starke Oberflächenspannung gegen wäßrige Lösung besitzt; er ist kein Niederschlagshäutchen, kein Koagulationsprodukt. Der Tonoplast ist im frisch isolierten Zustand semipermeabel und nach dem physikalischen Verhalten (Benetzbarkeit mit Paraffinöl und Olivenöl, Löslichkeit in Chloroform) höchstwahrscheinlich lipoider Natur. Er ist vom Binnenplasma mechanisch stärker differenziert als die äußeren Plasmagrenzschichten. Der Tonoplast könnte, wie Ref. (5) hervorhebt, allein schon Hauptträger des Permeationswiderstandes sein.

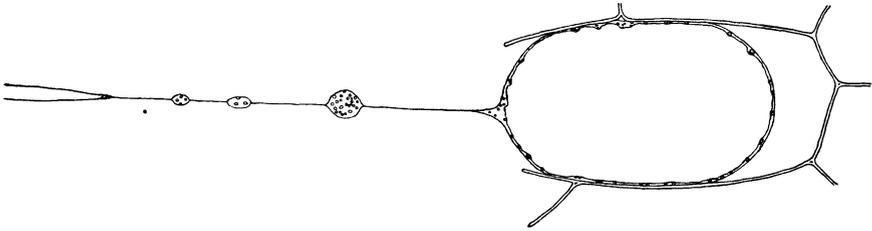


Abb. 9. Nach PLOWE: *Protoplasma* 12, 204 (1931).

PLOWE schreibt dagegen auch der Außengrenzschicht, für die sie den zweckmäßigen Namen *Plasmalemma* einführt, spezifisch hohen Widerstand zu, dem *Mesoplasma* keinen oder nur geringen. Direkt anatomisch nachzuweisen vermag sie das Plasmalemma nach Plasmolyse. Zieht man mit der Mikronadel aus dem Plasma Stränge aus, so sieht man alsbald das Plasma längs dieser zu Tröpfchen zusammenfließen (Abb. 9). Bestünde der Strang aus einer einheitlichen Flüssigkeit, so würde er durch Oberflächenkräfte in getrennte Tröpfchen zerfallen; der verbindende Faden wird also aus anderer Masse bestehen als der Inhalt der Tröpfchen, wahrscheinlich eben aus Plasmalemma. — Bei Mikroinjektion wäßriger Farbstofflösung (Bromkresolpurpur u. a.) ins Plasma verbreiten sich diese nur bis an die innere und äußere Hautschicht, ohne sie zu durchdringen, bei Injektion in die Vakuole nur von innen bis an den Tonoplasten. Die Technik der Mikroinjektion ist heute entwickelt genug, Lösungen eindeutig ins Plasma oder in den Zellsaft einzuführen. Bei Verwendung von Indikatorfarbstoffen sind plasmatische und vakuoläre Injektion auch am Farbenumschlag zu unterscheiden.

¹ Untersucht werden vor allem plasmolysierte und nachher durch Rasiermesserschnitt eröffnete Zellen, in die sich die Mikroinstrumente ohne Hindernis einführen lassen (vgl. Abb. 9).

Die Plasmahautschichten sind also anatomisch nachgewiesen und ihre Bedeutung als osmotische Membranen in hohem Grad wahrscheinlich gemacht. Für die Stoffwechselfysiologie der Zelle ist prinzipiell wichtig die Tatsache, daß zwischen Binnenplasma und Zellsaft (zumindest in vielen Fällen) ein flüssiges Lipoidhäutchen sich ausspannt, das zweifellos selektiv-permeable Eigenschaften besitzt. *Eintritt* gelöster Stoffe durchs Plasmalemma bis in das Plasma und *Durchtritt* bis in den Zellsaft, bisher in der Permeabilitätslehre vielfach vermengt, müssen klar unterschieden werden (Ref. [5]).

Über **Vitalfärbung** sei auf GICKLHORNS (2) umfassenden Sammelbericht verwiesen. — Wir unterscheiden bekanntlich vitale Zellsafftfärbung und vitale Färbung des Zytoplasmas selbst. Aufnahme und Speicherung von Brillantkresylblau im Zellsaft von Nitella wird von IRWIN weiter experimentell und theoretisch studiert (vgl. auch OSTERHOUT). Erste Vitalfärbungsstudien an Meeresalgen bei PRÁT (3); isolierte Tonoplasten von Chaetomorpha werden stärker gefärbt als Vakuolen in normalen Zellen; Physoden von Braunalgen speichern Anilinfarbstoffe (Methylenblau usw.) auch aus starker Verdünnung.

Das Plasma selbst färben z. B. Eosin und Erythrosin. Es ist eine alte Frage, ob das Plasma im intakt lebenden Zustand die Farbstoffe aufnimmt oder erst bei vorgeschrittener degenerativer Veränderung. Die Frage wird von STRUGGER geklärt. Der Protoplast (von Allium) erleidet im Lauf der Anfärbung mit Erythrosin typische Veränderungen, die klar zutage treten, wenn man die Zellen in den einzelnen Stadien mit n-KNO₃ plasmolysiert. Schon bei noch nicht sichtbarer Färbung wird die Plasmolyseform konvex; bei leichter Rosafärbung zeigt sich das Eintrittsvermögen des Salzes ins Plasma erhöht und das K bewirkt Aufquellung von Plasma und Kern, während der Tonoplast noch undurchlässig ist (Kappenplasmolyse); später verkleinert sich die Vakuole allein, indem das stark aufquellende Plasma den ganzen Raum zwischen ihr und der Wand erfüllt (Tonoplastenplasmolyse); nachher wird der Zellkern irreversibel im kolloidchemischen Sinn und schließlich hat das Zytoplasma bei intensiver Anfärbung seine Quellfähigkeit verloren, so daß bei der Verkleinerung des Tonoplasten Plasmoschise erfolgt; im Endstadium sind Tonoplast und Plasma erstarrt. — Prinzipiell wichtig ist, daß hier typische Stadien des Absterbeprozesses protoplasmaphysiologisch charakterisiert werden.

Über die **Pathologie des Protoplasten** hat KÜSTER (2) die erste Gesamtdarstellung gegeben, die vielseitig zu weiterer Forschung anregt.

Hier kann bloß ein Einzelbeispiel herausgegriffen werden, die *Spontankontraktion der Vakuolen*, die — in mechanisch noch durchaus nicht verständlicher Weise — in Wasser oder (osmotisch so gut wie unwirksamer) Neutralrotlösung erfolgt (KÜSTER, WEBER, GICKLHORN). Bei Elodea tritt sie in der Lösung dieses Vitalfarbstoffes in Leitungswasser ein, in der in destilliertem Wasser nicht; beim Übertragen in ersterer Lösung erscheint sie aber nachträglich, wie KUNZE zeigt, immer dann, wenn ein p_{H} -Wert von 7,2 überschritten wird. Dabei bleibt das Plasma zwischen Zellwand und Tonoplast am Leben und strömt weiter. — Die Kontraktion bei Alliumzellen in reinem Wasser erfolgt in erster Linie auf Wundreize (im Umkreis von Schnittwunden) und der „Systole“ kann überraschenderweise spontan eine Wiederausdehnung, eine „Dia-

stole“ der Vakuolen folgen (KEIL), wobei das Zytoplasma noch lebt und sich in hypertotonischer Lösung immer noch äußere Plasmolyse erzielen läßt. — An abgefallenen, noch lebensfrischen Blütenblättern von *Thea japonica* tritt allgemein ganz von selbst, d. h. ohne Verwundung oder sonstigen Eingriff Spontankontraktion ziemlich starken Grades ein, wie's scheint als eine physiologische Alterserscheinung. Wird plasmolysiert, so erfolgt außen im vorher homogenen Zytoplasma eine auffällige, doch reversible *Entmischung* (WEBER [3], vgl. [5]).

Pathologische Veränderungen an Chloroplasten von Farnprothallien schildert GRATZY, solche bei *Spirogyren* CHOLNOKY (4) und GRATZY und WEBER.

Resistenz. Das vergleichende Studium der Empfindlichkeit resp. Resistenz pflanzlicher Zellen und Protoplaste wird von verschiedenen Seiten planmäßig in Angriff genommen und verdichtet sich — wie's scheint, eben im Berichtsjahr 1931 — zu einer Hauptarbeitsrichtung. Wo der Angriffspunkt der schädigenden Außeneinflüsse nachweislich in der lebenden Substanz selbst liegt, ist direkter Anschluß an die Protoplasmatik gegeben.

Aus zahlreichen Arbeiten über *Giftwirkung* sei die Untersuchungsreihe von STILES (1—3) hervorgehoben, der mit exakter Methodik die relative Giftwirkung verschiedenartiger Substanzen studiert. Vergleichswerte der Giftigkeit normaler Alkohole sind z. B. (an Kartoffelzellen):

Methyl- alkohol	Äthyl- alkohol	Propyl- alkohol	Butyl- alkohol	Amyl- alkohol	Hexyl- alkohol	Heptyl- alkohol	Octyl- alkohol
1,0	2,6	6,4	15,2	71	236	842	2056

ALBACH untersucht an Rhoeozellen die Schädlichkeit der Deplasmolyse. Junge Zellen sind widerstandsfähiger als alte. Langsames Tempo vermindert, langer Aufenthalt im Plasmolytikum und stärkerer Plasmolysegrad erhöht die Schädlichkeit, desgleichen auffälligerweise ein längeres Wässern der Schnitte vor dem Versuch. Eine sehr allmähliche Plasmolyse und Deplasmolyse (5 Stufen bis zur Endkonz. von $\frac{1}{2}$ Mol Zucker) wird von allen Zellen überlebt. — WEBER (7) stellt für die *Plasmolyseresistenz* ein Prinzip auf, dem weitester Gültigkeits- und Anwendungsbereich zukommt: Je schwerer der Protoplast sich plasmolytisch von der Zellwand löst, desto mehr schädigt die Plasmolyse. Je größer also das „Haftvermögen“, desto kleiner ist die Plasmolyse-resistenz. — Die merkwürdige Beobachtung, daß Narkose die Zellen von *Spirogyra* widerstandsfähiger macht gegen plasmolytische Eingriffe, findet so ihre Erklärung. Die Narkose setzt die Plasmaviskosität herab. Je kleiner diese aber, zumal in den Grenzschichten, wird, desto leichter und schadloser gelingt die plasmolytische Loslösung von der Zellmembran.

Während die meisten anderen Protoplasten ohne Gefährdung des Lebens plasmolysierbar sind, so daß ja die Plasmolyse die üblichste Lebensreaktion darstellt, vertragen viele *Rotalgen*, wie es scheint, die meisten, das Plasmolysieren überhaupt nicht (Ref. [2]).

Gegen Süßwasser und verdünntes Seewasser sind die Zellen der Meeresalgen sehr ungleich resistent¹. Während die meisten fädig und einschichtig-flächig gebauten Rotalgen darin in wenigen Minuten getötet werden, hält z. B. *Antithamnium cruciatum* darin durch etliche Stunden schadlos aus (Ref. [3]). Bei dieser Alge besitzen die Chromatophoren die Fähigkeit zu reversibler osmotischer Volumänderung.

Wirken auf Meeresrotalgen (*Rhodomela* und *Trailiella* aus Helgoland) unvollständige Salzgemische ein, denen gewisse Komponenten des natürlichen Seewassers fehlen, so schädigt Ca-Mangel am schnellsten, später Mg-, dann K-Mangel (ZELLER). „Ist Mg-Mangel die Todesursache, so beginnt das Absterben nicht wie sonst von der Spitze, sondern von der Mitte oder Basis der Zweiglein aus.“

FEICHTINGER untersucht (an Keimwurzeln von *Crepis*) mit radioaktiven Präparaten die Wirkung von α - und β -Strahlen auf das Protoplasma. Die Wirkung beider ist wahrscheinlich qualitativ gleich: werden gleiche Energiemengen absorbiert, d. h. gleichviel Ionen erzeugt, so zeigen sich gleiche Bilder mikroskopischer Veränderung.

Hitze-, Kälte- und Trockenresistenz werden seit langem vielfach untersucht.

Wenn diejenigen eigentlich *vitalen Vorgänge* in Zelle und Plasma, die der physiko-chemischen Analyse zur Zeit noch nicht oder kaum mit Erfolg zugänglich sind, im vorliegenden Bericht nur kurze Behandlung finden, so liegt darin nichts weniger als eine Unterschätzung ihrer Bedeutung im Rahmen der Zellphysiologie.

Über deskriptiv-entwicklungsanatomische Zellforschung, über Polarität der Zelle u. a. vgl. die Abschnitte 1 und 15 dieser Fortschritte.

Die **eigentliche Reizphysiologie der Zelle** steht erst in den Anfängen². Grundlegend ist hier FITTINGS große Versuchsreihe aus den Vorjahren an *Vallisneria* über *Dinese*, das ist Auslösung von Rotationsströmung in vorher ruhenden Zellen. — Kurzwelliges Ultraviolett, im Bereich um und unter 300μ , ist auch photodinetisch — wie nekrotisch — besonders wirksam (NOETHLING und ROCHLIN). KOK findet (in makrophysiologischen Versuchen), daß *Vallisneria*blattstreifen mit strömenden Zellen Lithiumsalze und Koffein nicht schneller diffundieren lassen als solche mit ruhenden Zellen.

¹ Auffällig ist die Beobachtung, daß auch gewisse Zellen von Landpflanzen in Wasser einen „Hypotonietod“ erleiden: Blütenblattzellen von *Begonia semperflorens* sterben darin binnen 8—10 Stunden (SCHEITTERER u. WEBER [1]).

² Auf taktische Bewegungen der Protisten ist hier nicht einzugehen.

Ein neuartiger Beitrag zur Kenntnis der Plasmaströmung ist der von PEKAREK und FÜRTH. Die Richtung der Strömung zeigt im Elodeablatt nicht regellose Verteilung, sondern wie mit großem statistischen Apparat erwiesen wird, ist gleichsinnige Rotation in benachbarten Zellen bevorzugt; die Größe des Effektes wird jeweils zahlenmäßig ausgedrückt.

Eine wichtige Klasse echter Reizvorgänge, die vielfach noch der analysierenden Bearbeitung harret, stellen die *gerichteten Plasmaverlagerungen* dar. In allgemeinsten Verbreitung findet sich z. B. nach Plasmolyse *Plasmasytrophe*, d. h. eine Ballung des lebenden Plasmas samt seinen Einschlüssen um den Zellkern. Über Formverlauf und äußere Ätiologie hat GERM vorläufig berichtet. PRÁT (1) studiert die Erscheinung mit Zeitrafferaufnahmen. Bei Elodea zeigen die Chloroplasten von vornherein eine Vibrationsbewegung, die bei einfacher Beobachtung nicht wahrzunehmen ist. Sytrophe setzt hier schon vor dem Perfektwerden der Plasmolyse ein. In Moosblattzellen (bei *Plagiothecium*) beginnt sie erst viel später. —

Die Physiologie der Zelle bietet noch überall das Bild des Werdenden. Die Protoplastik als Kernstück soll Ansatzpunkte für immer neue Zweige der Forschung gewähren. Auf die diosmotischen Eigenschaften des Plasmas baut sich als klassisches Kapitel der Zellphysiologie die Lehre von den *osmotischen Zustandsgrößen*. Nur hier ist schon gelungen, was überall erstrebt wird, auch Teilen der Makrophysiologie die gesicherte zellphysiologische Grundlage zu geben. Über Fortschritte im Berichtsjahre vgl. den Abschnitt Wasserumsatz (HUBER).

Literatur.

- ALBACH: Protoplasma (Berl.) 12 (1931).
 BÄRLUND: Acta bot. Fenn. 5 (1929). — BLINKS: J. gen. Physiol. 13, 14 (1930/31).
 CHAMBERS u. HÖFLER: Protoplasma (Berl.) 12 (1931). — CHOLNOKY: (1—3) Ebenda 11, 12 (1930/31). — (4) Arch. Protistenkunde 75 (1931). — COLLANDER: Acta bot. Fenn. 6 (1930). — COLLANDER, TURPEINEN u. FABRITIUS: Protoplasma (Berl.) 13 (1931). — COLLANDER u. SOMER: Ebenda 14 (1931).
 FEICHTINGER: Protoplasma (Berl.) 14 (1931). — FITTING (Jb. Bot. 64, 67, 70 (1925—1930); Z. Bot. 23 (1930).
 GERM: Ber. dtsh. bot. Ges. 49 (1931). — GICKLHORN: (1) Protoplasma (Berl.) 12 (1931). — (2) Erg. Biol. 7 (1931). — GRATZY: Protoplasma 14 (1931). — GRATZY u. WEBER: Ebenda 12 (1931).
 HAAN, DE: Proc. Kon. Ak. Amsterdam 34 (1931). — HEILBRUNN: Protoplasma-Monogr. 1 (1928). — HOAGLAND: Contrib. Mar. Biol. Nr. 11 (1930). — HÖFLER: (1) Jb. Bot. 73 (1930). — (2) Z. Bot. 23 (1930). — (3) Österr. Bot. Z. 80 (1931). — (4) Protoplasma (Berl.) 12 (1931). — (5) Ber. dtsh. bot. Ges. 49 (1931). — HÖFLER u. STIEGLER: Protoplasma (Berl.) 9 (1930). — HOLDHEIDE: (1) Biol. Zbl. 50 (1930). — (2) Planta (Berl.) 15 (1931). — HUBER u. HÖFLER: Jb. Bot. 73 (1930).

- ILJIN: Protoplasma (Berl.) **13** (1931). — IRWIN: J. gen. Physiol. **13**, **14** (1930/31).
JOST: Rep. proc. of the 5 Intern. Bot. Congr. Cambridge **1931**.
KEIL: Protoplasma (Berl.) **10** (1930). — KIESEL: Protoplasma-Monogr. **4** (1930). — KOK: Proc. Kon. Ak. Amsterdam **34** (1931). — KOSTOFF: Protoplasma (Berl.) **11** (1930). — KÜSTER: (1) ABDERHALDENS biologische Arbeiten **11**, 1. Teil (1924). — (2) Protoplasma-Monogr. **3** (1929). — KUNZE: Protoplasma (Berl.) **12** (1931).
NOETHLING u. ROCHLIN: Planta (Berl.) **14** (1931).
OSTERHOUT: J. gen. Physiol. **13**, **14** (1930/31); Biol. Rev. Cambridge philos. Soc. **6** (1931).
PEKAREK: (1) Protoplasma (Berl.) **10** (1930). — (2) Ebenda **11** (1930). — (3) Ebenda **13** (1931). — PEKAREK u. FÜRTH: Ebenda **13** (1931). — PLOWE: Ebenda **12** (1931). — PRÁT: (1) Rep. proc. of the 5 Intern. Bot. Congr. Cambridge **1931**. — (2), (3) Protoplasma (Berl.) **12**, **13** (1931).
RUHLAND: Rep. proc. of the 5. Intern. Bot. Congr. Cambridge **1931**.
SCHEITTERER: Protoplasma (Berl.) **10** (1930). — SCHEITTERER u. WEBER: (1) Ebenda **10** (1930). — (2) Ebenda **11** (1930). — SCHÖNFELDER: Planta (Berl.) **12** (1930). — STILES: Ebenda **11** (1930). — STILES u. STIRK: (1) Ebenda **13** (1931). — (2) Ebenda **13** (1931).
WEBER: (1) ABDERHALDENS Biologische Arbeitsmeth. **11**, 2. Teil (1924). — (2) Protoplasma (Berl.) **7** (1929). — (3) Ebenda **10** (1930). — (4) Ebenda **10** (1930). — (5) Ebenda **11** (1930). — (6) Ebenda **14** (1931). — (7) Ebenda **14** (1931). — WEIXL-HOFMANN: Ebenda **11** (1930).
ZELLER: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. I, **140** (1931).

9. Der Wasserumsatz in der Pflanze¹.

Von B. HUBER, Darmstadt.

Mit 1 Abbildung.

I. Allgemeines.

Über die „*osmotischen Zustandsgrößen*“, die wir zur Kennzeichnung der Wasserverhältnisse der Pflanzen brauchen, ist seit längerem eine begriffliche Klärung erreicht, deren Aneignung dem Außenstehenden leider durch unnötige terminologische „Reformen“ erschwert wird². Wir halten uns im folgenden an die eingebürgerten Bezeichnungen „Osmotischer Wert“ und „Saugkraft“, wobei wir mit WALTER ([1] S. 83) auf dem Standpunkt stehen, daß ersterer beliebig im Konzentrationsmaß (Grammol) wie durch den zugehörigen osmotischen Druck (also in Atmosphären) ausgedrückt werden kann.

Über den theoretischen Vorrang der einen oder anderen Größe ist zwischen WALTER und URSPRUNG eine Diskussion entbrannt, die vor allem durch die Kritik der bisherigen Meßmethoden und Messungsergebnisse bedeutsam geworden ist: WALTER hat für seine ausgedehnten Bestimmungen des osmotischen Wertes die in Deutschland bisher wenig beliebte kryoskopische Methode eingebürgert, während URSPRUNG und seine Schüler die Saugkraft von Zellen und Geweben bestimmen, indem sie jene Rohrzuckerkonzentration suchen, in der sich die Projektionsfläche oder der Umfang von Zellen, die Länge oder Dicke von Gewebestreifen nicht ändert. Während nun theoretisch die Saugkraft erst bei vollständiger Entspannung der Membran die Höhe des osmotischen Wertes (in Atmosphären) erreichen kann, hat die praktische Saugkraftbestimmung mehrfach Werte geliefert, die weit über den kryoskopischen liegen. Spezielle Vergleichsversuche, die in steigender, aber noch immer unzureichender Zahl vorliegen, lassen die Widersprüche allerdings seltener erscheinen, als man anfangs glaubte. So hat

¹ Ich knüpfe an meine Darstellung des Wasserhaushaltes an (HUBER [1]), erwähne aber Arbeiten von 1929/30 nur, soweit es der Zusammenhang fordert.

² Pädagogisch besonders erschwerend wirken die drei verschiedenen Nomenklaturen in den drei letzten Auflagen des Bonner Lehrbuchs. Wir möchten hier nur vor dem Namen „Saugung“ statt Saugkraft warnen, weil der Name bereits in der gesamten Potometerliteratur zur Bezeichnung der Saugleistung (Saugung n cmm/min) vergeben ist, aus der auf eine veranlassende Saugkraft geschlossen wird. Bei den übrigen Vorschlägen handelt es sich um Geschmacksfragen.

OPPENHEIMER (3) in 12 Fällen zwischen den kryoskopisch und grenzplasmolytisch bestimmten osmotischen Werten Übereinstimmung gefunden, wenn man die Volumkorrektur zwischen turgeszenter und entspannter Zelle berücksichtigt. S. GEHLER hat zwischen Saugkraft und Grenzplasmolysewert keine sicheren Fälle von Überschneidung feststellen können. PISEK und CARTELLIERI sowie H. HEILIG finden zwar einen unverkennbaren Parallelismus zwischen Saugkraft und osmotischem Wert des Preßsafts, doch liegen die Saugkraftwerte mehrfach unzweideutig über den Preßsaftwerten. PISEK und CARTELLIERI denken an einen konstanten Fehler, der darin zum Ausdruck kommt, daß auch nach tagelanger Wassersättigung ein nicht verschwindender Saugkraftrest gemessen wird. Der größte Widerspruch klafft zweifellos in den Angaben über die osmotischen Zustandsgrößen der Koniferennadeln, wo Saugkraftangaben bis zu 83 Atm. Preßsaftkonzentrationen von höchstens 34 gegenüberstehen. URSPRUNGS Schüler MALIN hat nun eine große Zahl von Koniferenmessungen in ausführlichster Form mitgeteilt, so daß man in das Zustandekommen der Zahlenwerte Einblick hat.

Auf die Diskussion der möglichen Fehlerquellen beider Methoden, in die außer URSPRUNG und WALTER auch OPPENHEIMER, DIXON, PRINGSHEIM, ERNEST u. a. eingegriffen haben, kann hier nicht eingegangen werden. Besondere Beachtung hat die *Dehnbarkeit der Membran* gefunden, weil diese in erster Linie über die Eignung eines Objektes zur Saugkraftmessung entscheidet. Verhältnismäßig hohe Dehnbarkeit besitzen außer jungen Trieben Xerophyten, wohl als Anpassung an die hohen Wassergehaltsschwankungen des Standorts. Der verschiedenen Dehnbarkeit der Membranen entsprechende chemische Unterschiede konnte PRINGSHEIM nicht finden, dagegen hat HEYD an der Haferkoleoptile einen höchst bemerkenswerten Einfluß des „Wuchsstoffes“ auf die plastische Dehnbarkeit nachgewiesen (s. Reizphysiologie!). Übereinstimmend wird nun von allen Untersuchern das Vorkommen von Überdehnungen über die Elastizitätsgrenze angegeben. Überdies glaubt OPPENHEIMER (1) mit steigendem Druck keine proportionale, sondern eine ziemlich rasch abklingende Dehnung zu finden, doch hat er übersehen, daß die Proportionalität zur dehrenden Kraft nach der physikalischen Ableitung für das Volumen gelten soll, so daß für die von ihm verfolgte Änderung der linearen Dimensionen eine Exponentialkurve zu erwarten ist, der seine Befunde weniger widersprechen. Neue Saugkraftmeßmethoden haben ARCICHOWSKI und Mitarbeiter beschrieben.

Bekanntlich spielt sich alles aktive Leben nur bei ziemlich hoher Wassersättigung ab. WALTER (2) hat zur Bezeichnung dieses Sättigungsgrades den zweckmäßigen Namen *Hydratur* vorgeschlagen; er spricht demnach von hoher und niederer Hydratur sowie von Pflanzen

konstant hoher (homoiohydre) und stark wechselnder Hydratur (poikilohydre Pflanzen). Zu letzteren gehören alle Pflanzen, die im vegetativen Zustand zeitweiliges Austrocknen vertragen. Diese Fähigkeit besitzen nach neueren Erfahrungen auch eine Anzahl höherer Pflanzen, vor allem die flachwurzelnende *Carex physodes*, die im heißen Sandbad der mittelasiatischen Wüsten (Bodentemperaturen bis 80°) im Sommer schadlos völliger Austrocknung anheimfällt und während der Winterregen zu neuem Leben erwacht (VASSILJEV), ferner *Ramondia Nathaliae* (ČERNIAWSKI, WALTER [2]), sowie einige Laubfarne (ILJIN, WALTER) und Selaginellaarten u. a. (vgl. KELLER, S. 89, Anm. 2).

II. Wasseraufnahme.

Gehen wir in der Besprechung der einzelnen Phasen des Wasserumsatzes zuerst auf die *Wasseraufnahme* ein, so verdient hervorgehoben zu werden, daß die morphologische Kenntnis und Beschreibung der aufnehmenden Organe seit den vorbildlichen Darstellungen von WEAVER zur selbstverständlichen Voraussetzung auch physiologischer Untersuchungen gehört und kaum einer neueren wasserökologischen Arbeit fehlt (MAGYAR, VOLK, HEILIG). VASSILJEV (2) hat aus den zentralasiatischen Sandwüsten spannenhohe Pflänzchen beschrieben, die mit 10 m langen Wurzeln bis zum Grundwasser vorstoßen und erst dann ihr Sproßsystem weiter ausgestalten; sie verwirklichen so einen Typus, den man früher fälschlich in den Wüsten für viel weiter verbreitet gehalten hat. Besonders eigentümliche Aufnahmeorgane beschreibt BURGEFF für gewisse tropische Orchideen, die, jeglicher Wurzelhaare entbehrend, die eindringenden Mycorrhizenpilze in der Zellwand aufgesetzte Zelluloseöhrchen (Buchsen) eindichten und offenbar durch ihre Vermittlung Wasser und Nährsalze von außen aufnehmen. Die wasser- und nährsalzaufnehmende Funktion der Ligula ist durch Versuche von LIEBIG an *Isöetes* neu gestützt worden.

Die Ausarbeitung geeigneter Methoden zur Messung der Bodensaugkraft in den Vorjahren hat zu wichtigen Freilanduntersuchungen über die Saugkräfte natürlicher Böden geführt (STOCKER [2], HARDER, MAGYAR, HEILIG). Die von der Oberfläche her vordringende Austrocknung kann sogar in mitteleuropäischen Trockengebieten in der Wurzelregion zu Saugkräften von weit über 100 Atm. führen. Dabei blieb allerdings unentschieden, bis zu welchen Saugkräften das Bodenwasser durch die Pflanzenwurzeln noch ausgenutzt werden kann¹. STOCKER fand in der ungarischen Alkalisteppe eine ziemlich charakteristische Grenze von 28 Atm., bei deren Überschreitung die Wurzelhaare abgeworfen und die Wurzeln durch Periderm isoliert werden. Bei neuer

¹ [Anm. bei der Korrektur]: Vgl. dazu noch H. GRADMANN: Jb. Bot. 76, 558 (1932).

Befeuchtung werden in der geeigneten Bodenregion rasch neue Saugwurzeln getrieben und Wurzelhaare gebildet. Im Walde erreichte im Laufe einjähriger Kontrolle die Bodensaugkraft nie mehr als 3,5 Atm.

Die Frage der Aufnahme von Wasserdampf durch Pflanzen wurde von MÄGDEFRAU mit der nötigen methodischen Sorgfalt (peinlich konstante Temperatur zur Vermeidung von Kondensationen!) erneut geprüft. Die Tatsache der Aufnahme konnte für eine Reihe von Moosen und Samenpflanzen sichergestellt werden, und zwar selbst dann, wenn die Dampfsättigung nur 97,8% betrug; der Dampf ermöglicht z. B. die Keimung von Getreide und die Weiterentwicklung zentimetergroßer zu spannenhohen Pflänzchen. Die Ausdehnung der Versuche auf weitere Pflanzentypen wäre erwünscht.

III. Wasserabgabe.

Zur Bestimmung der natürlichen Transpiration im Freiland hat sich die Schnellwägung abgeschnittener Pflanzenteile fast allgemein eingebürgert und vervollkommt. Die Angabe von IWANOFF, daß die Aufhebung des Kohäsionszuges im Stengel dabei zu einem Transpirationsanstieg führen kann, wurde mehrfach bestätigt (KAMP, FIRBAS, RICHTER und STRACHOV, während STOCKER [1] und SCHRATZ [1] nach dem Abschneiden meist von Anfang an einen Transpirationsabfall finden). Die Russen suchen neustens die Fehlerquelle zu vermeiden, indem sie das Abschneiden unter flüssiger Kokosbutter (RICHTER und STRACHOV) oder verflüssigtem Paraffin vornehmen (VASSILJEV); bloßes Abklemmen der Zweige führt nicht zum Ziele. SCHRATZ hat, den Veränderungen durch das Abschneiden mißtrauend, vergleichsweise auch eine gasometrische Methode verwendet, bei der die in Glasglocken an den Versuchspflanzen vorbeistreichende Luft auf Änderungen ihres Feuchtigkeitsgehaltes analysiert wurde. Ref. zweifelt, ob die dabei eintretenden Veränderungen von Temperatur, Licht und Feuchtigkeit die Transpiration nicht stärker beeinflussen als das Abschneiden, doch sind solche Versuche zur Kontrolle zweifellos willkommen.

Die Erfassung immer extremerer Transpirationsverhältnisse hat vor allem unsere Vorstellungen von der absoluten Transpirationsgröße erheblich modifiziert. VASSILJEV teilt aus der zentralasiatischen Sandwüste, die den Vorteil günstiger Wasserversorgung aller Tiefwurzler bei extremer Lufttrockenheit bietet, Rekordzahlen von 5,18 g pro Gramm Frischgewicht und Stunde (das 8fache des Wasservorrats!) bzw. 27,6 g pro Quadratdezimeter Blattfläche und Stunde mit. Transpirationsgrößen von einigen g/dm²h werden auch von anderen Untersuchern mehrfach angegeben. Dieser Steigerung der Werte sowie der Verkürzung der Versuchszeit (die Daten von VASSILJEV konnten an abgeschnittenen Pflanzen natürlich nur bei ganz kurzfristiger Wägung

erfaßt werden) entspringt der berechnete Wunsch mancher Autoren (FIRBAS [1], COSTER), die Intensität solcher physiologischer Prozesse (ganz Entsprechendes gilt auch für die Geschwindigkeit des Transpirationsstroms sowie die Kohlensäureassimilation) pro Minute statt pro Stunde anzugeben. Es soll damit zugleich zum Ausdruck kommen, daß der Vorgang eigentlich nur für wenige Minuten untersucht ist und nicht ohne weiteres für eine ganze Stunde verallgemeinert werden kann. Im übrigen haben sich als Bezugssysteme der Transpiration von speziellen Zwecken abgesehen, das Frischgewicht, der Wassergehalt und die Oberfläche allgemein eingebürgert und bewährt¹.

Geringere Freuden haben die immer wiederkehrenden Bemühungen, die *Transpirationsgröße verschiedener Pflanzentypen* gegeneinander abzugrenzen, gebracht. Man begegnet da stark wechselnden Verhältnissen, die vielfach jeder präzisen Aussage zu spotten scheinen. So hat SCHRATZ (2), der die Transpiration weich- und hartlaubiger Ericaceen vergleichend untersuchte, im Durchschnitt nur 10% Unterschied in der Flächeneinheitstranspiration finden können (das bedeutet natürlich eine effektiv geringere Transpiration der Typen mit kleinerer Oberfläche), und auch die Schwankungen erfolgen erstaunlich gleichsinnig². Auch MITTMEYER hat keine durchgreifenden Unterschiede in der Transpiration von Weich- und Hartlaub finden können. Dagegen haben PISEK und CARTELLIERI bei ihren Sonnen- und Schattenarten trotz reichhaltigen Materials sehr einfache, übersichtliche Verhältnisse angetroffen: Zunächst folgt die Transpiration beider Typen bei günstiger Wasserversorgung der freien Verdunstung erstaunlich weitgehend. Die Transpiration jeder einzelnen Art läßt sich daher als Funktion der freien Verdunstung durch eine \pm steil gegen den Ursprung geneigte Gerade darstellen (Abb. 10). Wählen wir dabei als Ordinate die Flächeneinheitstranspiration, so tritt eine vollkommene Trennung der Sonnen- und Schattenarten ein; erstere transpirieren stets stärker, und zwar findet die Erscheinung ihr genaues anatomisches Gegenstück in der höheren Spaltöffnungszahl der Sonnenpflanzen. Der Parallelismus geht bis ins einzelne und zeigt, daß Beziehungen zwischen Transpiration und Blattbau offenbar vorhanden und nur durch die Vielfalt der beteiligten Faktoren, besonders das Gegenstück von kutikulärer und stomatärer Transpiration oft verschleiert

¹ Als Kuriosum mag erwähnt sein, daß KOKETSU in einer Reihe von Arbeiten empfiehlt, physiologische Vorgänge wie die Transpiration auf das Volumen der nach bestimmten Vorschriften pulverisierten Trockensubstanz zu beziehen (Pulvermethode).

² Man möchte allerdings fragen, ob es nicht verfehlt war, bei Pflanzen, deren wesentlicher Unterschied eine verschiedene Oberflächenentwicklung (Blattdicke) ist, Unterschiede in der Flächeneinheitstranspiration zu suchen, zumal da die Spaltöffnungszahlen in beiden Gruppen in ganz ähnlichen Grenzen schwanken.

sind¹. Ähnliche Gesichtspunkte sind auch bei der Diskussion der Xerophytentranspiration vor dem Botanikerkongreß in Cambridge geäußert worden (MAXIMOW usw.): es wurde ziemlich übereinstimmend hervorgehoben, daß die Frage nicht mit einem Schlagwort zu lösen sei und erhöhter Nachdruck auf das verschiedene Verhalten von Xero- und Mesophyten bei verschiedenen Graden von Trockenheit gelegt. Sowohl das Vorkommen starker wie das wirksam eingeschränkter Xerophytentranspiration ist durch genügend viele Angaben zweifelsfrei belegt; die augenblickliche Aufgabe besteht darin, die Bedingungen für das verschiedene Verhalten (spezifisch oder außenbedingt) genauer als bisher abzugrenzen.

In der feineren Analyse der Transpiration ist in der umstrittensten Frage der *Porenverdunstung* (stomatären Transpiration) eine gewisse Beruhigung eingetreten: es herrscht Übereinstimmung, daß bei endlicher Porengröße und begrenztem Porenareal die freie Verdunstung nicht erreicht wird, doch werden von Jahr zu Jahr weitere Annäherungen an diesen Grenzwert bekannt². Im Berichtsjahr hat DENEKE durch künstlich präparierte Epidermen bei nur 1,9% Porenareal eine CO₂-Aufnahme bis zu 90% der freien beobachtet. Von großer Bedeutung ist die Feststellung von NIUS, daß die mit Hilfe des „Porometers“ quer durch ein Blatt gesogene Luftmenge (*Luftwegigkeit*) meist viel stärker von der Weite der Interzellularen als von der der Spalten abhängt (das zeigt sich besonders deutlich, wenn im normalen Tagesverlauf der größten Spaltweite das engste Zusammensinken der Interzellularen entspricht). Ob für die Transpiration ähnliches gilt, bleibt zu untersuchen. Sollte sich auch für die Transpiration eine stärkere Abhängigkeit vom Zustand der Interzellularen ergeben, so stünden wir nicht nur vor

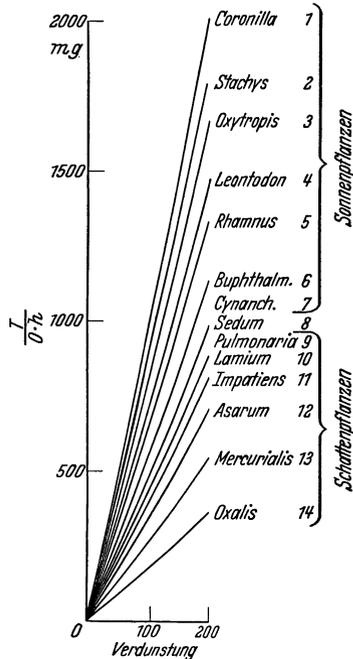


Abb. 10. Transpiration von Sonnen- und Schattenpflanzen.
 Abszisse: freie Verdunstung; Ordinate: Transpiration pro dm² und Stunde.
 (Nach PISEK und CARTELLIERI.)

¹ Das höhere Transpirationsvermögen der Sonnenpflanzen stellt in diesem Fall eine Kompensation gegen geringere Oberflächentwicklung dar; bei Bezug aufs Frischgewicht überlagern sich die Transpirationskurven der Sonnen- und Schattenpflanzen in breiter Fläche.

² [Anm. bei der Korrektur]: Vgl. dazu M. G. STÄLFELT: *Planta* (Berl.) 17, 22 (1932).

neuen Erklärungsmöglichkeiten der Erscheinungen des „incipient drying“, sondern es ergäbe sich auch ein weites Arbeitsfeld für vergleichende Transpirationsanalyse in dieser Richtung. Über die *kutikuläre Transpiration* liegt eine sorgfältige Untersuchung von KAMP vor, der recht verwickelte Beziehungen vorgefunden hat: jedenfalls bedeutet dickere Kutikula nicht ohne weiteres schwächere Kutikulartranspiration, sondern es spielen Wassersättigung, Chemismus und Struktur der Kutikula eine so stark modifizierende Rolle, daß eine Prognose auf die Größe der Kutikulartranspiration unmöglich ist. Die vielen Überraschungen bei der Untersuchung von Sklerophyllen (s. o.) werden dadurch gut verständlich. Der mehrfach geäußerte Gedanke einer Transpirationsbeeinflussung durch wechselnde Wasserpermeabilität des Plasmas entbehrt noch immer gesicherter experimenteller Grundlagen. Die beachtenswerte Angabe von SCHMUCKER, daß bei fensterblättrigen Mesembryanthemen die Wasserabgabe überwiegend von den spaltöffnungsfreien „Fenstern“ erfolgt, was auf eine aktive Sekretion deutet, verdient an der Hand umfangreicheren Materials weiter verfolgt zu werden. Die Fortdauer der Transpiration im dampfgesättigten Raum, die vielfach als Beweis angeführt wird, konnte von SMITH, DUSTMAN und SHULL nicht bestätigt werden.

Unklar ist noch immer die *Windabhängigkeit* der Transpiration, insbesondere der stomatären. Während STOCKER in Übereinstimmung mit SEYBOLD praktisch geringen Einfluß festgestellt, d. h. bei Wind und Ruhe im Freiland ziemlich ähnliche Transpirationsgrößen findet (wobei aber Regulationen mitspielen können), hat FIRBAS (2) im Laboratorium bei kurzfristigen Wägungen (alle 5 Minuten) eine deutliche, aber sehr eigenartige Windabhängigkeit festgestellt: der Windeinfluß soll mit steigender Transpirationsgröße abnehmen¹. Eine Erklärung der Erscheinung wird in der knappen vorläufigen Mitteilung nicht gegeben. Man wird ausführlichen Daten mit Spannung entgegensehen!

IV. Wasserleitung.

Für den Wassertransport in lebenden Geweben ist die *Wasserpermeabilität des Protoplasmas* von grundlegender Bedeutung. Diese kann nach einem von HÖFLER ausgearbeiteten Verfahren durch die Geschwindigkeit des Wasseraustritts bei der Plasmolyse (bzw. des Wassereintritts bei der Deplasmolyse) an günstigen Objekten recht genau gemessen werden. Die zahlreichen Messungen von HUBER und HÖFLER haben u. a. für *Salvinia*² eine Wasserpermeabilität von 33μ

¹ [Anm. bei der Korrektur]: Vgl. dazu noch M. G. STÄLFELT: Sv. bot. Tidskr. 26, 45 (1932).

² Die Werte der verschiedenen untersuchten Objekte schwanken um mindestens zwei Zehnerpotenzen.

pro Stunde und Atmosphäre Druckdifferenz ergeben, einen Wert, der der molekularen Dimensionierung der Interstitien gut entspricht und bei allen untersuchten semipermeablen Membranen in ähnlicher Größenordnung wiederkehrt. Das bedeutet einen recht ansehnlichen Widerstand für jede größere Wasserverschiebung in lebenden Geweben, und es ist wohl kein Zufall, daß die eigentlichen Wasserleitbahnen kein lebendes Plasma enthalten.

Erfreuliche Fortschritte macht die *quantitative Erforschung des Wasserleitungssystems*. Zunächst haben FIRBAS (I, 3) und BERGER die vom Ref. bei einigen Bäumen entdeckten Korrelationen im Wasserleitungssystem auch für krautige Pflanzen und Zwergsträucher nachgewiesen¹: auch hier wird die Weiterleitung des Wassers im Hauptsproß durch zunehmende Verbesserung des Leitungssystems (Erhöhung der relativen Leitfläche, Anstieg des Leitvermögens) erleichtert, die Wasserentnahme durch Seitenorgane durch erhöhte Widerstände beschränkt. BERGER hat außerdem die Bestimmung des spezifischen Leitvermögens auf krautige Pflanzen ausgedehnt und die erhaltenen Werte mit den nach dem POISEULLESchen Gesetz berechneten verglichen. Er ist dabei nur auf etwa $\frac{1}{5}$ des theoretischen Wertes gekommen (Einfluß der Querwände und Wandskulpturen), während er bei Lianen die volle POISEULLESche Leitfähigkeit fand. Letztere marschieren mit Filtrationsgrößen von $2\frac{1}{2}$ —15 m pro Stunde und atm/m Druckdifferenz in der Leitfähigkeit auch absolut an der Spitze und übertreffen unsere Laubbölder ums 3—10fache. Wertvolles Material über Leitflächen, Prozentanteil der Gefäße am Holzquerschnitt, Gefäßlängen u. dgl. findet man auch bei MALHOTRA und PENFOUND. Ersterer findet am verschiedenen Leitungswiderstand von Apfel und Pflaume auch die ungleiche Viskosität des Saftes mit 16% beteiligt.

Den Bahnen des Transpirationsstroms sind die Amerikaner in einer ganzen Reihe von Arbeiten auf Grund von Farbstoffversuchen erneut nachgegangen. Besonders eingehend sind die Untersuchungen von MAC DOUGAL, OVERTON und SMITH. Sie finden im Hochsommer bei der Erle Wasserführung ausschließlich im Frühholz, bei der Weide im Spätholz, beim Nußbaum im ersten Früh- und letzten Spätholz aller nicht verkernten Jahresringe. Die übrigen Teile führen Luft². In

¹ Die Erscheinung ist übrigens schon 1922 von CLEMENTS und LOFTFIELD entdeckt und ganz kurz beschrieben worden: sie finden bei allen untersuchten Pflanzen einen so starken Anstieg der spezifischen wie absoluten Leitfähigkeit gegen die Spitze, daß *die Länge des Stengels mehrfach ohne praktischen Einfluß auf das Leitvermögen bleibt!* Maßgebend für das Leitvermögen größerer Stengel ist die Stelle geringsten Leitvermögens, häufig die Übergangsregion von Wurzel und Sproß. Das Leitvermögen der Knoten ist (bei der Sonnenblume) größer als das der Internodien.

² Verfasser werfen die interessante Frage auf, ob diese Gefäßluft, die bis zu 26% aus CO₂ besteht, nicht in gelöster Form auf dem Wege des Transpirationsstroms der Photosynthese zugute kommt.

einer ergänzenden Mitteilung berichtet OVERTON, daß nach dem Laubwurf im Spätherbst eine fortschreitende Auffüllung der Elemente stattfindet, bis im Frühjahr beinahe vollständige Wasserführung erreicht wird. Meist ist der Wassertransport im vorletzten Jahresring am lebhaftesten (HARVEY u. a.), selten bleibt er auf den äußersten beschränkt (*Castanea* nach RUMBOLD, *ROBINIA*). Die tangential und radiale Leitung ist von denselben Autoren sowie von ARNDT und BODENBERG untersucht worden. ARNDT findet bei *Coffea* eine so geringe seitliche Ausbreitung des Transpirationsstroms, daß Farbstoffverbreitung an eine bestimmte Seitenwurzel bis in die Krone hinauf nur den entsprechenden Sektor färbt. MAC DOUGAL und Mitarbeiter geben dagegen an, daß sich bei der Weide eine durch ein Bohrloch verabreichte Farbstofflösung 55 cm höher über $\frac{1}{20}$, 1 m höher über $\frac{1}{6}$ des betreffenden Jahresringes ausgebreitet hat und daß 9 m höher in der Wipfelregion der ganze Jahresring gefärbt erscheint (ähnliche Angaben auch bei HARVEY). Der Übertritt in einen anderen Jahresring erfolgte dagegen (trotz der bereits von STRASBURGER angegebenen Tüpfelverbindungen an der Jahrringgrenze) in den Versuchen der Verfasser bei Laubhölzern ausschließlich am oberen Ende eines Jahreszuwachses, dort, wo er gegen den nächstjüngeren auskeilt¹. Nadelhölzer (Kiefern) besitzen dank der Markstrahltracheiden eine etwas höhere radiale Leitfähigkeit. Die Wasserleitung im Zentralstrang der Moose wird von BOWEN auf Grund neuer mannigfach variiertes Versuche angezweifelt. Die Wasserleitung soll im Einklang mit wiederholten älteren Angaben hauptsächlich an der äußeren Oberfläche, die Aufnahme an den Blattbasen erfolgen².

Was die Beanspruchung des Wasserleitungssystems betrifft, so spiegeln sich die steigenden Transpirationszahlen (s. o.) in einem entsprechenden Hinaufrücken der Geschwindigkeitsangaben für den Transpirationsstrom wieder. Insbesondere weist COSTER darauf hin, daß in Java Geschwindigkeiten von 30—150 m pro Stunde offenbar recht häufig sind. Das Vorkommen so hoher Werte (45 m pro Stunde) konnte

¹ Die Hemmung der radialen Ausbreitung beruht nach den Verfassern allerdings auch auf der sommerlichen Luftfüllung breiter Zonen; bei künstlicher Wassersättigung wurde etwas bessere Ausbreitung gefunden. In den alten Blattspuren, die als anatomische Grundlagen für eine seitliche Wasserausbreitung gleichfalls in Frage kämen, wurde niemals Farbstofftransport beobachtet.

Nach den Angaben amerikanischer Phytopathologen (ELLIOT) ist die Leitfähigkeit zwischen verschiedenen Jahresringen sogar so gering, daß man das ältere Holz bei Apfel und Weide zur Schädlingsbekämpfung mit Zyankali vergiften kann, ohne den Zuwachs zu gefährden; es muß nur der letzte Jahresring sorgfältig gemieden werden. Eine sehr geringe seitliche Ausbreitung von Lithiumnitrat im Holz stellt BODENBERG fest.

² Überzeugende gegenteilige Angaben bei N. M. BLAICKLEY: *Ann. of Bot.* 46, 289 (1932) [Anm. bei der Korrektur].

an Gewächshauslianen auch in Mitteleuropa bestätigt werden (HUBER [2]); eine Verallgemeinerung solcher Zahlen wäre jedoch zum mindesten verfrüht.

Die Diskussion über die Mechanik des Saftsteigens ist durch die so gut wie allgemeine Anerkennung der Kohäsionstheorie etwas verstummt¹. Hervorzuheben sind die Untersuchungen von KÖHNLEIN, der, eine Vermutung JOSRS bestätigend, keine Proportionalität zwischen Saugkraft des Sprosses und Wasserlieferung seitens der Wurzel findet; die Wurzel gerät vielmehr von einer Saugkraft von etwa $2^{1/2}$ Atm. ab in einen Reizzustand, unter dem sie sprunghaft gesteigerte Wassermengen abgibt. Der Schluß aus dem Vergleich von Sproß- und Pumpensaugung auf die Größe der Sproßsaugkraft verliert dadurch seine Berechtigung.

Literatur.

- ARCICHOWSKIJ, V., u. Mitarbeiter: *Planta* (Berl.) **14**, 517 (1931). — ARNDT, C. H.: *Amer. J. Bot.* **16**, 179 (1929).
- BERGER, W.: *Bot. Zbl. Abt. I*, **48** (Beih.), 363 (1931). — BODENBERG, E. T.: *Amer. J. Bot.* **16**, 229 (1929). — BOWEN, E. J.: *Ebenda* **95**, 175 (1931). — BURGEFF, H.: *Saprophytismus und Symbiose*. Jena 1932.
- CERNIAWSKI: *J. russ. Bot. Ges.* **13**, 38 (1928). — CLEMENTS und LOFTFIELD: *Carnegie Instit. Washington Year-Book* **21**, 339 (1922). — COSTER, CH.: *Planta* (Berl.) **15**, 540 (1931).
- DENEKE, H.: *Jb. Bot.* **74**, 1 (1931). — DIXON, H. H.: *Ber. dtsch. bot. Ges.* **48**, 428 (1930).
- ELLIOT J. A.: *Phytopathology* **7**, 443, (1917) — ERNEST, E. C. M.: *Ann. of Bot.* **45**, 717 (1931).
- FIRBAS, F.: (1) *Jb. Bot.* **74**, 459 (1931). — (2) *Ber. dtsch. bot. Ges.* **49**, 443 (1931). — (3) *Bot. Zbl., Abt. I*, **48** (Beih.), 451 (1931).
- GEHLER, SR. M. G.: *Über das gegenseitige Verhalten von Saugkraft und Grenzplasmolysewert*. Dissert., Freiburg, Schweiz 1930.
- HARDER, R.: *Jb. Bot.* **72**, 665 (1930). — HARVEY, R. B.: *Amer. J. Bot.* **17**, 657 (1930). — HEILIG, H.: *Z. Bot.* **24**, 225 (1931). — HEYN, A. N. J.: *Rec. Trav. bot. néerl.* **28**, 113 (1931). — HÖFLER, K.: *Jb. Bot.* **73**, 300 (1930). — HUBER, B.: (1) *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie* **6**, 1110 (1928). — (2) *Ber. dtsch. bot. Ges.* **50**, 89 (1932). — HUBER, B. u. K. HÖFLER: *Jb. Bot.* **73**, 351 (1930).
- ILJIN, W. S.: *Protoplasma* (Berl.) **13**, 322 (1931).
- KAMP, H.: *Jb. Bot.* **72**, 403 (1930). — KELLER, B.: *ABDERHALDENS Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden* **11/6**, 1 (1930). — KÖHNLEIN, E.: *Planta* (Berl.) **10**, 495 (1930). — KOKETSU, R., u. S. TSURUTA: *Bot. Magaz. Tokyo* **43**, 253 (1929).
- LIEBIG, H.: *Flora* (Jena) **126**, 114 (1931).
- MAC DOUGAL, D. T., J. B. OVERTON u. G. M. SMITH: *Carnegie Inst. Wash. Publ.* **1929**, Nr. 397. — MÄGDEFRAU, K.: *Z. Bot.* **24**, 417 (1931). — MAGYAR, P.: *Erdészeti Kísérletek* **31**, 117 (1929); **32**, 1 (1930). — MALHOTRA, R. C.: *Ann. of Bot.* **45**, 593 (1931); **46**, 11 (1932). — MALIN, P. B.: *Protoplasma* (Berl.) **14**, 360 (1931). — MAXIMOW, N. A., B. HUBER, E. SCHRATZ u. D. THODAY: *J. Ecology* **19**, 273 (1931). — MITTMEYER, G.: *Jb. Bot.* **74**, 364 (1931).

¹ Um so lebhafter wendet sich das Interesse der Dynamik des Assimilatstromes zu (siehe Stoffwechsel der Autotrophen).

Nius, E.: Jb. Bot. 74, 31 (1931).

OPPENHEIMER, H. R.: (1) Ber. dtsh. bot. Ges. 48, 192 (1930). — (2) Ebenda S. (130). — (3) Planta (Berl.) 16, 467 (1932). — OVERTON, J. B.: Amer. J. Bot. 17, 1043 (1930).

PENFOUND, W. T.: Amer. J. Bot. 18, 558 (1931). — PISEK, A., u. E. CARTELLIERI: Jb. Bot. 75, 195 u. 643 (1931). — PRINGSHEIM, E.: Ebenda 74, 749 (1931).

RICHTER, A. A., u. A. D. STRACHOV: Z. landw. Versuchsw. Südosten URSS. 7/1, 75 (1929). — RUMBOLD, C.: Amer. J. Bot. 7, 45 (1920).

SCHMUCKER, TH.: Planta (Berl.) 13, 1 (1931). — SCHRATZ, E.: (1) Jb. Bot. 74, 153 (1931). — (2) Planta (Berl.) 16, 17 (1932). — SMITH, F., R. B. DUSTMAN u. CH. A. SHULL: Bot. Gaz. 91, 395 (1931). — STOCKER, O.: (1) Ber. dtsh. bot. Ges. 47, 126 (1929). — (2) Z. Bot. 23, 27 (1930). — (3) Jb. Bot. 75, 494 (1931).

URSPRUNG, A.: Z. Bot. 23, 183 (1930). — URSPRUNG, A., u. G. BLUM: Jb. Bot. 72, 254 (1930).

VASSILJEV, I. M.: (1) Ber. dtsh. bot. Ges. 48, 153 (1930). — (2) Planta (Berl.) 14, 225 (1931). — VOLK, O. H.: Z. Bot. 24, 81 (1931).

WALTER, H.: (1) Z. Bot. 23, 74 (1930); 24, 324 (1931). — (2) Die Hydratur der Pflanze. Jena 1931.

10. Stoffwechsel I. Allgemeiner Stoffwechsel.

Von K. MOTHEs, Halle a. d. S.

Mit 6 Abbildungen.

I. Die Bedeutung der Aschenbestandteile.

Einige längst bekannte regelmäßige Aschenbestandteile sind durch verfeinerte physiologische Methode als lebensnotwendige Elemente erkannt worden (Zusammenfassung bis 1930 bei BORESCH, vgl. auch ROHBERG). HAAS (1) zeigt erneut, daß *Bormangel* ernste Schädigungen hervorruft. Übrigens findet KISCH, daß Borsäure in geringsten Konzentrationen $\frac{1}{500000}$ bis $\frac{1}{5000000}$ Mol.) die Atmung tierischen Gewebes beträchtlich steigert. — SOMMER beobachtet kümmerliches Wachstum von höheren Pflanzen bei Cu-Mangel. Nach LIPMANN und MACKINEY bilden Getreidepflanzen nur dann Samen, wenn in ihren Wurzeln wenigstens $\frac{1}{8}$ bis $\frac{1}{16}$ $\frac{0}{000}$ Cu vorhanden ist. ROHBERG zeigt, daß *Zink* für das Wachstum von *Aspergillus* unentbehrlich ist.

NIGHTINGALE und Mitarbeiter stellen bei der Tomate fest, daß Ca-Mangel eine Unterbindung der Nitrataufnahme und starke Wachstumshemmung bei intensiver Kohlehydratbildung bewirkt. In solchen Pflanzen ist Ca wasserunlöslich gebunden und besonders in alten (!) Blättern deponiert. Dunkel- (Hunger-) Kultur führt zur Mobilisation des gebundenen Ca. Sie bewirkt erneute HNO₃-Aufnahme und rasches Wachstum. — MENGDEHL bestätigt frühere Untersuchungen über die fördernde Wirkung *kolloidaler Kieselsäure* auf die Stoff- (bzw. Ionen-) Aufnahme. Der Mechanismus bleibt noch ungeklärt. — Das *Magnesium* wird als unentbehrliche Komponente der Co-Zymase erkannt (vgl. S. 163).

II. Photosynthese.

Die *Chlorophyllchemie* hat in den letzten Jahren wesentliche Fortschritte gemacht, was zur Aufstellung einer neuen Chlorophyllformel durch CONANT und Mitarbeiter führte, die der wahren Formel sehr nahezukommen scheint, obwohl sie noch nicht völlig ohne Bedenken hingenommen worden ist (vgl. H. FISCHER).

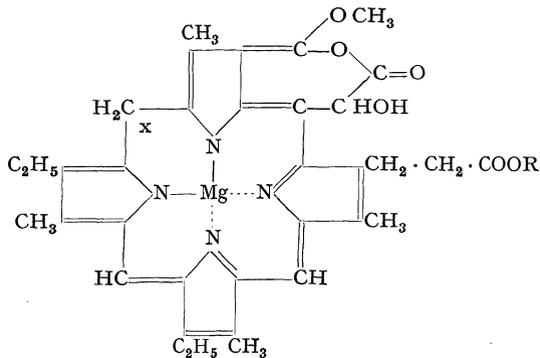


Abb. 11. Chlorophyll a nach CONANT (R bedeutet Phytylrest).

Das Chlorophyll b unterscheidet sich durch Oxydation an dem mit x bezeichneten C-Atom, so daß statt $\text{H}_2\text{C}-\text{O}=\text{C}-$ zu schreiben wäre.

Unsere Erkenntnis der natürlichen Entstehung des Chlorophylls hat durch SCHARFNAGELS Untersuchungen wesentlich an Klarheit gewonnen, nachdem NOACK und KIESSLING die chemischen Grundlagen geschaffen haben. Sie fanden, daß der schon länger bekannte, in etiolierten Pflanzen und in den inneren Häuten der Kürbissamenschalen vorkommende Farbstoff *Protochlorophyll*, sehr enge Beziehungen zum eigentlichen Chlorophyll aufweist. Er enthält Mg und kann durch Säurebehandlung in einen prachtvoll roten Farbstoff, in das Mg-freie Protophäophytin, überführt werden, das dem in der Galle vorkommenden Bilipurpurin spektral nahe verwandt ist. Diese Verbindung zeigt in aufgespaltener Form auch Beziehungen zu Blutporphyrinen, wodurch begründet ist, hier eine natürliche Brücke zwischen Blatt- und Blutfarbstoff zu vermuten. Bestimmte von WILLSTAETTER durchgeführte Umwandlungen des Chlorophylls lassen sich ebenso mit dem Protochlorophyll erreichen, wobei analoge Verbindungen entstehen, die um ein Sauerstoffatom ärmer sind. Auch der reduktive Abbau des Chlorophylls bewies die Verwandtschaft zum Protochlorophyll, womit es nahe lag, die — mit wenigen Ausnahmen — lichtbedingte Entstehung des Chlorophylls als eine Photooxydation des Protochlorophylls zu Chlorophyll a anzusehen.

SCHARFNAGEL konnte diese Auffassung durch Versuche am lebenden Objekt unterbauen. Er zeigte, daß das Protochlorophyll im Dunkeln aufgezogener Pflanzen bei Belichtung schnell in Chlorophyll übergeht und daß bei erneuter Verdunkelung ein Protochlorophyllnachschieb erfolgt, der bei abermaliger Belichtung wiederum zur *Chlorophyllbildung* führt. In Stickstoffatmosphäre geht diese Umwandlung nicht vor sich, was völlig der Annahme einer Photooxydation entspricht. Sie ist an den lebenden Zustand der Blätter gebunden. Künstliche Oxydation des Protochlorophylls gelingt auch durch H_2O_2 oder Chinon

(im Dunkeln!); jedoch verlaufen diese Prozesse nicht quantitativ und überschreiten die Chlorophyllstufe. Da das Spektrum des Protochlorophylls im etiolierten lebenden Blatt erhalten werden konnte (das also noch niemals Chlorophyll besessen hatte), da andererseits die Samenhäute junger Kürbissamen keinerlei Chlorophyll enthalten, ist die von anderen früher geäußerte Auffassung widerlegt, daß Protochlorophyll ein Zersetzungsprodukt des Chlorophylls sei. In Kürbissamen geht die Umwandlung in Chlorophyll schon beim Öffnen der Früchte vor sich. Sind die Samenhautzellen aber abgestorben, ist die Umwandlung unmöglich geworden.

Was nun den *Mechanismus der Photosynthese* betrifft, so haben H. KAUTSKY und A. HIRSCH einige Befunde mitgeteilt, die unter Umständen einen Weg zur weiteren Klärung dieses immer noch nicht völlig entschleierte Problems öffnen. Sie messen die *Fluoreszenzhelligkeit* von Blättern während des Assimilationsprozesses. Es zeigt sich eine diskontinuierliche Veränderung

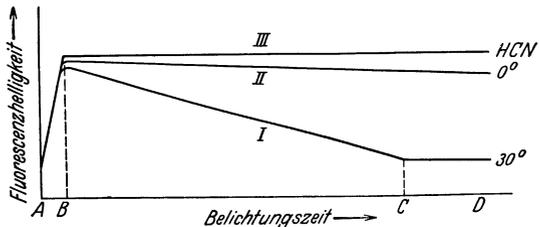


Abb. 12. Fluoreszenzhelligkeit in der Abhängigkeit von der Belichtungszeit nach vorheriger Verdunkelung (Schema nach KAUTSKY und HIRSCH). (Aus Naturwiss. 19.)

dieser Größen mit der Dauer der Belichtung: zunächst starke Zunahme der Fluoreszenz (A—B), danach Abnahme (III, B—C) bis zur Erreichung eines konstanten Wertes (C—D). Der erste Anstieg erfolgt bei 0°C im ähnlichen Maße wie bei 30°C , ist also temperaturunempfindlich und wird auch durch Blausäurevergiftung nicht beeinflusst. Er entspricht offenbar der primären, photochemischen Reaktion nach WARBURG (= photochemische Aktivierung des Chlorophyllmoleküls). Das Absinken der Fluoreszenzhelligkeit wird durch HCN-Behandlung fast völlig, durch niedrigere Temperaturen weitgehend verhindert. Der Kurventeil B—C entspricht damit dem, was WARBURG „BLACKMANNSCHE REAKTION“ nennt, worunter eine chemische, katalytische Reaktion zu verstehen ist (= Bildung des photochemischen Akzeptors durch Umwandlung der CO_2 ; blausäureempfindlich). Wenn man diese Feststellung mit den entsprechenden Messungen der Intensität der Photosynthese vergleicht, ergibt sich, daß zwischen ihr und der Fluoreszenzhelligkeit ein antagonistisches Verhältnis besteht: die Fluoreszenz ist um so stärker, je weniger einstrahlende Energie in chemische Energie umgewandelt wird, je geringer die Assimilation ist. — Der maximale photosynthetische Effekt wird nach WARBURG (wie bei den meisten Photolysen) erst nach einer gewissen Beleuchtungsdauer (*Induktionszeit*) erreicht, die bei *Chlorella* etwa 2 Minuten beträgt. Dieser Effekt des Lichtes wirkt bei Verdunkelung

noch nach (bis zu 5 Minuten) und macht sich bei erneuter Beleuchtung bemerkbar. Es liegt nahe, das Abszissenstück *AC* der Induktionszeit gleichzusetzen, und gerade diese Übereinstimmungen der Versuche *KAUTSKYS* mit denen *WARBURGS* erscheinen uns für die weitere Verwertung der hier angewandten Methode bedeutsam.

Nun hat *HARDER* den Verlauf der *Assimilation unter konstanten Bedingungen in der Abhängigkeit von der Zeit* bei Wasserpflanzen (*Fontinalis*, *Cladophora*) verfolgt und gefunden, daß nach vorausgegangener Verdunkelung während mehrerer Stunden ein steter Anstieg des O_2 -Verbrauches erfolgt, bis ein Maximum erreicht ist. Der naheliegende Vergleich mit der photochemischen Induktion *WARBURGS* begegnet Schwierigkeiten wegen der ungleich längeren Dauer des Anstiegs und auch wegen der längeren Nachwirkung während darauffolgender Verdunkelung. *HARDER* vermutet die Bildung eines „Aktivators“ unter dem Einfluß des Lichtes. Weitere Untersuchungen sind angekündigt.

Im Gegensatz zur „Aktivierung“ durch Licht nach Verdunkelung steht die „Ermüdung“ des assimilatorischen Apparates durch Dauerbeleuchtung, wie sie schon mehrfach beobachtet worden ist. *HARDER* findet, daß schon recht kurze Verdunkelungen diese Ermüdung aufzuheben oder zu hemmen vermögen. Über die Natur dieser Erscheinungen können vorläufig nur Vermutungen ausgesprochen werden. Wir lassen zur Illustration ein Kurvenbild aus der *HARDERS*chen Arbeit folgen¹.

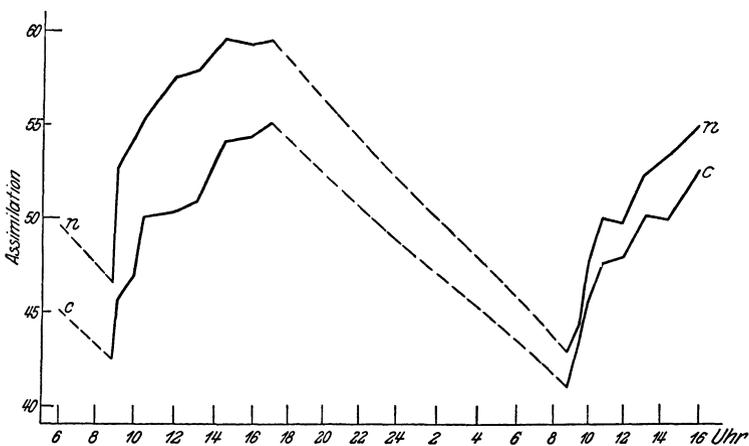


Abb. 13. Assimilation von *Fontinalis*. Nachts ununterbrochen belichtet (gestrichelt), tags abwechselnd 30 Minuten hell und 9 Minuten dunkel (nach *HARDER*). (Aus *Planta* 11.)

Auf ähnliche Erscheinungen hat *KOSTYTSCHEW* in den letzten Jahren

¹ *ARNOLD* bestätigt die Ergebnisse *HARDERS* in einigen Punkten durch Versuche an *Helodea*. Vielleicht spielen auch Veränderungen der Diffusionswiderstände für CO_2 eine Rolle.

mehrfach hingewiesen. Seine Versuche wurden an Landpflanzen angestellt, bei denen Regulationen des Gasaustausches durch den Spaltöffnungsapparat von Bedeutung sind. Die *Diffusion der Gase durch multiperforate Septen*, wie sie in den Epidermen vorliegen, ist bisher vornehmlich unter dem Gesichtspunkt der Transpiration studiert worden. DENEKE beschäftigt sich mit der Diffusion des CO_2 durch künstliche und natürliche multiperforate Septen in der Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit, wobei das CO_2 -Gefälle entweder durch $\frac{1}{11}\text{nKOH}$ oder durch assimilierendes Gewebe hergestellt wird. In Abb. 14 sind einige der an sich zu erwartenden Ergebnisse dargestellt. Bis zu einer bestimmten Windstärke (etwa 60 m/Min.) findet Steigerung der CO_2 -Absorption bzw. -Diffusion statt. Höhere Windstärken bewirken keine größeren Effekte. Diese Versuche deuten zugleich darauf hin, welche Bedeutung die CO_2 -Konzentration für die Assimilation hat; doch sind in dieser Richtung besondere Versuche nicht angestellt worden.

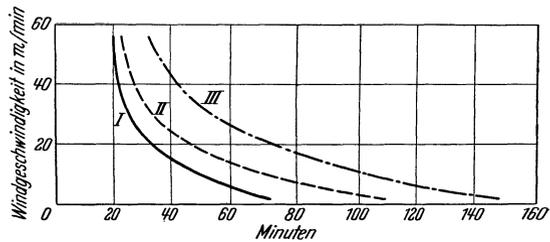


Abb. 14. Absorption von CO_2 : I. durch KOH, freie Fläche; II. durch KOH, gehindert durch ein multiperforates Septum (untere Epidermis von *Ficus elastica*); III. durch assimilierendes Blattgewebe von *Tradescantia pendula*. Absz.: Zeit, in der eine bestimmte CO_2 -Menge absorbiert wird; Ordinate: Windgeschwindigkeit in Meter je Minute. (Aus Jb. Bot. 74.)

Der *Chemismus der Photosynthese* wird in der Arbeit von GODNEW und KORSCHENEWSKI insofern berührt, als sie die Assimilierbarkeit des Formaldehyds unter Beweis stellen. Ihre Versuche gehen an Beweiskraft über frühere insofern hinaus, als sie sowohl den Substanzverlust durch Atmung, als auch die Veränderungen des Trockengewichtes und des C-Gehaltes ermitteln. Sie stellen fest, daß auf 1 g Frischgewicht innerhalb 24 Stunden im Dunkelversuch bei Fütterung mit Formaldehyd ein C-Gewinn entfällt von

- 4,2 mg bei *Pelargonium zonale*
- 6,7 mg bei *Tilia cordata*
- 10,2 mg bei *Tropaeolum majus*.

Selbstverständlich kann dies nur als ein Beitrag zur Formaldehydhypothese gewertet werden, da die Assimilierbarkeit als solche noch nichts über die intermediäre Bildung im photosynthetischen Prozeß aussagt.

III. Der intermediäre Kohlehydratstoffwechsel¹.

Die bei der Photosynthese entstehenden KH_1 sind wahrscheinlich Monosen und entziehen sich der analytischen Erfassung, weil sie mit

¹ Für Kohlehydrat wird die Abkürzung KH gebraucht.

großer Geschwindigkeit in andere, meist polymere KH übergehen, unter denen Saccharose und Stärke in besonders großer Menge angereichert werden (vgl. VON GUTTENBERG). Solche Verwandlungen der KH spielen bekanntlich auch in *welkenden Pflanzen* eine besondere Rolle, worüber sich VASSILJEW in neuester Zeit geäußert hat, frühere Angaben anderer Autoren im wesentlichen bestätigend. VASSILJEW unterscheidet vier Stadien im KH-Stoffwechsel welkender Pflanzen (untersucht am Weizen). Zunächst verschwinden lösliche Zucker, vielleicht durch eine Hemmung der Photosynthese. Größeres Sättigungsdefizit bewirkt Umwandlung von unlöslichen KH und Anhäufung von Rohrzucker. Dieses Stadium ist zuerst in den untersten Blättern nachweisbar (vgl. S. 170). Im dritten Stadium vermindert sich der Rohrzucker; Monosen werden angehäuft, und im vierten Stadium verschwinden Monosen und Rohrzucker, teils durch Auswanderung, teils durch Verbrennung. Dieses Stadium ist charakteristisch für beginnendes Absterben.

Ein instruktives Beispiel für die Verwandlung der KH und für das antagonistische Verhalten von *Frucht und Samen* hat KURSSANOW geliefert (s. folgende Tabelle).

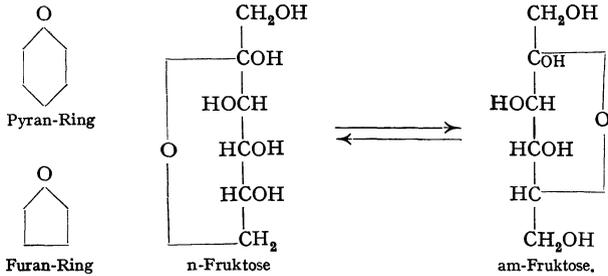
KH-Gehalt im Perikarp und im Samen von *Eriobotrya japonica* während der Fruchtreife (in Milligramm je Gramm Frischgewicht)¹.

Zeit der Probeentnahme		2. V.	6. V.	23. V.	27. V.	29. V.	1. VI.	3. VI.
Perikarp	Glykose	4,29	11,27	12,24	10,30	12,82	17,46	20,75
	Fruktose	0,09	0,33	2,12	9,17	13,28	25,87	36,48
	Saccharose	0,88	1,00	1,39	10,47	13,60	48,96	36,97
	Stärke	2,43	1,04	0,43	1,17	0,34	0,57	0,42
	Hemizellulosen	28,61	24,19	14,35	15,73	9,31	6,18	5,19
	Zellulose	19,04	11,80	—	—	—	5,23	4,64
Samen	Glykose	7,15	7,97	6,16	17,90	10,85	13,94	18,51
	Fruktose	2,10	2,94	0,00	10,17	3,42	8,91	6,45
	Saccharose	2,37	1,98	15,55	0,00	6,26	0,00	2,83
	Stärke	1,24	9,60	18,83	62,28	37,30	28,90	62,94
	Hemizellulosen	23,61	50,52	126,29	230,85	207,12	201,92	151,80
	Zellulose	14,82	14,66	14,03	24,17	17,24	23,13	24,02

Ein Verständnis für die Dynamik dieser Prozesse wird allmählich durch das Studium der beteiligten Fermente und ihrer Beziehung zum Substrat angebahnt. Was das letztere betrifft, so hat sich gezeigt, daß beim KH-Abbau, der unten zu behandeln ist, wie bei anderen Umwandlungen der KH die *Struktur der KH-Moleküle* von entscheidender Bedeutung für den Fermentangriff ist. Zu den ohnehin zahlreichen Isomeren der KH treten nach den neueren Untersuchungen von HAWORTH und NEUBERG besonders labile „zerfallsbereite“ Modifikationen von hohem Reduktionsvermögen, die gegenüber dem stabilen

¹ Maltose, Dextrin, Säuren, Amygdalin wurden in der Wiedergabe absichtlich ausgelassen, da z. T. mengenmäßig ohne Bedeutung.

und normalen Typ statt einer 1—5-Brücke eine 1—4- oder 2—5-Brücke aufweisen. Leiten sich die normalen (n-)Zucker vom Pyran ab, so die *alloiomorphen* (am-)Zucker vom Furan. Z. B.:



Diese Zuckermodifikationen gehen ineinander über, wobei offenbar ein Ferment mitwirkt, die Hexokinase. Wir müssen annehmen, daß alle wesentlichen vitalen Reaktionen der KH an am-Modifikationen ablaufen (auch die Photosynthese führt offenbar zu ihnen) und daß überall da, wo uns *in vitro* entsprechende biochemische Reaktionen nicht gelingen, dies in erster Linie an der Gegenwart der stabilen und reaktionsträgen n-Form liegt.

Neben der Wirksamkeit der erwähnten Hexokinase ist im Organismus besonders auf jene Reaktionen zu achten, die am-Zucker stabilisieren. Die Saccharosebildung bedeutet z. B. eine solche Stabilisierung, denn im Rohrzucker liegt eine am-Fruktose vor. Wichtiger ist die Stabilisierung durch Bildung einer Verbindung des KH mit Phosphorsäure (eines Esters), (moderne, kritische Darstellung der *Phosphorylierung* durch WETZEL [I]).

Die Bedeutung dieser Vorgänge ist u. a. aus einer Arbeit von OPARIN und KURSSANOW ersichtlich. Die Auffassung der Fermentwirkung als eine katalytische hat immer erneutes Bemühen erregt, die Fermente als Katalysatoren *synthetischer Prozesse in vitro* zu benutzen. Denn echte Katalysatoren verändern nicht die Art der Reaktion, nicht ihre Richtung, und damit auch nicht die Lage des Gleichgewichtes, sondern lediglich die Geschwindigkeit, mit der die Reaktion dem Gleichgewicht zustrebt. Dieses ergibt sich auf Grund des Massenwirkungsgesetzes aus den Konzentrationsverhältnissen der beteiligten Stoffe. Wenn die enzymatische Aufspaltung

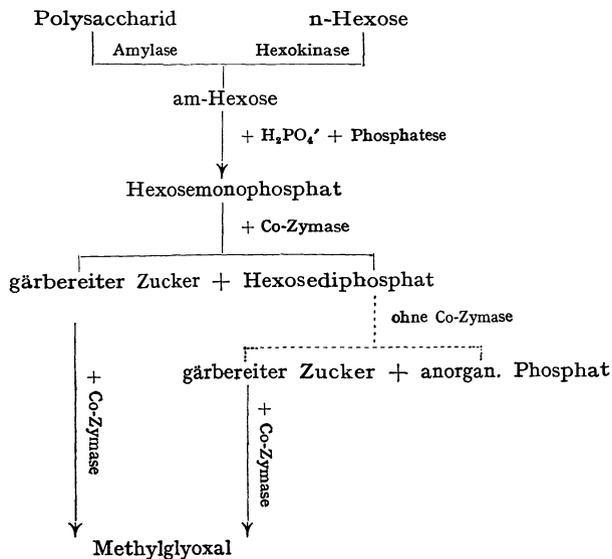


in vitro kein Gleichgewicht zu erreichen scheint, sondern quantitativ verläuft, so liegt das daran, daß die entstehende am-Fruktose schnell in die reaktionsträge β -(n-)Fruktose übergeht. OPARIN und KURSSANOW haben nun eine Stabilisierung der am-Fruktose durch Phosphorylierung erreicht. Dann läuft die enzymatische Hydrolyse unter den gewählten

Bedingungen nur bis zur 40proz. Aufspaltung. Wirkt andererseits unter der gleichen Bedingung auf ein Gemisch von Glykose und Fruktose (Invertzucker) Saccharose ein, so zeigt sich nur dann eine Synthese (bis zu 20%) von Saccharose, wenn Phosphat gegenwärtig ist (und wenn die Saccharose die für die Phosphorylierungsvorgänge notwendige Phosphatase bzw. Phosphatase enthält). *Damit ist die enzymatische Synthese des Rohrzuckers als gelungen zu bezeichnen.*

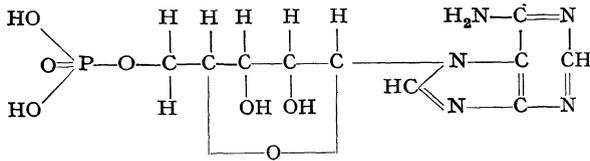
Die Bedeutung der am-Zucker und des ihre Stabilisierung bewirkenden Prozesses der Phosphorylierung wird besonders deutlich durch die modernen Untersuchungen über den *KH-Abbau*, die — an tierischen Objekten, Bakterien, Pilzen und höheren Pflanzen angestellt — gezeigt haben, wie auch in diesem Bereich des Stoffwechsels eine großartige, grundsätzliche Einheitlichkeit der von den Organismen gewählten chemischen Methoden besteht. Das ist um so bedeutsamer, als die hier zu behandelnden Vorgänge die chemische Grundlage der energie-liefernden Prozesse darstellen (Atmung, Gärung).

Es ist nicht der Ort, die in die Hunderte zählenden Arbeiten des Jahres 1931, die den *KH-Abbau* betreffen, hier kritisch gesichtet zu referieren. Vielmehr muß, soweit der Stand der Forschung darzustellen ist, auf die ausgezeichnete monographische Bearbeitung von WETZEL (1) verwiesen werden, die sich in dem bisher erschienenen ersten Teil vornehmlich mit den einleitenden Prozessen der Zuckerspaltung beschäftigt. Zusammenfassend können wir unsere Kenntnisse dieser Vorgänge mit einigem Vorbehalt in folgendem Schema darstellen¹:



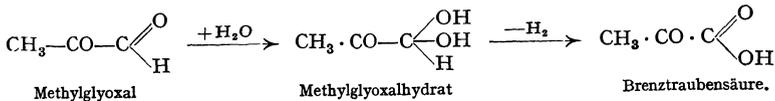
¹ Dieses Schema beruht vornehmlich auf Arbeiten mit tierischen Organen und Hefen.

Der alte Begriff der *Zymase* erfährt demnach eine starke Auflösung, die noch keineswegs völlig gelungen ist. Zunächst schälen sich der hitzelabile und nicht dialysable Anteil, die Apozymase, und ein hitzestabiler, dialysabler Teil, die *Co-Zymase*, heraus. Die Apozymase ist ihrerseits ein Fermentkomplex, aus dem die Hexokinase und das an der Phosphorylierung beteiligte Ferment (oder Fermentsystem) klarer hervortreten. Der chemische Charakter der *Co-Zymase*, deren mengenmäßiges Vorkommen den Verlauf des weiteren KH-Abbaus steuern hilft, ist im letzten Jahre weitgehend enthüllt worden (vgl. VON EULER, LOHMANN [1—3]). Sie besteht aus einem nicht autolysablen Anteil, einem *Magnesiumsalz*, und einem autolysablen: der Adenylpyrophosphorsäure (= Adeninnukleotidpyrophosphorsäure). Adenin ist ein Derivat des Xanthins. Die *Co-Zymase* hat also große chemische Verwandtschaft zu den *Nukleinsäuren*. Eine der möglichen Isomeren der Adenylphosphorsäure hat LOHMANN dargestellt; sie besteht aus Phosphorsäure, Ribose und Adenin:



Sie entspricht nicht völlig der *Co-Zymase*, deren Identität im Tier- und Pflanzenreich übrigens neuerdings in Zweifel gesetzt ist (LOHMANN). Wichtig ist, daß für das *Magnesium* eine neue Rolle im Stoffwechsel aufgedeckt worden ist.

Der weitere Verlauf der KH-Aufspaltung ist vornehmlich bei der alkoholischen Gärung und dem Säurestoffwechsel studiert worden. Die Entstehung der wichtigen *Brenztraubensäure*, die auch im Stoffwechsel der höheren Pflanze eine Art Schlüsselstellung einnimmt, dürfen wir uns heute nicht mehr auf Grund des einfachen CANNIZZARO-Schemas vorstellen, vielmehr wird Methylglyoxal zunächst hydratisiert und danach dehydriert (nach WIELAND):



Als Akzeptor für H_2 wirkt zu Beginn der Gärung Methylglyoxal, es entsteht dabei Glyzerin. Es kann aber auch ein anderes Aldehyd (z. B. Azetaldehyd) oder Methylenblau als Akzeptor fungieren. An dieser Reaktionsstufe sind ein hydratisierendes Ferment und eine Dehydrase beteiligt (der Begriff der Dismutase kann danach wahrscheinlich ganz gestrichen werden. Vgl. WETZEL [2]).

Die weitere Umwandlung der Brenztraubensäure führt entweder (bei Sauerstoffatmung) zu Kohlendioxyd und Wasser oder zu CO_2 und Alkohol oder zur Anhäufung von Säuren. Die wesentlichsten sind die *Milchsäure* (die auch direkt aus Methylglyoxal entstehen kann), deren Bildung im arbeitenden Muskel und durch den Milchsäurebazillus weitgehend geklärt werden konnte, und die *Äpfelsäure*, deren Entstehung durch die Arbeiten von WETZEL und RUHLAND, WETZEL (2) und WOLF an Durchsichtigkeit gewonnen hat, womit wir uns eingehender beschäftigen müssen, denn es liegt hier kein biochemisches Teilproblem von beschränktem Interesse für den Biologen vor, sondern es wird ein Verständnis für auch ökologisch wichtige Lebensvorgänge vermittelt (z. B. *Sukkulentenstoffwechsel*). Ob der eine oder der andere der hier skizzierten Wege im KH-Abbau beschritten wird, hängt in erster Linie von der Wirkung der *Carboxylase* ab. Diese spaltet α -Ketosauren vom Typ $\text{R}-\text{CO}-\text{COOH}$ — und nur solche (WETZEL [2]) — in CO_2 und den nächst niederen Aldehyd RCHO (so z. B. Brenztraubensäure in Azetaldehyd).

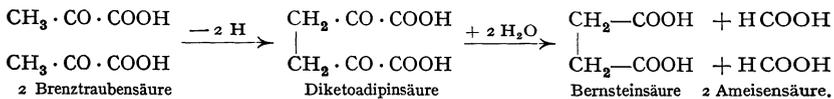
Der so entstehende Aldehyd kann seinerseits je nach den obwaltenden Verhältnissen zu Alkohol hydriert oder zu Essigsäure dehydriert werden (alkoholische und essigsäure Gärung). Carboxylase und Dehydrasen sind demnach wichtige Anteile des Apozymasekomplexes, soweit der Abbau der gärbereiten Zucker in Frage steht. Das Spiel dieser Fermente entscheidet die Richtung des KH-Abbaues. Ist Carboxylase vorhanden, wird Brenztraubensäure abgebaut; fehlt dieses Ferment oder ist es inaktiviert, so wird sie in anderer Weise umgewandelt. Als Hemmkörper hat WETZEL die Aldehyde entdeckt, also Stoffe, die selbst im KH-Abbau entstehen und jederzeit verfügbar sind, wie z. B. Methylglyoxal und Azetaldehyd. Offenbar liegt darin die Ursache, daß pflanzliche Zymasepräparate Methylglyoxal nicht in Alkohol und CO_2 spalten, vielmehr in Milchsäure umwandeln, womit plötzlich die Form des tierischen Stoffwechsels reproduziert wird.

Aldehyde werden auch unter natürlichen Bedingungen in höheren Pflanzen angehäuft. Es scheint so, daß dann immer eine ähnliche Umsteuerung des KH-Abbaus einsetzt, die nun bezeichnenderweise nicht zu Milchsäure (wie beim Tier bzw. bei einigen Bakterien), sondern zu *Äpfelsäure* führt. Daß dies entsprechende Vorgänge sind, kann mit großer Wahrscheinlichkeit aus den Untersuchungen von WOLF geschlossen werden. Sie betreffen den *Äpfelsäurestoffwechsel sukkulenter Crassulazeen*, dessen Tagesrhythmus (nachts Ansäuerung, tags Absäuerung) schon seit MAYER und KRAUS bekannt geworden ist, nun erneut festgestellt und einer einleuchtenden Erklärung zugeführt werden konnte. Untersuchungsobjekte sind Bryophyllum und Sempervivum. In beiden steht zweifellos die Äpfelsäurebildung in engstem Zusammenhang mit dem KH-Stoffwechsel im Gegensatz zu jenem Säurepflanzen-

typ, den RUHLAND und WETZEL früher untersucht haben, wobei engste Beziehungen zwischen Eiweißumsatz und Säurebildung aufgedeckt werden konnten (Begonia, Rheum).

Nach WOLF (bzw. BENDRAT) wird Äpfelsäure in der l-Form gebildet, zum Teil aber inaktiviert. Völliger O₂-Mangel und Narkose hemmen die Äpfelsäurebildung stark. Das deutet einmal auf einen *oxydativen Prozeß*, zweitens auf eine *Synthese*; denn einfache Spaltungen werden durch Narkose nicht sistiert. Diesen Bedingungen genügt folgende durch Experimente erhärtete Annahme der Äpfelsäurebildung (WETZEL und RUHLAND).

Infolge Sauerstoffmangels läuft nachts in den Sukkulenten eine intramolekuläre Atmung ab, die bei großem KH-Verbrauch relativ geringe CO₂-Ausscheidung zur Folge hat. Intermediäre Produkte werden angereichert, unter ihnen wahrscheinlich Aldehyde, wie sie KAKESITA in Crassulaceen hat nachweisen können gerade unter solchen Bedingungen, unter denen auch die Äpfelsäurebildung vor sich geht. Diese Aldehydanhäufung muß die Aktivität der Carboxylase hemmen (um über 50%, WETZEL und RUHLAND). Brenztraubensäure wird sich also anreichern. Nun haben TOENNIESSEN und BRINKMANN wahrscheinlich gemacht, daß im Muskel Brenztraubensäure über Diketo-adipinsäure (Dehydrierung und Polymerisation) zu Bernsteinsäure verwandelt wird, wobei außerdem Ameisensäure entsteht:



Der Übergang der Bernsteinsäure in Äpfelsäure ist leicht vorstellbar und vital möglich (siehe unten). Einiges bleibt noch ungeklärt, besonders das Schicksal der Ameisensäure. Jedenfalls erfüllt diese Annahme die Forderung einer oxydativen Synthese der Äpfelsäure und besitzt den Vorteil, für den normalen KH-Abbau und den Äpfelsäurestoffwechsel Übereinstimmung im ersten Schritt (Brenztraubensäurebildung) zu fordern.

Wenn diese Annahme also noch weiterer experimenteller Stützung bedarf und wenn besonders die Entstehung der Äpfelsäure durch oxydative Aufspaltung der KH (evtl. von Heptosen) noch zu prüfen ist, so findet die hier aufgezeichnete Reaktion (besonders Carboxylasehemmung durch Aldehyd bzw. O₂-Mangel) eine gewisse Bestätigung durch die Prozesse, die tags in der sukkulenten Pflanze ablaufen: in der *Absäuerung*. Licht bedeutet für das Blatt Ermöglichung der Photosynthese, Wegschaffung des CO₂ und Erhöhung der O₂-Spannung im Gewebe. Die intramolekulare Atmung wird in dem Maße abgestoppt, wie Sauerstoffatmung zunimmt. Aldehyde werden nicht mehr angereichert. Die Carboxylase wird erneut aktiv. Brenztraubensäure

wird normal aufgespalten und es entsteht keine Äpfelsäure. Die nachts gebildete Äpfelsäure wird — vermutlich über Oxalessigsäure — abgebaut, wobei ebenfalls Carboxylase wirksam ist. Licht würde in diesem Falle nicht photolytisch den Äpfelsäureschwund auslösen, sondern indirekt durch Erhöhung der O_2 -Spannung wirksam sein. Was nun die interessanten und theoretisch wichtigen Temperaturabhängigkeiten des Äpfelsäurestoffwechsels betrifft, so mag man darüber in der Arbeit WOLFS nachlesen. Wir entnehmen ihr folgendes Schema:

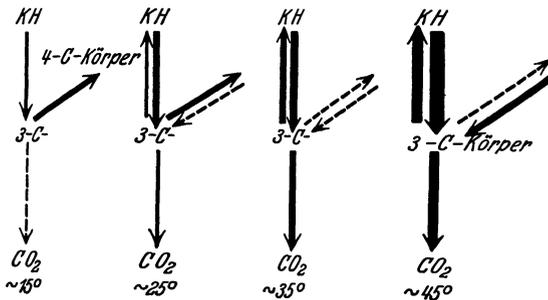
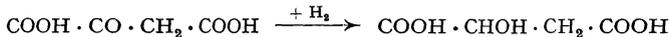


Abb. 15. Schematische Darstellung des Energiestoffwechsels der Crassulaceen in der Abhängigkeit von der Temperatur. (Aus Planta 15.)

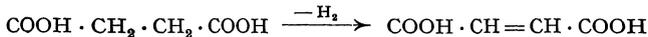
Neben der Decarboxylierung spielen, wie aus den eben gemachten Mitteilungen hervorgeht, *Oxydoreduktionen* eine besondere Rolle. Sie werden durch die Dehydrasen bewirkt, die einer Substanz Wasserstoff entziehen, d. h. sie oxydieren. Für das Funktionieren dieser Katalyse ist Gegenwart eines Akzeptors für

Wasserstoff wichtig: er entreißt der Fermentwasserstoffverbindung den Wasserstoff. Solche Akzeptoren sind unspezifisch und können im Versuch durch verschiedene leicht reduzierbare Verbindungen ersetzt werden. So hydriert gärende Hefe Methylblau¹. FUJISE zeigt, daß auch Oxalessigsäure (in der Form des Diäthylesters) zu Äpfelsäure von Hefe hydriert werden kann, was von besonderem Interesse für die oben gemachten Darlegungen ist.



Die Dehydrasen scheinen sehr spezifisch auf das zu oxydierende Substrat gestimmt zu sein. So fand MÜLLER in *Azotobacter Pasteurianum* eine Alkoholdehydrase, die vornehmlich auf Äthyl- und Propylalkohol wirkt, wobei dieser zu Azeton dehydriert wird.

Eine besondere Rolle spielen neben den schon erwähnten Aldehyddehydrasen die Azidehydrasen, von denen die Succinodehydrase gut studiert ist (vgl. THUNBERG). Das spezifische Substrat dieses Fermentes ist die *Bernsteinsäure*, die wir oben aus Diketoadipinsäure entstehen sahen. Bernsteinsäure wird zu Fumarsäure dehydriert.



Die Succinodehydrase ist im Tiergewebe wie auch in Bakterien, Pilzen, in Samen und Blättern höherer Pflanzen gefunden worden. *Fumarsäure* ist selbst ein sehr reaktionsfähiger Körper und wird unter Mitwirkung einer Hydratase (der Fumarase) in Äpfelsäure verwandelt (vgl. JACOBSON, WOLFF). Fumarase ist ebenfalls in Tieren und Pflanzen weit verbreitet.

¹ Wesentliche theoretische Klärung dieser Prozesse verdanken wir vornehmlich WIELAND (vgl. THUNBERG [2]).

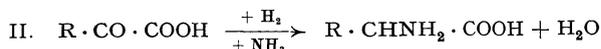
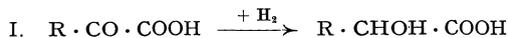
Damit sind die oben skizzierten Annahmen über die letzten Stufen der Äpfelsäurebildung experimentell als durchaus begründet anzusehen.

Es besteht kein Zweifel, daß solche Prozesse auch in umgekehrter Richtung verlaufen können. Entscheidend ist das *Redoxpotential*, das seinerseits von der Sauerstoffspannung und vom p_H des Substrates abhängig ist. Damit ist für die in den letzten Jahren viel erörterte H-Konzentration eine neue Rolle im Stoffwechsel erkannt worden (vgl. MICHAELIS [I] und THUNBERG [I]).

IV. Die Assimilation des Stickstoffs¹.

Für die Assimilation des Stickstoffs und die Bildung seiner wichtigsten biogenen Verbindungen, der Aminosäuren und Eiweiße, besteht seit langem das Problem, ob eine Koppelung dieser Prozesse mit der Photosynthese oder mit dem intermediären KH-Stoffwechsel besteht. TREUB hatte sich bekanntlich — soweit die Assimilation der Salpetersäure in Frage stand — für die erste Möglichkeit entschieden, indem er annahm, daß durch Reaktion photosynthetisch gebildeten Formaldehyds mit HNO_3 über *Blausäure* nach Art der STRECKERSchen Synthese Aminosäuren entstehen sollten. Nach TREUB ist Blausäure das erste Assimilationsprodukt des N-Stoffwechsels. STEKELENBURG stellt aber fest, daß in Blausäureglykosidpflanzen die Blausäure auch im Dunkeln bei genügender KH-Zufuhr und auch bei Fütterung mit Asparagin (also mit einem Derivat des Ammoniaks) gebildet wird. Weitere Vorstellungen über die Blausäuresynthese konnten noch nicht vermittelt werden. Doch sprechen diese Befunde gegen die TREUBsche Hypothese, womit wir allen Grund haben, als den experimentell bisher allein bewiesenen Weg der N-Assimilation auch bei Nitraternährung den über Ammoniak anzusehen, für dessen Einfügung in die Produkte des intermediären KH-Stoffwechsels bereits eine Reihe wichtiger Beweise vorliegen.

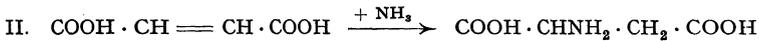
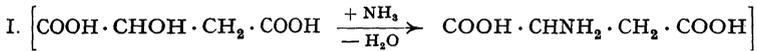
Der Organismus nimmt dabei nicht — wie es am einfachsten erscheinen könnte — den Weg über die Oxysäuren ($\text{R}-\text{CHOH}-\text{COOH} + \text{NH}_3 \rightarrow \text{RCH}-\text{NH}_2-\text{COOH} + \text{H}_2\text{O}$), sondern den über die *Ketosäuren* bzw. entsprechend dehydrierte Verbindungen. KNOOP wies darauf hin, daß der Weg vom Keton zum entsprechenden Alkohol (I) mehr Energie erfordert als der zum Amin (II)



In Gegenwart von NH_3 und den geeigneten Katalysatoren ist demnach die Synthese der Amine aus Ketonen möglich. Wie nun Milchsäure

¹ Auf einige wichtige, bereits im Jahre 1930 erschienene Arbeiten kann hier nur verwiesen werden. So behandelte DITTRICH Speicherung und Reduktion der Nitrate, und MEVIUS und DIKUSSAR arbeiteten über den Nitritstoffwechsel höherer Pflanzen. Auch das in mehreren zum Teil umfangreichen Arbeiten erörterte Problem der Nitrat- und Ammoniumsalzaufnahme, das mehr ein zellphysiologisches Problem ist, kann hier nicht behandelt werden. Ich verweise auf PIRSCHLE, RIBBERT, KARL RIPPEL und auf OSTERHOUT, COOPER und JACQUES.

direkt aus Methylglyoxal entstehen kann, so auch das *Alanin* (DAKIN). Es bedarf offenbar nicht erst des Umweges über Brenztraubensäure (vgl. auch KNOOP, NEUBAUER). — Für die wichtige *Asparaginsäure* stellte WOOLF fest, daß auch sie nicht einfach durch Aminierung der zugehörigen Oxysäure, der Äpfelsäure, entsteht (I), sondern unter Mitwirkung eines besonderen Fermentes leicht aus Fumarsäure erhalten werden kann (II)



V. Der intermediäre Eiweißstoffwechsel.

Der *Eiweißabbau* geht in verschiedenen Stufen vor sich. Die dabei mitwirkenden Fermente (die *Proteasen* im weitesten Sinne) hat man in grober Weise als Pepsin, Trypsin und Erepsin zu charakterisieren versucht. Die Untersuchungen von WILLSTAETTER, WALDTSCHMIDT-LEITZ, GRASSMANN (I) u. a. haben nicht allein gezeigt, daß Trypsin und Erepsin Fermentkomplexe sind, deren Auflösung wichtige neue Einblicke in den Mechanismus der Proteolyse ermöglichte, sondern auch die bedeutende Tatsache aufgedeckt, daß Pepsin und Trypsin normalerweise den Pflanzen fehlen (Ausnahmen vielleicht die Insektivoren [OKAHARA]) und daß in deren Gewebe vielmehr übereinstimmend mit dem Gewebe der Tiere ein neuartiger Fermenttyp, das *Papain* (= Kathepsin) erhalten ist. Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht über den Stand unserer Kenntnisse.

Proteasen und ihr Wirkungsbereich (vgl. GRASSMANN [I]).
(+ bedeutet spaltet auf; — spaltet nicht; o nicht untersucht.)

Fermenttyp	Pflanzliches Vorkommen	pH Optimum	Genuine Proteine	Pep-tone	Poly-peptide	Di-peptide
Pepsin	(Insektivoren?)	1,4 —2,5	+	—	—	—
Tryptase	?	8—11	—	—	—	—
Tryptase + Enterokinase	+	(4—5)	+	+	—	—
Papain (= Kathepsin)	+	(4—5)	+	+	—	—
Papain aktiviert	+	7,4	—	+	+	—
Tryptische Carboxypolypeptidase, aktiv. .	+	4—5	o	+	+	—
Katheptische Carboxypolypeptidase, aktiv.	+	7—8	—	+	+	—
Aminopolypeptidase	+	7,8	—	—	—	+
Dipeptidase	+	7,8	—	—	—	+

Die eigentlichen *Proteinasen*, deren spezifisches Substrat genuine Proteine sind, unterscheiden sich durch ihr pH-Optimum. Pepsin greift Proteinkationen

an; Tryptase wirkt auf Proteinanionen und bedarf zu seiner Wirksamkeit eines Co-Fermentes, der Enterokinase. Das Papain spaltet isoelektrisches Eiweiß. Der Wirkungsbereich wird durch Aktivierung wesentlich erweitert. Als solche Aktivatoren sind H_2S , HCN usw. bekanntgeworden (vgl. S. 174). Diese Proteinase vermögen Eiweiß nicht bis zu den Aminosäuren aufzuspalten; es bedarf vielmehr noch der Wirkung von Carboxypolypeptidase (einer tryptischen oder einer katheptischen mit entsprechender Aktivierung durch Enterokinase oder H_2S bzw. HCN), einer Aminopolypeptidase und einer Dipeptidase. Die Meinungen über den Charakter dieser Fermente sind noch sehr geteilt. Daß sie auch die entsprechenden Synthesen katalysieren, erscheint in einigen Fällen sichergestellt (vgl. WESTENEY und BORSOOK).

Der *Eiweißabbau* läuft in den meisten Fällen bis zu den Aminosäuren oder darüber hinaus. Nur in seltenen Fällen werden *Polypeptide* angehäuft. So das *Glutathion*, über das noch zu sprechen ist. Hier verdient auch das von HAAS (2) in Braunalgen aufgefundene Oktopeptid besonderer Beachtung. Da es aber nur aus Glutaminsäure besteht, erscheint erwiesen, daß es als ein sekundärer Körper zu betrachten ist und nicht direkt im Eiweißabbau entstanden sein kann.

Eiweißaufbau und -abbau beherrschen in gewisser Weise die Lebensvorgänge. *Wachstum, Altern und Tod* stehen in engster Beziehung zum Eiweißumsatz, da die Proteine nicht beliebige Nahrungsstoffe, sondern Bausteine des Plasmas sind. So ist auch zu verstehen, daß das Absinken des Proteingehaltes unter eine bestimmte Grenze den Tod der Organe zur Folge hat (MOTHES [I], SCHUMACHER, SCHULZE). Die synthetischen Fähigkeiten sind dann stark gehemmt oder erloschen. Offenbar ist der plasmatische Apparat irreversibel geschädigt (vgl. CHIBNALL); Blätter vergilben unter solchen Bedingungen und „welken“, selbst wenn sie im feuchten Raum aufbewahrt werden. Wahrscheinlich ist die Permeabilität enorm erhöht: Wasser wird ausgepreßt und infiltriert die Interzellularräume, die Turgeszenz ist aufgehoben.

Solche von MOTHES an Laubblättern studierte Vorgänge hat SCHUMACHER an *Blütenblättern* beobachtet, wobei sich zum Teil eine enge Beziehung zum Befruchtungsvorgang ergab. Mit wenigen Ausnahmen (turgeszente abfallende Kronenblätter) zeigen die Blütenblätter vor ihrem Abfallen bzw. Sterben einen zum Teil außerordentlich schnellen und mengenmäßig bedeutsamen Eiweißabbau mit nachfolgendem Turgeszenzverlust der Blätter. Bei den Kakteen beginnt die Mobilisation bereits beim Aufblühen, bei den Orchideen ist sie offenbar eine Folge der Befruchtung, und bei den ephemeren Blüten ist sie in den Nachmittagsstunden ganz bedeutend. So wird in den Blütenblättern von *Hydrocleis nymphoides* in der Zeit von 15³⁵ bis 17⁰⁵ Uhr fast die Hälfte (!) alles Eiweißes abgebaut.

Diese Vorgänge in Blüten finden eine gewisse Spiegelung in denen der *vegetativen Organe* (MOTHES [I]). Beim Studium des Eiweißumsatzes während einer ganzen *Vegetationsperiode* wurde, zum Teil in Überein-

stimmung mit SMIRNOW u. a., gefunden, daß normale, blühende Pflanzen sich von solchen, denen operativ alle blütentragenden Zweige frühzeitig entfernt wurden, wesentlich unterscheiden. In den blühenden Pflanzen findet zunächst eine beträchtliche Abnahme des Eiweißgehaltes statt, der nach der Blüte wieder ansteigen kann. Dieses Ansteigen wird oft nur in den jüngeren Blättern bemerkt, die auf Kosten der N-haltigen Substanzen älterer Blätter wachsen. Diese sterben ab. In nichtblühenden Pflanzen fehlt die starke Senkung und das folgende Ansteigen. Strauchige Pflanzen (SYRINGA) zeigen diese Periodizität nicht oder nur schwach.

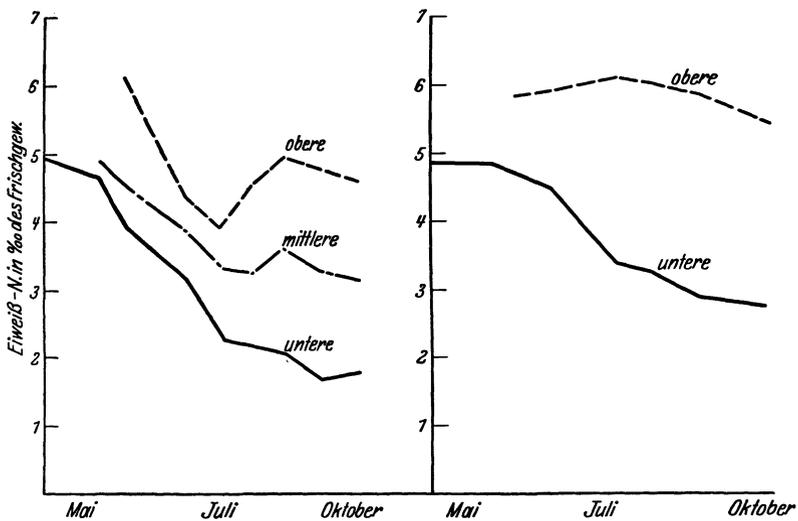


Abb. 16. a Blühende normale Pflanzen, b geizte Pflanzen. Eiweißgehalt von Tabakblättern verschiedenen Alters (bzw. verschiedener Insertion) während einer Vegetationsperiode (nach MOTÈS). (Aus Planta 12.)

Die *Ursachen* dieser starken Schwankungen des Eiweißgehaltes sind verschiedener Natur. So sind das Verhältnis von Wachstum zur Stoffaufnahme (vgl. RIPPEL [2]) und der KH-Vorrat von großer Bedeutung. Jedoch findet oft auch bei großem Stärkevorrat Eiweißabbau statt, so in den unteren Tabakblättern während der Blüte (vgl. MOTÈS [1] und CHIBNALL). Ökologisch wichtig ist der Einfluß der *Wassersättigung* des Blattgewebes auf den Eiweißumsatz. In welkenden Blättern (MOTÈS [1]) findet eine unter Umständen enorm starke Eiweißmobilisation statt. *Welken* ganze Pflanzen, werden die untersten Blätter (geringere Saugkräfte, stärkster Wasserverlust) besonders vom Eiweißabbau ergriffen: die zum Teil veränderten Spaltprodukte wandern in die jungen, wachsenden Organe aus (vgl. KH-Stoffwechsel S. 160). So bedeutsam diese Erscheinungen unter natürlichen Bedingungen auch

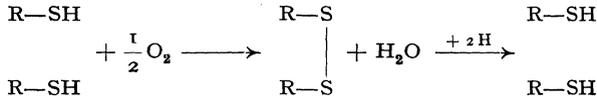
sein mögen, in ihnen ist der Schlüssel zum Verständnis *aller* Eiweißumsetzungen in Blättern nicht gefunden. Vielmehr scheinen *stoffliche Regulatoren* der Fermenttätigkeit (vgl. S. 174) eine entscheidende Rolle zu spielen (MOTHES [1]).

TR. SCHULZE setzte die Untersuchungen in dieser Richtung fort. Er fand — erstmalig zur Blütezeit — in Bohne und Tabak einen azetonlöslichen, chemisch noch nicht identifizierten Körper, der die *Proteasentätigkeit* bedeutend *aktiviert*. Zur Fruchtzeit war der Körper verschwunden, und ein Paralytiker der Proteolyse konnte extrahiert werden. Es zeigte sich, daß der Aktivator durch längeres Stehen (Oxydation!) die Eigenschaften des Paralytikers, dieser durch Reduktion den Charakter des Aktivators annahm. Offenbar handelt es sich dabei um einen und denselben Körper, der in verschiedenen Oxydationszuständen verschiedene, vielleicht gegensätzliche Wirkung hervorruft. Es konnte einwandfrei beobachtet werden, wie das erste Auftreten des Regulators zunächst in den blüthenahen oberen Blättern erfolgt, daß auch die Umstimmung in den fruchtnahen Organen zuerst vor sich geht, während in den untersten Blättern noch Eiweiße mobilisiert werden.

MOTHES (2) zeigte, daß eine solche Regulation auch für den auffälligen Stoffwechsel austreibender *unterirdischer Reservestoffbehälter* verantwortlich zu machen ist. Auch hier ist das Redoxpotential von entscheidender Bedeutung. Dieses wird von der O_2 -Spannung und vom p_H entscheidend bestimmt. Die Rolle dieser Faktoren im Eiweißstoffwechsel erscheint damit in neuem Lichte. Auch wird die Parallele zum KH-Stoffwechsel deutlich: Eiweiß und KH werden gleichermaßen bei O_2 -Abschluß besonders intensiv aufgespalten. Damit ergibt sich erstmalig auch für den *Tagesrhythmus* des Eiweißstoffwechsels (nachts Abbau, tags Aufbau), auf den MOTHES (1) und bei Sukkulenten WOLF hinwiesen, eine Erklärungsmöglichkeit. Die infolge der Photosynthese erhöhte O_2 -Spannung hemmt den Abbau der Eiweiße. Weitere Untersuchungen sind angekündigt.

Das Auftreten physiologisch verwandter *Aktivatoren* wurde von WALDTSCHMIDT-LEITZ in tierischen Organen, von GRASSMANN (zusammenfassende Darstellung) in der Hefe festgestellt, allerdings ohne daß die für höhere Pflanzen wichtige regulatorische Funktion beobachtet werden konnte. Diese Untersuchungen schließen sich eng an die oben gemachten Bemerkungen über die Aktivierung des Papains durch HCN und H_2S an. Ob HCN als natürlicher Regulator in höheren Pflanzen in Frage kommt, ist nicht eindeutig erwiesen (SCHULZE). Im tierischen Gewebe und in der Hefe (GRASSMANN und Mitarbeiter) scheinen organische Derivate des Schwefelwasserstoffs regulierend auf die Proteasentätigkeit zu wirken, vornehmlich das *Glutathion*, ein interessantes Tripeptid, das aus Glykokoll, Glutaminsäure und der S-haltigen

Aminosäure Zystein ($\text{HS} \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH} \cdot \text{NH}_2 \cdot \text{COOH}$) besteht. Diese Substanz kann leicht oxydiert werden.



Die oxydierte Form aktiviert Proteasen nicht, hemmt sie sogar teilweise. Wieweit die Regulatoren höherer Pflanzen ähnliche Körper sind, muß erst noch erwiesen werden.

In den häufigsten Fällen bleibt der Eiweißabbau nicht bei den Aminosäuren stehen. Vielmehr werden diese oxydativ abgebaut, wobei Ammoniak entsteht. Kompliziertere *Aminosäuren* unterliegen verschiedenen Arten des *Abbaus*. So weiß man von der wichtigen, keinem Eiweiß fehlenden basischen Aminosäure *Arginin*, daß es entweder Ammoniak oder Harnstoff oder Guanidin abspalten kann (JWANOFF und Mitarbeiter). — Werden *Aminosäuren decarboxyliert*, so entstehen Amine. Offenbar läuft diese Reaktion nicht direkt, etwa unter Vermittlung der Carboxylase (WETZEL [2]), sondern auf dem Umweg über eine Dehydrierung (WIELAND).

VI. Sekundäre Pflanzenstoffe¹.

Der *Fettstoffwechsel* der Pflanzen ist ein stark vernachlässigtes Gebiet. Dabei ist die Menge fettartiger Substanzen selbst in vegetativen Organen recht groß, unter Umständen sogar größer als der Zuckergehalt. CHIBNALL hat begonnen, sich mit dem Umsatz der ätherlöslichen Stoffe in *Blättern* zu beschäftigen. Er stellte u. a. fest, daß sich im hungernden (verdunkelten) Blatt von *Brassica oleracea* der Gehalt an Phosphatiden und Glyceriden nur unbedeutend verändert, obwohl z. B. das Chlorophyll zerstört wird und Eiweiße stark abgebaut werden. Das deutet darauf hin, daß die „fettartigen“ Substanzen nur schwer angegriffen werden und vielleicht keinen Reservestoffcharakter haben. Jedoch können bindende Schlüsse aus diesen Versuchen noch nicht gezogen werden, da der erreichte Hungerzustand noch keineswegs extrem war.

Obwohl pflanzenphysiologisch keineswegs ausgewertet, verdienen doch die Untersuchungen über *Vitamine* hier eine Erwähnung, nachdem es WINDAUS und seinen Mitarbeitern gelungen ist, das *Vitamin D* kristallisiert zu erhalten und in ihm ein Isomeres des *Ergosterins* mit dem Mol.-Gew. 382 und der Zusammensetzung $\text{C}_{27}\text{H}_{42}\text{O}$ zu erkennen.

¹ Unter dieser Überschrift sollen vorerst vereinzelt dastehende, aber wichtige Probleme behandelt werden, deren Einordnung in andere Abschnitte nicht tunlich erscheint und die unter besonderer Überschrift zu isoliert stehen würden.

Andererseits haben KARRER und VON EULER u. a. in zum Teil gemeinschaftlicher Arbeit die engsten Beziehungen des wachstumsfördernden *Vitamins A* zu dem Pflanzenfarbstoff *Carotin* aufgedeckt, der vom tierischen Organismus nicht gebildet werden kann (KARRER). Das lenkt die Aufmerksamkeit auf die auch in anderer Beziehung interessanten *Carotinoide*, deren Konstitution weitgehend geklärt werden konnte (KARRER und Mitarbeiter). Das *Xanthophyll* ($C_{40}H_{56}O_2$) unterscheidet sich vom *Carotin* ($C_{40}H_{56}$) nur durch die Oxydationsstufe. Im übrigen ist ihr Bau völlig übereinstimmend und durch zahlreiche Doppelbindungen ausgezeichnet, die leicht wechseln können. Es liegen im Organismus mehrere dieser Isomeren vor. Für die physiologische Rolle der Farbstoffe konnten noch keine Anhaltspunkte gefunden werden mit Ausnahme der oben skizzierten Beziehungen zum Vitamin A. Die Bildung des *Lycopins* in der *Tomate* unterliegt interessanten Temperaturabhängigkeiten. Der Farbstoff wird am besten bei 20—21° C ausgebildet. Bei 30° unterbleibt seine Synthese. Die Tomaten nehmen dann goldgelbe Färbung an. Offenbar spielen bei dieser Carotinoidsynthese thermolabile Enzyme eine gewisse Rolle. Licht ist ohne Bedeutung für die Synthese (EULER und Mitarbeiter).

VII. Atmung (Energiewechsel).

Der Chemismus der energieliefernden Prozesse wurde im wesentlichen bereits im Abschnitt III erörtert. Es handelt sich bekanntlich in der Hauptsache um Oxydationen. Wir begegnen ihnen in drei verschiedenen Formen (wobei die dritte der zweiten im Prinzip verwandt ist): 1. Die direkte Aufnahme von Sauerstoff ($2A + O_2 = 2AO$) eventuell über eine peroxyartige Zwischenstufe; 2. die Abgabe von Wasserstoff oder Dehydrierung ($AH + B = BH + A$); 3. die Abgabe von Elektronen ($Fe^{++} \rightarrow Fe^{+++} + 1 \text{ Elektr.}$). WIELAND hat das Wesen der Dehydrierung weitgehend geklärt. Sie erfolgt im Organismus meist fermentativ (Dehydrasen). Entscheidend ist, daß die Wasserstoffabspaltung vom Donator (A) meist mehr Energie frei werden läßt als die neuerliche Bindung an den Akzeptor verbraucht (vgl. S. 163). Dehydrierungen erscheinen als einleitende oder intermediäre Reaktionen auch dort, wo die Bruttoformel des Gesamtprozesses nur die Aktion des Sauerstoffs zeigt, wie es bei der Sauerstoffatmung der Fall ist ($C_6H_{12}O_6 + 6O_2 = 6CO_2 + 6H_2O$). Wichtig für den ununterbrochenen Verlauf der Dehydrierung ist die Gegenwart des Akzeptors. Er ist entweder in genügender Menge vorhanden (wie der Azetaldehyd bei der Gärung), oder er wird regeneriert, indem der Wasserstoff mit Sauerstoff zu Wasser reagiert ($2BH + O = 2B + H_2O$). Diese Sauerstoffübertragung hat WARBURG studiert. Sie geht unter Vermittlung *des* Atmungsfermentes, einer Hämin-Eisen-Verbindung, vor sich, die durch Blau-

säure und Kohlenoxyd „vergiftet“ wird. Die WIELANDSche und die WARBURGSche Theorie behandeln also zwei verschiedene Vorgänge, die lediglich wegen ihrer häufigen Koppelung oft verwechselt werden. Diese Theorien schließen einander keineswegs aus, sondern ergänzen sich. Es ist möglich, daß vornehmlich die Dehydrierung zum Freiwerden von Energie in solcher Form führt, daß sie für Lebensprozesse verwendbar ist. WARBURG hat sich neuerdings zu diesen Problemen geäußert. Er fand, daß unter bestimmten Bedingungen Sauerstoffübertragung auf biogene Substanzen auch ohne Fermenteisen möglich ist. Er sagt, in einer lebenden Zelle reagieren Wasserstoff *und* Sauerstoff. Das eigentliche Problem lautet also nicht: aktivierter Wasserstoff *oder* Sauerstoff, sondern Eisen oder Nichteisen. Dieser Streit ist bei O_2 -atmenden Zellen zugunsten des Fe entschieden. An anderer Stelle sagt WARBURG (WARBURG und Mitarbeiter): „Um das aktivierte Substrat konkurrieren in sauerstoffatmenden Zellen molekularer Sauerstoff und Fermenteisen, wobei Fermenteisen gewinnt.“ „Chemisch wäre hiernach Atmung ohne sauerstoffübertragendes Eisen durchaus möglich. Aber das Leben macht von dieser Möglichkeit keinen Gebrauch.“

In diesem Zusammenhang ist wichtig, daß die Regeneration des H_2 -Akzeptors mindestens in den meisten studierten Fällen tatsächlich eine Schwermetallkatalyse ist. Das trifft auch für die wichtigen *Sulfhydrilkörper* (z. B. Glutathion) zu, die durch den Luftsauerstoff leicht dehydriert werden ($2-SH \rightarrow -S-S- + H_2$). Diese Substanz vermag leicht andere Körper zu dehydrieren, wobei sie selbst aus der Disulfidform in die Sulfhydrilform übergeht (vgl. S. 172). Dieser Kreislauf kann beliebig lange gehen. Man könnte hierin ein Beispiel sehen für eine Oxydation durch Sauerstoff ohne Wirksamkeit eines Schwermetallkatalysators, wenn nicht in neuester Zeit festgestellt worden wäre, daß die Dehydrierung des Glutathions (bzw. die Reaktion seines Wasserstoffs mit Luftsauerstoff) nur in Gegenwart von Schwermetallen vor sich geht, so daß die angenommene Bedeutung der Sulfhydrilkörper¹ für Atmungsvorgänge stark gemindert ist (MELDRUM, SCHÖBERL).

In diesem Zusammenhang interessiert, daß es ZEILE gelungen ist, die *Katalase* als einen Porphyrin-Eisen-Komplex zu enthüllen (ZEILE) und die Identität tierischer und pflanzlicher Katalase festzustellen, und daß KÜHN auch die *Peroxydase* als ähnlichen Körper erkannt hat. Damit sind alle an Sauerstoffreaktionen beteiligten Fermente chemisch

¹ Als Schwefelwasserstoffkörper beeinflussen sie im übrigen Schwermetallkatalysen auch hemmend, indem sie die Metalle unlöslich binden. Darauf mag auch die oben (S. 171) erwähnte Aktivierung des Papains durch Glutathion beruhen. Denn Papain wird durch Schwermetalle gehemmt. — SH hebt diese Hemmung auf, beseitigt die Schwermetallionen (vgl. SCHÖBERL, MICHAELIS 1], KREBS).

sehr verwandt: Katalase, Peroxydase und WARBURGSches Atmungsferment, denen in gewisser Weise noch das Zytochrom (eine Gruppe von Eisenporphyrinen der Hefe) und der Blutfarbstoff anzureihen sind. Die Fermente zeigen gegenüber dem Blutfarbstoff eine ungeheure Wirksamkeit (im Verhältnis 10000 : 0,01).

1 Mol Peroxydase setzt	in 1 Sekunde	10^5 Mole H_2O_2 um
1 Mol Katalase zersetzt	in 1 „	$6,10^4$ Mole H_2O_2 um
1 Mol WARBURG-Ferment setzt	in 1 „	10^5 Mole O_2 um.

Literatur.

- ARNOLD, AUG.: *Planta* (Berl.) **13**, 529 (1931).
 BORESCH, K.: *Handbuch der Pflanzenernährung von HONCAMP 1*, 180. Berlin 1931.
 CHIBNALL, A. C., u. P. N. SINAI: *Ann. of Bot.* **45**, 489 (1931). — CONANT, J. B., u. Mitarbeiter: *J. amer. chem. Soc.* **53**, 2382 (1931).
 DENEKE, H.: *Jb. Bot.* **74**, 1 (1931). — DITTRICH: *Planta* (Berl.) **12**, 69 (1930).
 EULER, VON, u. MYRBÄCK: *Z. physiol. Chem.* **198**, 219, 236 (1931). — EULER, H. VON, P. KARRER, F. V. KRAUS u. O. WALKER: *Helvet. chim. Acta* **14**, 154 (1931).
 FISCHER, H., u. Mitarbeiter: *Liebigs Ann.* **490**, 38 (1931). — FUJISE, SH.: *Biochem. Z.* **236**, 231 (1931).
 GODNEW, T. N., u. S. K. KORSCHENEWSKI: *Planta* (Berl.) **12**, 184 (1930). — GRASSMANN, W.: *Handbuch der Biochemie, Ergänzungsbd.*, S. 175. 1930. — GRASSMANN, W., u. Mitarbeiter: *Z. physiol. Chem.* **194**, 124 (1931). — GUTTENBERG, H. v.: *Ann. Jard. bot. Buitenzorg* **41**, 105 (1931).
 HAAS, A. R. C., u. L. S. KLOTZ: *Bot. Gaz.* **92**, 94 (1931). — HAAS, P.: *Biochemic. J.* **25**, 1472 (1931). — HARDER, R.: *Planta* (Berl.) **11**, 207 (1930). — HAWORTH u. LEARNER: *The constitution of sugars*. London 1929.
 IWANOFF, N. N., u. Mitarbeiter: *Biochem. Z.* **231**, 67 (1931).
 JACOBSON, K.: *Biochem. Z.* **234**, 401; **243**, 1 (1931).
 KAKESITA: *Jap. J. of Bot.* **5**, 239 (1930). — KARRER, P.: *Handbuch der Biochemie, Ergänzungsbd.*, S. 63. 1930. — KARRER, P., u. Mitarbeiter: *Helvet. chim. Acta* **14**, 435, 614 (1931). — KAUTSKY, H., u. A. HIRSCH: *Naturwiss.* **19**, 964 (1931). — KISCH, BR.: *Biochem. Z.* **235**, 35 (1931). — KNOOP: *Oxydationen im Tierkörper*. Stuttgart 1931. — KREBS, H. A.: *Biochem. Z.* **238**, 174 (1931). — KUHN, R., u. Mitarbeiter: *Naturwiss.* **19**, 771 (1931). — KURSSANOW, A. L.: *Planta* (Berl.) **15**, 752 (1932).
 LIPMANN, C. B., u. G. MACKINEY: *Plant Physiol.* **6**, 593 (1931). — LOHMANN, K.: (1) *Biochem. Z.* **237**, 445 (1931). — (2) *Ebenda* **241**, 67 (1931). — (3) *Naturwiss.* **19**, 180 (1931).
 MELDRUM, N.: *Biochemic. J.* **24**, 1421 (1930). — MENGDEHL, H.: *Jb. Bot.* **75**, 252 (1931). — MEVIUS u. DIKUSSAR: *Ebenda* **73**, 633 (1930). — MICHAELIS, B.: (1) *Oxydations-Reduktionspotentiale*. Berlin 1929. — (2) *Biochem. Z.* **240**, 192 (1931). — MOTHES, K.: *Planta* (Berl.) **12**, 686 (1931). — (2) *Naturwiss.* **20** (1932). — MÜLLER, D.: *Biochem. Z.* **238**, 253 (1931).
 NEUBAUER, O.: *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie* **5**, 756 1928. — NEUBERG, C., u. M. LÜDKE: *Alloiomorphe Zucker*. In *Handbuch der Biochemie, Ergänzungsbd.*, S. 116. 1930. — NIGHTINGALE, G. T., u. Mitarbeiter: *Plant Physiol.* **6**, 605 (1931). — NOACK, K., u. W. KIESSLING: *Zusammenfassender Bericht: Z. angew. Chem.* **44**, 93 (1931).

OKAHARA, K.: Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. Sendai 5, 739 (1930). — OPARIN, A., u. A. KURSSANOW: Biochem. Z. 239, 1 (1931). — OSTERHOUT, COOPER u. JACQUES: J. gen. Physiol. 14, 17, 301 (1931).

PIRSCHLE: Planta (Berl.) 14, 583 (1930).

RIBBERT: Planta (Berl.) 12, 603 (1930). — RIPPEL, A.: Biochem. Z. 187, 272 (1927); 177, 318 (1926). — RIPPEL, K.: Arch. Mikrobiol. 2, 72 (1930). — ROHBERG, M.: Zbl. Bakter. II 84, 196 (1931).

SCHARFNAGEL, W.: Planta (Berl.) 13, 716 (1931). — SCHÖBERL, A.: Z. physiol. Chem. 201, 167 (1931). — SCHULZE, TRG.: Planta (Berl.) 16, 116 (1932). — SCHUMACHER, W.: Jb. Bot. 75, 582 (1931). — SOMMER, A. L.: Plant Physiol. 6, 339 (1931). — STEKELENBURG, N. J.: Rec. Trav. bot. néerl. 28, 297 (1931).

THUNBERG, TORST: (1) Handbuch der Biochemie, Ergänzungsbd., S. 213. 1930. — (2) Ebenda S. 245. 1930. — TOENNISSEN u. BRINKMANN: Z. physiol. Chem. 187, 137 (1930).

VASSILJEW, J. M.: Arch. Pflanzenbau 7, 126 (1931).

WARBURG, O.: (1) Biochem. Z. 103, 188 (1920). — (2) Naturwiss. 9, 354 (1921). — (3) Biochem. Z. 231, 493 (1931). — WARBURG, O., u. W. CHRISTIAN: Ebenda 238, 131 (1931). — WASTENEYS, H., u. H. BORSOOK: Physiologic. Rev. 10, 110 (1930). — WETZEL, K.: (1) Erg. Biol. 7, 404 (1931). — (2) Planta (Berl.) 15, 697 (1932). — WETZEL, K., u. W. RUHLAND: Ebenda 15, 567 (1931). — WIELAND, H., u. F. BERGEL: Liebigs Ann. 439 (1924). — WINDAUS u. Mitarbeiter: Ebenda 489, 252 (1931). — WOLF, H.: Planta (Berl.) 15, 572 (1931). — WOOLF, B.: Biochem. J. 23, 472 (1929).

ZEILE, K.: Z. physiol. Chem. 195, 39 (1931).

11. Stoffwechsel II. Heterotrophe und Spezialisten.

Von A. RIPPEL, Göttingen.

I. Stoffliche Zusammensetzung.

*Lipoid*e. Bei Bakterien kommen nach v. BEHRING keine Sterine vor, im Gegensatz zu Hefen und anderen Pilzen; sie sollen phylogenetisch erst spät entstanden sein im Zusammenhang mit später erworbenen Funktionen. Andererseits besitzen sie einen oft recht hohen Gehalt an Fetten und Wachsen (diese besonders der Tuberkuloseerreger), die dadurch bemerkenswert sind (ANDERSON, vgl. CHARGAFF), daß als alkoholische Komponente in Veresterung mit höheren Fettsäuren Polysaccharide vorkommen, wie die Maninositose (Komplex aus Mannose und Inosit); ferner wurde als Komponente die sonst in der Natur selten vorkommende d-Arabinose aufgefunden.

Zellwandbestandteile. Nach HIBBERTS vorläufiger Mitteilung besteht die von *B. xylinum* gebildete Haut aus echter Zellulose, was bisher erst aus Färbungen geschlossen war. Nach HARRISON usw. erfolgt die Bildung von Laevan aus Saccharose und Raffinose durch *B. mesentericus* auch rein enzymatisch.

Farbstoffe. Nachdem kürzlich WREDE das Pyozyanin von *Ps. pyocyaneus* als Phenazinderivat erkannt hatte, fanden KÖGL usw. den gleichen Baustein in dem Chlororaphin des *B. chlororaphis*, das in Form grüner Kristalle in den Kulturen auftritt. Einige Hinweise zeigen, daß offenbar die Farbstoffe von Bakterien und Pilzen im Verlaufe der Autolyse entstehen; so bei METZ (verschiedene Ascomyceten), BEHR (*Aspergillus niger*); GORBACH (*Ps. pyocyaneus*); MOYCHO (*B. prodigiosum*); sie müssen dort entstehen durch Umwandlung frei werdender aromatischer Komplexe. A. RIPPEL entwickelt die Vorstellung, daß diese Farbstoffe in irgendeinem Zusammenhang mit den von Mikroorganismen ja auch vielfach gebildeten Humusstoffen stehen.

Als *Leuchtorganismen* wurden von BOTHE einige *Mycena*-Arten erkannt.

II. Mineralstoffernährung.

Hier hat vor allem die Wirkung von Zink und Kupfer Beachtung gefunden. Zink hat sich offenbar als Nährstoff erwiesen (METZ für Ascomyceten, ROBERG für *Aspergillus*-Arten, HARGUE-CALFEE), den ROBERG so definiert, daß der betreffende Stoff zum Gedeihen not-

wendig ist, ohne Rücksicht auf das „Wie“. ROBERG erhielt z. B. folgende Zahlen:

Ohne Zn	+ 0,2 mg Zn je 100 ccm Nährlösung.
<i>Aspergillus niger</i> 3	1277 mg Myzel

Beim Kupfer ist man bisher nur zu einer geringen Wirkung auf das Myzelgewicht gekommen, möglicherweise, weil hier die Reinigung schwieriger ist wegen der sehr geringen wirksamen Mengen. Indessen hat METZ nachgewiesen, daß außer der durch BORTELS schon bekannten, von WOLFF-EMMERIE bestätigten Unterdrückung des schwarzbraunen Farbstoffes der Sporen von *Asp. niger* bei Cu-Mangel, auch die Zahl der Sporen bei diesem und *Penicillium*-Arten herabgesetzt wird.

SCHWARTZ-STEINHART stellten fest, daß Cu von Pilzmyzel zunächst aufgenommen, dann wieder abgegeben wird, was für besondere Funktion spricht. Möglicherweise wirkt es als Oxydationskatalysator. ELVEHJEM hält Fe bei Hefe für notwendig zur Zytochromsynthese, Cu zur Synthese der α -Komponente des Zytochroms. Auch LOCKE-MAIN nehmen Cu als Bestandteil der Atmungssubstanz an.

Nach ROSENBLATT-MARCH beschleunigt kein Metall die Gärung von Hefe, einige aber das Wachstum und über diesen Umweg die Gärung; diese findet auch noch bei viel höheren Metallkonzentrationen statt, die die Entwicklung schon lähmen.

Hinsichtlich des *Magnesiums* wurde von v. EULER die wichtige Entdeckung gemacht, daß es einen Aktivator der Zymase darstellt (vgl. S. 183). In *Aspergillus* finden sich nach RIPPEL-BEHR keine durch organische Lösungsmittel in Lösung gehende Mg-Verbindungen, dagegen andere organischer Natur. STAPP-ZYCHA haben eine unter den geprüften Bakterien spezifische Wirkung von Mg-Salzen auf *B. mycoides* gefunden; die Stäbchen verquellen innerhalb weniger Minuten zu Kugeln.

Jod fördert in gewissen Konzentrationen nach KOIJMANS die Entwicklung der Hefe, ist aber nicht mit Bios identisch:

Nach 14 Tagen Hefezellen je 3 cmm		
Minerallösung	+ 0,001 Hefeextrakt	+ $\frac{1}{10}$ Million Jod je 25 ccm
1210	3000	2950

III. Stickstoff-Stoffwechsel.

Die Aufnahme von Ammoniak- oder Nitrat-Stickstoff ist nach SAKAMURA nach Stämmen, Vorkultur usw. verschieden, während K. RIPPEL in gewissen Fällen eine Abhängigkeit von ROBBINS Effekt findet; wenn der isoelektrische Punkt einen Umschlagspunkt darstellt, so erfolgt der Umschlag plötzlich und quantitativ, nicht abgestuft. Z. B. nimmt *Aspergillus oryzae* Nitrat nur links vom isoelektrischen Punkt auf (p_H 4,25) gleichzeitig mit Ammoniak, dieses aber rechts und links davon. *Aspergillus niger* zieht stets unabhängig Ammoniak vor; erst wenn dieses verschwunden ist, greift er Nitrat an.

JANKE-HOLZER stellen fest, daß verflüssigende Bakterien in nicht geschwächter Kultur Kasein kräftiger abbauen als in geschwächter; Nichtverflüssiger umgekehrt. In diesem Falle handelt es sich also um ein Endo-, in jenem um ein Ektoenzym.

Daß bei Mikroorganismen auch bei saurer Reaktion Eiweißabbau stattfindet, zeigt BEHR an *Asp. niger*: bei neutraler Autolyse (p_H 6,5) unter starkem Myzelschwund viel Ammoniak, Fehlen organischer N-Verbindungen im Substrat, Schwund des Chitins, Auftreten eines violetten Farbstoffs und huminartiger Substanzen, bei saurer (p_H 1,0) unter schwachem Myzelschwund starkes Auftreten organischer N-Verbindungen und von Ammoniak im Substrat, Fehlen huminartiger Stoffe, Erhaltenbleiben des Chitins.

GORBACH untersuchte mit modernen Reinigungsmethoden die Enzyme von *Ps. pyocyaneus*: Opt. der peptonspaltenden bei p_H 6,5, der eiweißspaltenden bei p_H 7,0, der polypeptidspaltenden bei p_H 8,4.

IV. Stickstoffbindung.

Die Frage der Stickstoffbindung findet zur Zeit erhöhtes Interesse nach der Richtung, ob noch andere wie die bekannten Mikroorganismen N binden. SCHÖBER hatte in methodisch anscheinend einwandfreier Weise gezeigt, daß auch *Aspergillus niger* die Fähigkeit zur N-Bindung besitzt; SCHRÖDER und KADELBACH kamen bald darauf mit den gleichen Stämmen zu einem negativen Ergebnis. Ob die Erklärung, daß diese Stämme die Fähigkeit zur N-Bindung verloren hätten, stichhaltig ist, ist kaum zu entscheiden; dagegen würde sprechen, daß der Verlust bei allen Stämmen gleichzeitig eingetreten wäre. SELIM findet u. a. folgende N-Bindung:

<i>B. megaterium</i>	2,41 mg gebunden	je 100 ccm	1 Proz.	Glykoselösung
<i>Azotobacter</i>	1,75—2,07 mg	„	je 100 ccm	1 Proz.
<i>B. prodigiosum</i>	0,88 mg	„	je 100 ccm	1 Proz.

Auch für diese Ergebnisse wird man einstweilen eine Bestätigung abwarten müssen. Zu beachten ist dabei noch die Angabe von DIANOWA usw., wonach im Boden *Azotobacter*-ähnliche Organismen ohne Fähigkeit zur N-Bindung vorkommen sollen. Auch SELIM hatte bei anderen *Megaterium*-Stämmen ein negatives Ergebnis.

Wie methodische Fehler entstehen können, hat M. P. LÖHNIS gezeigt: Geringe Mengen flüchtiger N-Verbindungen gehen in den ungeimpften Kontrollen flüchtig, werden in den geimpften assimiliert; so entsteht am Schlusse des Versuches eine Differenz, die eine N-Bindung vortäuscht. Daß bei manchen Autoren auch sonstige ganz grobe methodische Fehler vorkommen können, zeigt die Arbeit von CLAUSEN, dessen Zellulosezersetzer so viel N binden soll, daß der N-Gehalt der

Nährlösung in 20 Tagen von 0,03% auf 0,31% gestiegen sein soll, was 700 mg N je 1 g C-Quelle bedeuten würde.

Eine Stickstoffbindung der Leguminosenbakterien in Reinkultur wurde bisher teils behauptet, teils geleugnet; M. P. LÖHNIS kam, bei Berücksichtigung der oben erwähnten Fehlerquelle, zu einem negativen Ergebnis, ebenso BURK (auch nicht bei vermindertem O_2 -Druck) und POHLMANN. Interessante Versuche teilt VIRTANEN-V. HAUSEN mit: Rotklee gedeiht mit Knöllchen besser als mit gebundenem N, Weißklee umgekehrt. Sterile Kulturen zeigten nun, daß Rotklee auf Lösung mit hydrolysiertem Kasein besser wuchs als mit Ammoniaksalz, Weißklee umgekehrt; es scheint also jener an die Ernährung durch den organisch gebundenen N der Knöllchen gefesselt zu sein. DUNHAM und BALDWIN teilen Versuche über gute und wirkungslose Stämme von Knöllchenbakterien mit, wobei diese sich als schädlich für das Pflanzenwachstum erwiesen. Das würde auf den vielleicht noch rudimentären Parasitismus der Knöllchenbakterien hinweisen.

Kulturversuche an *Coriaria japonica*, ausgeführt von KATAOKA, zeigten auch für diese Nichtleguminose Stickstoffbindung durch Knöllchen: mit Knöllchen auf N-freiem Substrat gutes, ohne Knöllchen kümmerliches Wachstum.

Sehr wesentlich erscheint die Feststellung von IWASAKI, wonach verminderter Sauerstoffdruck die N-Fixierung von *Azotob.* fördert. Teilung und N-Fixierung gehen dabei nicht parallel; wird die Teilung gefördert, so entstehen *sehr* kleine Zellen von 0,2 μ Durchmesser, die bei N-Fixierung in die bekannten großen, allerdings auch noch teilungsfähigen *Azotob.*-Zellen übergehen.

Einen weiteren bedeutsamen Fortschritt bedeutet der durch BORTELS erbrachte Nachweis, daß der wirksame Bestandteil eines Bodenextraktes bzw. von Humus auf *Azotob.* Molybdän ist. Er fand bei Reinkulturen:

Nährlösung	relative Azotobactermenge
Ohne Zusatz	1,0
+ Erdextraktasche	2,0
+ 0,0005 % Na_2MoO_4	3,0

BURK und LINEWEAVER (2) schreiben dem Kalzium eine spezifische Wirkung auf die N-Bindung zu, das in dieser Hinsicht völlig durch Strontium zu ersetzen sei, während andere Elemente, wie Mg, Ba, Be das Wachstum in Nährlösung mit gebundenem N fördern, aber keinen Einfluß auf die N-Bindung ausüben.

Eine Theorie des Chemismus der N-Bindung stellte BLOM auf, wobei eine organische Eisenverbindung der Katalysator sein soll, der die Hydratation des molekularen N_2 durchführen soll. Das in der Theorie als Zwischenprodukt angenommene Hydroxylamin will Verfasser nachgewiesen haben. Im übrigen wurde bei *Azotob.* Ammoniak

als Zwischenprodukt nachgewiesen, nach WINOGRADSKY nur in alkalischem Medium, nach KOSTYCHEW und SCHELOUMOW bei Überschuß des Betriebsmaterials.

Die immer wieder diskutierte N-Fixierung durch *Blaualg*en wurde von JONES auf Bakterien zurückgeführt, während ALLISON und MORRIS angeben, eine solche in Reinkulturen erzielt zu haben; bei Gegenwart von Zucker soll sie höher gewesen sein (5 bzw. 8,5 mg N je 100 ccm im letzten Falle bei Gegenwart von 1 g Zucker).

V. Bildung organischer Säuren durch Schimmelpilze.

Zu der schon bekannten Kojisäure, die MAY usw. bei *Asp. flavus* bis zu 45% des Gesamt-, 55% des verbrauchten Zuckers erhielten, fand WIJKMAN zwei neue Säuren bei *Pen. glaucum*, Glaukonsäure 1, $C_{18}H_{20}O_7$, und 2, $C_{18}H_{20}O_6$, in Ausbeute bis zu 15% des verbrauchten Rohrzuckers. Nach ANSLOW und RAISTRICK bildet *Pen. griseo-fulvum* aus Glykose 6-hydroxy-2-methyl-Benzoesäure.

Die Fähigkeit zur Gluconsäurebildung aus Zucker ist nach SCHREYER auf die verschiedensten Pilzgruppen verteilt. TIUKOW unterscheidet drei Gruppen von Penicillien: 1. säurebildende, 2. stärkebildende, 3. weder säure- noch stärkebildende Formen; Säure- und Stärkebildung sollen sich ersetzen.

Die Bedingungen der Säurebildung sind noch wenig durchsichtig; denn einerseits sind die Stämme sehr verschieden (BERNHAUER usw., BEHR), andererseits ändern sie dauernd ihre Eigenschaften (vgl. S. 178), wie namentlich KADELBACH an Einsporkulturen zeigte. THIES konnte den *fumaricus*-Stamm von *Asp.*, der die Fähigkeit zur Bildung der Fumarsäure gänzlich verloren hatte, experimentell nicht wieder dazu bringen. Endlich sind offenbar die Bedingungen zur Bildung einer Säure bei verschiedenen Mikroorganismen nicht einheitlich. FREY fand z. B. bei *Citromyces glaber* ein p_H 3—4 am günstigsten für die Zitronensäurebildung, bei p_H 2,0 gänzliche Unterdrückung, das aber bei *Asp. niger* am günstigsten war.

VI. Essigsäuregärung.

Die aus Zucker gebildete Gluconsäure wird von manchen Essigbakterien weiter zu 5-Ketogluconsäure oxydiert. Auch andere Ketone werden gebildet (Dioxyazeton aus Glyzerin, Lävulose aus Mannit usw.). HERMANN usw. unterscheiden danach, bei Untersuchung von 14 Stämmen, ketogene und aketogene Essigbakterien. Arabinose und Galaktose werden zu Arabonsäure bzw. Galaktonsäure oxydiert. TAKAHASHI und ASAI stellten fest, daß *B. industrium* in Glykosehefewasser Glucuronsäure bildet.

Eigenartig verhält sich das von KREHAN beschriebene *B. acetigenoideum*, das auch durch monopolare Begeißelung bemerkenswert ist: Es vermag Methylalkohol und i-Amylalkohol zu säuern, was bisher bei keinem Essigbakterium nachgewiesen war. Hingegen hat es Schwierigkeit, n-Propylalkohol zu oxydieren, kann aber daran angepaßt werden.

Unter anaeroben Bedingungen führen Essigbakterien eine typische Alkoholgärung durch (SIMON); 20—40 % des Zuckers werden zu Alkohol vergoren. Die Bakterien sterben dabei keineswegs ab, sondern oxydieren nach Lüftung den gebildeten Alkohol zu Essigsäure.

VII. Alkoholgärung.

Sehr beachtenswert ist die von KLUYVER usw. untersuchte *Pseudomonas Lindneri*, das einzige bisher bekannte monopolare begeißelte Bakterium mit *ausgesprochener* Fähigkeit zum Vergären von Zucker, das eine fast reine Alkoholgärung durchführt, wobei nach NEUBERG-KOBEL (2) die Zwischenprodukte der Theorie einigermaßen entsprechen. Es wurden vergoren in Prozenten des Gesamtzuckers innerhalb 3 Tagen, nachdem die Gärung zum Stillstand gekommen war:

Durch <i>B. coli</i>	9,5
Durch <i>B. aerogenes</i>	16,0
Durch <i>B. fermentans</i>	25,8
Durch <i>Ps. Lindneri</i>	96,7

KROEMER und KRUMBHOLZ untersuchten „osmophile“ Hefeformen; es handelt sich hauptsächlich um *Zygosaccharomyces*-Arten, aber auch kleinzellige *Eusaccharomyceten*, welche imstande sind, sehr hoch konzentrierte Moste (bis zu 90 g Zucker in 100 ccm) zu vergären. Optimum für Wachstum und Gärung liegt für *Zygosaccharomyces*-Arten bei 40 bis 50 % Zucker. Die Alkoholbildung ist allerdings verhältnismäßig gering, 4—8%. In der Natur spielen diese Hefen bei der Vergärung von Trockenbeerauslesen usw. eine wichtige Rolle.

Vielfach untersucht wurden die Beziehungen zwischen Atmung und Gärung. Interessant ist in dieser Hinsicht der von LÜERS usw. untersuchte *Mucor Guilliermondi*, der in einer Hefe- und in einer Myzelform auftritt, die sich getrennt züchten lassen, wobei der Sauerstoff nur eine sekundäre Rolle spielt, wesentlicher die Ernährung ist: bei schlechter tritt Myzel, bei guter Hefebildung stärker in Erscheinung. Die Sauerstoffatmung übt beim Myzel einen stärker hemmenden Einfluß aus als bei der Hefeform.

Nach TRAUTWEIN-WASSERMANN (2) ist bei Bierhefe im p_H -Bereich 8—11 die Gärung auf Atmung umgeschaltet, nach denselben (1) die Atmung von Oberhefe durchschnittlich 77 % höher als die von Unterhefe; doch hat bei beiden Steigerung der Atmung auch Steigerung der Gärung zur Folge, das Verhältnis beider ist jedoch konstant. Es werden

dabei 2—3 % des verbrauchten Zuckers veratmet, 98—97 % vergoren. Infolge des größeren Energiegewinns bei der Atmung ist diese jedoch absolut nicht gering:

Von der Gesamtenergie entfallen bei Oberhefe auf Atmung 40 %, Gärung 60 %
 Von der Gesamtenergie entfallen bei Unterhefe auf Atmung 32 %, Gärung 68 %

Diese Atmungsenergie ist auf gleiche Masse bezogen sogar 17mal größer als beim Menschen.

Künstlich vermag man durch Monojodessigsäure, welche die Gärung eher hemmt als die Atmung, beide Stoffwechselformen bei der Hefe zu trennen (LUNDGAARD, NILSON usw., BOYSEN-JENSEN).

Hinsichtlich des Nachweises der Zwischenprodukte erzielten NEUBERG-KOBEL (1) und KOBEL wesentliche Fortschritte. Es gelang, durch Zusatz von Narkotica, Plasmolytica, selbst durch Erhöhung der Konzentration des Zuckerphosphates aus Mg-Hexose-di-phosphat, Methylglyoxal und Brenztraubensäure anzuhäufen. Z. B. trat bei 0,5 g frischer Hefe auf 30 ccm 4—6proz. Mg-Hexose-di-phosphat-Lösung Methylglyoxal, bei 3—5 g Hefe Brenztraubensäure auf. Durch Hefemazerationssaft, sechsfach verdünnt, konnte KOBEL eine Ausbeute von 79 % des Zuckers, 100 % des umgesetzten Zuckerphosphats als Brenztraubensäure und Glycerin in äquimolekularem Verhältnis erhalten. Es soll hierbei die Apozymase und P-Abspaltung geschont, die Gesamt- und Co-Zymase gelähmt sein. Als Apozymase definieren NEUBERG und v. EULER die von der Co-Zymase befreite, noch Mg-haltige (vgl. S. 178) Holozymase (Gesamtzymase). Der Begriff Zymase soll dabei den von allen Aktivatoren befreiten Komplex umfassen.

VIII. Sonstige anaerobe Gärungen und Reduktionen.

Für die *Milchsäuregärung* ist eine Angabe von KANTARDJIEFF von Interesse, wonach zwei Stämme von *Thermob. bulgaricum*, die in Milch l-Milchsäure bilden, auf anderem Substrat sich folgendermaßen verhalten:

In Zuckerbouillon bildet Stamm	16	inaktive Milchsäure
In Zuckerbouillon bildet Stamm	17	l-Milchsäure
In Bierwürze bildet Stamm	16	l-Milchsäure
In Bierwürze bildet Stamm	17	inaktive Milchsäure.

Eigenartig sind die durch SMIT untersuchten *Gärungssarcinen*, von denen *Zymosarcina ventriculi* mehr eine Hefegärung, *Z. maxima* eine Buttersäuregärung durchführt. Die *Sarcina*-Paketform ist sehr kurzlebig, lebt bei *ventriculi* nur 48 Stunden! 4—5 Wochen nur dann, wenn auf dem Höhepunkt der Gärung die Luft durch CO₂ ersetzt wird. In Naturmaterial ist der Organismus unbegrenzt haltbar, aber offenbar in anderer Form.

Zur *Desulfurikation* untersuchte BAARS *Sp. desulfuricans, aestuarii, Vibrio thermodesulf.* Alle diese halophilen, thermophilen und gewöhnlichen Arten sind danach nur Anpassungsformen einer Art (*V. desulf.*). Die Anpassungsfähigkeit nimmt mit dem Alter ab.

FISCHER usw. beschreiben, allerdings nicht von Reinkulturen, die biologische Reduktion von Kohlenmonoxyd zu Methan in Gegenwart von Wasserstoff.

Wichtig ist, daß Reduktionen nicht ohne weiteres abgelenkt werden können. PIRSCHLE-MENGDEHL zeigten, daß Hefe teils bei NH_3 , teils bei Nitrat stärker reduziert, elementaren Schwefel z. B. auf Nitrat stärker.

IX. Zellulosezersetzung.

Die Frage des Stoffwechsels der zellulosezersetzenden Mikroorganismen, soweit es sich um Spezialisten auf diesem Gebiete handelt, ist noch eine Frage der Reinkulturmethodik. Die Schwierigkeit beleuchtet eine Arbeit von TETRAULT, der bei 114 Isolierungsversuchen eines thermophilen anaeroben Zellulosezersetzers mit dem Mikromanipulator nur in vier Fällen Erfolg mit Anwachsen hatte; aber diese Bakterien zersetzten keine Zellulose; er betrachtet sie demnach als Begleitbakterien. Man wird also Angaben, wie von CLAUSEN, wonach die bekannten anaeroben OMELIANSKI-Bakterien nur eine Wasserstoffgärung durchführen sollen (vgl. auch COWLES-RETTGER), während Methan durch Begleitbakterien gebildet werden soll, ferner der Angabe, daß aus Zucker durch das isolierte Bakterium keine Butter-, wohl aber Milchsäure gebildet werde, vorläufig noch kritisch gegenüberstehen müssen.

Das gleiche gilt für die Angaben von KALNIŅŠ, der 50 (!) neue aerobe zellulosezersetzende B. beschreibt, von denen eines, *B. protozoides*, Glykose bis zu 30% der zugefügten Zellulose anhäufen soll; auch TETRAULT fand reduzierenden Zucker ohne Zusatz von Antiseptics, PETERSON usw. reduzierenden Zucker, aber keine Zellobiose, SIMOLA dagegen Zellobiose und Glykose, auch mit Enzympräparaten. Dieser Autor beschreibt zwei aerobe sporenbildende Zellulosezersetzer, die als Stoffwechselprodukte geringe Mengen Ameisen- und Essigsäure, als Gas nur CO_2 , bilden sollen; die Versuchsanordnung ist indessen mehr anaerober Natur. Auch diese Bakterien sollen Glykose, Arabinose usw. abbauen. Sie sollen ferner 3 Jahre auf künstlichen Medien kultiviert worden sein, ohne die Fähigkeit zur Zellulosezersetzung zu verlieren.

Demgegenüber ist der von BOKOR isolierte *Mycococcus cytophagus*, ein Aktinomycet, offenbar ein echter Zellulosezersetzer, der keine andere C-Quelle anzugreifen vermag. Der von KRZEMIENTEWSKA beschriebene aerobe Zellulosezersetzer (Kokken und Stäbchen; den Myxobakterien nahestehend?) wurde leider physiologisch nicht untersucht.

X. Autotrophe Bakterien.

Purpurbakterien, grüne Bakterien. Der Stoffwechsel der schwefel-oxydierenden Purpurbakterien und grünen Bakterien wurde durch VAN NIEL grundlegend geklärt. Entscheidend für ihre Entwicklung sind zunächst H-Ionenkonzentration und Schwefelwasserstoffgehalt. Die grünen Bakterien gedeihen unabhängig von der Na₂S-Konzentration, die im Versuch verwendet wurde, bei p_H 6,5—8,5, eine Gruppe der Purpurbakterien unabhängig von der H₂S-Konzentration nur über p_H 8,4 (Opt. 9,0, Max. 10,5), eine andere bei niedriger Na₂S-Konzentration; ist diese hoch (0,1—0,2%), dann nur bei p_H 8,5—9,0. Der bekannte günstige Einfluß der grünen auf die Purpurbakterien besteht nicht etwa in einer O₂-Produktion, sondern in der Senkung der H₂S-Konzentration.

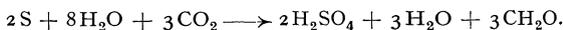
Unsere bisherigen Kenntnisse kamen nicht über die Schwierigkeit hinweg, daß H₂S oxydiert wird, die Bakterien aber gegen freien Sauerstoff äußerst empfindlich sind. Verfasser zeigte nun, daß im Licht H₂S direkt mit CO₂ umgesetzt wird: $H_2S + 2H_2O + 2CO_2 \longrightarrow 2CH_2O + H_2SO_4$. Experimentell wurden diese stöchiometrischen Beziehungen gefunden, z. B.

Tage	H ₂ S oxyd.	H ₂ SO ₄ gebildet		CO ₂ verschwunden	
		ber.	gef.	ber.	gef.
27	8,8	25,5	24,7	22,9	20,7
34	17,2	49,6	43,3	44,5	39,2
42	18,7	53,9	51,4	48,4	46,8
48	18,7	53,9	53,4	48,4	48,9

Grüne Bakterien (*Chlorobium limicola*) oxydieren nur bis zum elementaren Schwefel und scheiden diesen außerhalb der Zellen ab. Der Stoffwechsel vollzieht sich nach der Formel:



Purpurbakterien verarbeiten auch elementaren Schwefel, Sulfit, Thio-sulfat zu Schwefelsäure unter entsprechender CO₂-Reduktion, z. B.



Das nicht schwefel-oxydierende *Rhodobac. palustris* erfährt nach SCHNEIDER Förderung durch diejenige Strahlengattung, die vom Licht durch den Farbstoff absorbiert wird: Blau ist weniger wirksam als Rot oder Licht, das Chlorophyllfilter passiert hat. Die günstigste O₂-Spannung liegt bei 2%; im O₂-freien Raum tritt wohl Entwicklung, aber keine Pigmentbildung ein.

Für ammoniak- und nitroxydierende Bakterien werden ganz andere ökonomische Werte angegeben, als sie WINOGRADSKY feststellte. ENGEL fand bei *Nitrosomonas* N₂ oxyd./C ass. = 80/1 (gegen 35/1 bei W.), NELSON dagegen 14,3/1, bei *Nitrobacter* 76/1 (gegen 135/1 bei W.). Das sind so abweichende Werte, daß sie unbedingt einer Nach-

prüfung bedürfen; sie können kaum dadurch erklärt werden, daß abweichende Formen vorlagen. Z. B. arbeitete NELSON (Mikromanipulatorisolierung!) mit einer durch lange polare Geißel beweglichen Form von *Nitrobacter* (*N. agilis*).

CO₂ ist nach NELSON notwendig für den Beginn des Wachstums, nicht für die Oxydation durch die erwachsene Zelle; diese oxydiert auch noch bei 4% Glykose, während die Entwicklung durch organische Stoffe gehemmt wird.

Bezüglich der *Eisenbakterien* führt HALVORSON aus, daß eine Kultur autotropher Eisenbakterien ihm nicht gelungen sei. Überhaupt sei eine solche nur möglich unter Bedingungen, bei denen Eisen auch spontan oxydiert wird, von welchem Vorgang sich die Bakterien zufällig die Energie zunutze machen sollen.

Untersuchungen über *kohlenwasserstoffoxydierende Bakterien* teilen TAUSZ und DONATH mit: *B. aliphaticum liquef.* greift erst von bestimmten Gliedern ab an, bei der Paraffinreihe von Pentan ab, darüber alle, Olefine nicht, Benzole nur, wenn sie eine überwiegende aliphatische Seitenkette besitzen.

Das *Methanbakterium* dagegen oxydiert alle Kohlenwasserstoffe, Benzol jedoch nicht. Da die Oxydation auch bei Methylenblau als H₂-Akzeptor erfolgt, so handelt es sich um eine Wasserstoffaktivierung, die Verfasser in Parallele setzen mit der Wasserstoffverbrennung: In dem einen Falle Lockerung der C—H, in dem anderen der H—H-Bindungen.

Die Verfasser ziehen daraus eine Parallele zwischen der CO₂-Verarbeitung der autotrophen und der heterotrophen Bakterien, wobei es sich bei diesen um eine über Decarboxylierung organischer Stoffe gehende C-Verarbeitung handeln soll: „Demnach ginge der gesamte Kohlenstoffwechsel der Bakterien durch die Kohlensäure, hätte also einen verdeckt assimilatorischen Charakter.“

Wenn eine solche Verallgemeinerung auch zu weit gehen dürfte, so erscheint es nicht ausgeschlossen, daß die gemachte Annahme in einigen Fällen zutreffen könnte. Es sei in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen, daß freie CO₂ auch für heterotrophe Pilze in geringen Mengen notwendig ist, wie RIPPEL und HEILMANN zeigten:

<i>Aspergillus niger</i>	<i>Botrytis cinerea</i>
Durchmesser der Sporen nach 24 St. in Skala-Teilstrichen	mg Mycel nach 336 Stunden
mit CO ₂ . . . 170,3	0 % CO ₂ . . . 1,0
ohne CO ₂ . . . 122,2	0,018 % CO ₂ . . . 8,5
	0,024 % CO ₂ . . . 14,5
	0,034 % CO ₂ . . . 16,7
	0,1 % CO ₂ . . . 25,4
	0,5 % CO ₂ . . . 30,0
	1,2 % CO ₂ . . . 32,0

Die Verfasser führen diese Wirkung jedoch auf eine in der Übersicht wiedergegebene Förderung der Sporenquellung zurück und glauben, daß die CO₂ einen günstigen Quellungs Zustand der Plasmas erzeuge, wobei jedoch Beziehungen zu einer versteckten Autotrophie vielleicht nicht ausgeschlossen sind.

Literatur.

- ALLISON, F. E., u. H. J. MORRIS: *Science* (N. Y.) **1930**, 221. — ANSLOW, W. K., u. H. RAISTRICK: *Biochemic. J.* **25**, 39 (1931).
- BAARS, J. K.: Over sulfaatreduktion door bacterien. Dissert., Delft 1930. — BEHR, G.: *Arch. Mikrobiol.* **1**, 418 (1930). — BEHRING, H. VON: *Z. physiol. Chem.* **192**, 112 (1930). — BERNHAUER, K., F. DUDA u. H. SIEBENÄUGER: *Biochem. Z.* **230**, 475 (1931). — BLOM, J.: *Zbl. Bakter. II*, **84**, 60 (1931). — BOKOR, R.: *Arch. Mikrobiol.* **1**, 1 (1930). — BORTELS, H.: *Ebenda* **1**, 333 (1930). — BOYSEN JENSEN, P.: *Biochem. Z.* **236**, 211 (1931). — BOTHE, F.: *Planta* (Berl.) **14**, 752 (1931). — BURK, D.: *J. physic. Chem.* **34**, 1174, 1195 (1930). — BURK, D., u. H. LINEWEAVER: *Arch. Mikrobiol.* **2**, 155 (1931).
- CHARGAFF, E.: (1) *Z. physiol. Chem.* **201**, 191, 198 (1931). — (2) *Naturwiss.* **19**, 202 (1931). — CLAUSEN, P.: *Zbl. Bakter. II*, **84**, 20 (1931). — COWLES, PH. B., u. L. F. RETTGER: *J. Bacter.* **21**, 167 (1931).
- DIANOWA, E. W., u. A. A. WOROSCHLOWA: *Zbl. Bakter. II* **84**, 433 (1931). — DUNHAM, D. H., u. J. L. BALDWIN: *Soil Sci.* **32**, 235 (1931).
- ELVEHJEM, C. A.: *J. of biol. Chem.* **90**, 111 (1931). — ENGEL, H.: *Planta* (Berl.) **12**, 60 (1931). — EULER, H. v., R. NILSON u. E. AUHAGEN: *Z. physiol. Chem.* **200**, 1 (1931).
- FISCHER, F., R. LIESKE u. K. WINZER: *Biochem. Z.* **236**, 247 (1931). — FREY, A.: *Arch. Mikrobiol.* **2**, 272 (1931).
- GORBACH, G.: *Arch. Mikrobiol.* **1**, 537 (1930).
- HALVORSON, H. O.: *Soil Sci.* **32**, 141 (1931). — HARRISON, F. C., H. L. A. TARRU u. H. HIBBERT: *Canad. Ind. Res.* **3**, 449 (1930). — HERMANN, S., u. P. NEUSCHUL: *Biochem. Z.* **233**, 129 (1931). — HIBBERT, H.: *Science* (N. Y.) **71**, 419 (1930).
- IWASAKI, K.: *Biochem. Z.* **226**, 32 (1930).
- JANKE, A., u. H. HOLZER: *Biochem. Z.* **226**, 243 (1930). — JONES, J.: *Ann. of Bot.* **44**, 721 (1930).
- KADELBACH, E.: *Jb. wiss. Bot.* **75**, 399 (1931). — KALNIŃŠ, A.: *Aërobic soil bacteria that decompose cellulose*. Riga 1930. — KANTARDJIEFF, A.: *Milchwirtsch. Forsch.* **11**, 368 (1931). — KATAOKA, T.: *Jap. J. of Bot.* **5**, 209 (1931). — KLUYVER, A. J., u. W. J. HOPPENBROUWERS: *Arch. Mikrobiol.* **2**, 245 (1931). — KOBEL, M.: *Biochem. Z.* **243**, 406 (1931). — KOBEL, M., u. M. SCHEUER: *Ebenda* **229**, 238 (1930). — KÖGL, F., u. J. J. POSTOWSKY: *Ann. de Chem.* **480**, 280 (1930). — KOOLJMAN, J.: *Zbl. Bakter.* **82**, 347 (1931). — KOSTYCHEW, S., u. L. A. SCHELOUMOW: *Z. physiol. Chem.* **198**, 105 (1931). — KREHAN, M.: *Arch. Mikrobiol.* **1**, 493 (1930). — KROEMER, K., u. G. KRUMBHOLZ: *Ebenda* **2**, 352 (1931). — KRUMBHOLZ, G.: *Ebenda* **2**, 411, 601 (1931); ferner KARAMBOLOFF, N., u. G. KRUMBHOLZ: *Ebenda* **3**, 113 (1931). — KRZEMIENIEWSKA, H.: *Act. Soc. Botan. Polon.* **7**, 507 (1930).
- LOCKE, A., u. E. B. MAIN: *J. inf. Dis.* **46**, 393 (1930). — LÖHNIS, M. P.: *Soil Sci.* **29**, 37 (1930). — LÜERS, H. R. KUHLES u. H. FINK: *Biochem. Z.* **217**, 253 (1930). — LUNDSCGAARD, E.: *Ebenda* **220**, 1, 8 (1930).
- MAY, O. E., A. J. MOYER, P. A. WELLS u. H. T. HERRICK: *J. amer. chem. Soc.* **53**, 774 (1931). — MCHARGUE, J. S., u. R. K. CALFEE: *Bot. Gaz.* **91**, 183 (1931). — METZ, O.: *Arch. Mikrobiol.* **1**, 197 (1930). — MOYCHO, W.: *Acta Soc. Bot. Polon.* **7**, 337 (1930).

NELSON, D. H.: Zbl. Bakter. II 83, 280 (1931). — NEUBERG, C., u. H. v. EULER: Biochem. Z. 240, 245 (1931). — NEUBERG, C., u. M. KOBEL: (1) Ebenda 229, 255, 446 (1930). — (2) Ebenda 243, 451 (1930). — NILSON, R., K. ZEILE u. H. v. EULER: Z. physiol. Chem. 194, 53 (1931).

PETERSON, W. H., S. W. SCOTT u. W. S. THOMPSON: Biochem. Z. 219, 1 (1930). — PIRSCHLE, K., u. H. MENGDEHL: Ebenda 225, 151 (1930). — POHLMANN, G. G.: J. amer. Soc. Agron. 23, 22 (1931).

RIPPEL, A.: In Handbuch der Bodenlehre 8, 656ff. 1931. — RIPPEL, A., u. G. BEHR: Arch. Mikrobiol. 1, 271 (1930). — RIPPEL, A. u. F. HEILMANN: Ebenda 1, 119 (1930). — RIPPEL, K.: Ebenda 2, 72 (1931). — ROBERG, M.: Zbl. Bakter. 84, 196 (1931). — ROSENBLATT, M., u. A. MARCH: Biochem. Z. 226, 404 (1930).

SAKAMURA, T.: Planta (Berl.) 11, 765 (1930). — SCHNEIDER, E.: Beitr. Biol. Pflanz. 18, 81 (1930). — SCHÖBER, R.: Jb. wiss. Bot. 72, 1 (1930). — SCHREYER, R.: Biochem. Z. 240, 295 (1931). — SCHRÖDER, M.: Jb. Bot. 75, 377 (1931). — SCHWARTZ, W., u. H. STEINHART: Arch. Mikrobiol. 2, 261 (1931). — SELIM, M.: Zbl. Bakter. II 83, 311 (1931). — SIMOLA, P. E.: Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A, 34, Nr. 1 u. 6 (1931). — SIMON, E.: Biochem. Z. 224, 253 (1930). — SMIT, J.: Die Gärungssarcinen. Pflanzenforschung, H. 14. Jena: G. Fischer 1930.

TAKAHASHI, T., u. T. ASAI: Zbl. Bakter. II 84, 193 (1931). — TAUSZ, J., u. P. DONATH: Z. physiol. Chem. 190, 141 (1930). — TETRAULT, P. A.: Zbl. Bakter. II 81, 28 (1930). — THIES, W.: Ebenda II 82, 321 (1931). — TRUKOW, D.: Ebenda II 83, 385 (1931); ferner T. SZRZARCZ u. D. TRUKOW: Biochem. Z. 222, 243 (1930). — TRAUTWEIN, K., u. J. WASSERMANN: (1) Ebenda 229, 128 (1930). — (2) Ebenda 236, 35 (1931).

VIRTANEN, A. J., u. S. VON HAUSEN: Biochem. Z. 232, 1 (1931).

WIJCKMAN, N.: Ann. de Chem. 485, 61 (1931). — WINOGRADSKY, S.: C. r. Acad. Sci. Paris 190, 661 (1930). — WOLFF, L. K., u. A. EMMERIE: Biochem. Z. 228, 443 (1930).

12. Ökologische Pflanzengeographie.

Von H. WALTER, Stuttgart.

Der zur Verfügung stehende beschränkte Raum erlaubt es uns diesmal, nur auf die Arbeiten aus dem Jahre 1931 einzugehen, die in das Gebiet der „experimentellen Ökologie“ fallen. Die mehr vegetationskundlichen Arbeiten sollen zu einem späteren Zeitpunkt behandelt werden.

I. Untersuchungen der Standortsbedingungen.

Systematisch durchgeführte langfristige Messungen der klimatischen Außenfaktoren am Standort selbst sind in Mitteleuropa bis jetzt kaum durchgeführt worden. Mikroklimatische Stationen an verschiedenen Standorten mit zum Teil selbstregistrierenden Apparaten wurden von der Biologischen Station Lunz a. See (Niederösterreich) eingerichtet, doch sind die Ergebnisse noch nicht veröffentlicht.

Viel besser bestellt ist es in dieser Hinsicht in Nordamerika. WEAVER und HIMMEL haben die langjährigen Standortsmessungen in dem ökologisch so gut untersuchten amerikanischen Präriengebiet zusammengestellt, wobei auch die Wasserführung und die Temperatur des Bodens in verschiedenen Tiefen Berücksichtigung fanden. Besonders aufschlußreich für den Ökologen sind aber die Untersuchungen von PEARSON in dem San-Franzisko-Gebirge (N.-Arizona). Die Stationen lagen hier zwischen 2000 und 3500 m; die unterste an der unteren Baumgrenze, die nächsten in der Kiefern-, Douglastannen- und Fichtenzone, und die oberste an der oberen Baumgrenze gegen die alpine Region. Auch in diesem Fall sind außer den üblichen meteorologischen Werten die Bodentemperatur und die Wasserführung berücksichtigt. Man erhält auf diese Weise ein sehr anschauliches Bild von den Faktoren, durch die die Verbreitung der einzelnen Baumarten begrenzt wird und die den Wechsel der Höhenstufen bedingen. An der unteren Baumgrenze ist der Wassergehalt des Bodens zur Zeit des Auskeimens der kritischste Faktor, nach oben zu macht sich die Verkürzung der Vegetationszeit besonders bemerkbar. Die Beschränkung der Fichte auf die oberste Waldstufe hängt mit dem flachen Wurzelsystem zusammen; denn nur hier trocknen die oberen Bodenschichten niemals aus. Zur Sicher-

stellung der Ergebnisse nahm PEARSON Transplantationen der einzelnen Baumarten aus einer Höhenstufe in die anderen vor und beobachtete ihr Verhalten mehrere Jahre hindurch. Die letztere Methode ist schon früher in größerem Umfange zur experimentellen Erfassung des Wettbewerb-faktors in verschiedenen Pflanzengesellschaften und zur Entscheidung der Frage nach der Baumlosigkeit der Prärie von CLEMENTS, WEAVER und HANSON angewandt worden. Sie verdient auch bei uns stärkere Beachtung.

Zu den Standortsuntersuchungen gehören auch genaue Bestimmungen der physikalisch-chemischen Eigenschaften des Bodens. Dem p_H -Faktor wurde bisher eine besondere Bedeutung für die Verbreitung der Pflanzen eingeräumt. In letzter Zeit mehren sich aber die Angaben, die zu größerer Vorsicht mahnen. Die Untersuchungen BRENNERS (2) in Finnland zeigen z. B., daß für die Verteilung der Wiesentypen der Feuchtigkeitsfaktor so stark überwiegt, daß die Bodenreaktion ganz zurücktritt. Der Vergleich von Pflanzen verschiedener Vegetationstypen Finnlands in bezug auf ihre Ansprüche an die Bodenreaktion und die p_H -Grenzwerte führte ihn zur Aufstellung von 10 verschiedenen Gruppen (BRENNER [1]), wobei die meisten Pflanzen sich durch eine ziemlich weite p_H -Amplitude auszeichnen, also zu den indifferenten Arten gehören. Diese Einteilung gründet sich aber nur auf das Verhalten der Pflanzen in Finnland, wo lange nicht alle Bodenarten vertreten sind. Sie läßt sich nicht ohne weiteres verallgemeinern. So ist z. B. *Calluna vulgaris* nach BRENNER hyperazidophil, d. h. durch eine enge Amplitude in den niedersten p_H -Klassen gekennzeichnet. Das gilt auch bei uns auf Hochmooren und ausgesprochenen Rohhumusböden. In der Rheinebene aber kommt *Calluna* bereits auf gerade entkalkten, nur ganz schwach saueren Sandböden vor. Die p_H -Ansprüche einer Art wechseln also je nach der Bodenart und vielleicht auch je nach dem Klima. Eine experimentelle Feststellung der p_H -Grenzen einer Art im Laboratoriumsversuch sagt deshalb noch nichts über die p_H -Amplitude an natürlichen Standorten aus. Trotzdem kommt dem p_H -Faktor unter bestimmten Bedingungen für die lokale Verbreitung der Pflanzenarten eine ausschlaggebende Bedeutung zu. So hat z. B. VOLK für die Sandvegetation der Oberrheinischen Tiefebene erneut gefunden, daß eine scharfe Scheidung der Pflanzengesellschaften nach kalkhaltigem alkalischem Sandboden einerseits und ausgelaugtem, schwach sauerem andererseits festzustellen ist. Gleichzeitig zeigte er aber auch, daß es keinesfalls angängig ist, die p_H -Klasse als optimal anzusehen, bei der die betreffende Art im Gebiet am häufigsten gefunden wird. Denn die Häufung der Fälle in einer bestimmten p_H -Klasse kann oft nur darauf beruhen, daß Böden dieser p_H -Klasse im Gebiet besonders verbreitet sind, während Böden anderer p_H -Klassen, die vielleicht noch günstiger wären, fast ganz fehlen.

Eine schöne Zusammenfassung über bodenanzeigende Pflanzen hat MEVIUS gegeben. Auf einen neuen, bisher nur bei Salzböden beachteten Bodenfaktor macht FURLANI aufmerksam. Es ist die elektrische Leitfähigkeit — also die Elektrolytkonzentration — des kapillar im Boden festgehaltenen Wassers. Er unterscheidet in Anlehnung an GOLA anastatische Böden mit großen Elektrolytschwankungen und eustatische mit im Laufe des Jahres gleichbleibender Konzentration. Die Schwankungen können durch wechselnde Wasserführung der Böden oder durch Temperaturänderungen (z. B. bei gewissen alpinen Böden) bedingt werden. Schon früher machte FURLANI darauf aufmerksam, daß an allen Standorten von *Rhododendron ferrugineum* die Elektrolytkonzentration etwa dreimal geringer ist als an Standorten von *Rh. hirsutum*, und es ist durchaus möglich, daß diesem Faktor für die Verbreitung eine größere Bedeutung zukommt als dem p_H -Wert. Verfasser untersuchte schon früher die alpinen Böden und bespricht jetzt die Salz-, Steppen- und Auenböden. Er findet interessante Zusammenhänge zwischen Leitfähigkeit und Pflanzenvorkommen sowie zwischen fortschreitenden Elektrolytänderungen in alternden Böden und den Pflanzensukzessionen.

Eine besonders große Bedeutung für die Pflanze kommt dem im Boden vorhandenen Wasser zu. Man begnügt sich aber heute nicht mehr mit Wassergehaltsbestimmungen allein, sondern man versucht auch die Saugkräfte zu bestimmen, mit denen der Boden das Wasser zurückhält. Zu diesem Zweck ermittelt man nach der HANSEN-GRADMANNSchen oder der URSPRUNGSchen Methode eine Salz-, respektive Zuckerlösung, mit deren Dampfspannung die Bodenprobe im Gleichgewicht steht. Die Saugkraft des Bodens wird dann gleich der Saugkraft der Lösung gesetzt. Solche Bestimmungen sind schon früher von STOCKER in Ungarn ausgeführt worden. Jetzt liegen neue Untersuchungen von HARDER (I) für Wüstenböden Algeriens und von HEILIG für einige Böden des Kaiserstuhls bei Freiburg i. Br. vor.

Zwischen den in Algerien bestimmten Bodensaugkräften und der Verteilung der Vegetation bestehen deutliche Beziehungen. Dort, wo die Saugkräfte relativ niedrig sind, ist die Vegetation weniger spärlich als an Stellen mit hohen Saugkräften, wo Pflanzen ganz fehlen können. HARDER fand dabei, daß selbst künstlich entsalzte Bodenproben unter Umständen außerordentlich hohe Saugkräfte entwickeln, daß also diese schon durch die Struktur der Böden bedingt sein können, ohne daß osmotische Kräfte mit beteiligt zu sein brauchen. Der Salzgehalt der algerischen Böden war relativ gering (Dünensand 0,13%, Kieswüste 0,4—0,9%, tonige Senke 1,9%). Trotzdem wurden Saugkräfte von 100 Atm. selbst bei relativ hohem Wassergehalt der Böden gefunden (Dünensand bei $1\frac{1}{2}\%$, Kieswüste bei $2\frac{1}{2}$ — $4\frac{1}{2}\%$, tonige Senke bei $11\frac{1}{2}\%$ Wasser). Daß Wüstenpflanzen bei so hohen Saugkräften dem

Boden Wasser entnehmen können, wäre noch denkbar. Ganz unwahrscheinlich ist es jedoch bei unseren einheimischen Pflanzen. Und doch sind die von HEILIG im Kaiserstuhl an trockenen Standorten gefundenen Saugkräfte nicht geringer. Zwar gingen im Waldboden die Saugkräfte kaum über 2 Atm. hinaus, aber schon im feineren Lößboden erreichten sie selbst in 20 cm Tiefe bereits 28 Atm., und am flachgründigen, aber durchaus noch bewachsenen Standort des Badbergs wurden in den durchwurzelten Horizonten mehrmals 200, ja einmal sogar 240 Atm. gemessen. Es ist ganz ausgeschlossen, daß unsere einheimischen Pflanzen Saugkräfte entwickeln können, die diese Werte übersteigen. Deshalb müssen wir entweder annehmen, daß die Pflanzenwurzeln doch tiefer in die Spalten des Gesteins eindringen als angegeben wird oder aber daß die angewandten Methoden zu hohe Werte ergeben. FURLANI meint zwar, daß die Bodensaugkräfte für die Pflanzen überhaupt nicht von Bedeutung sind, da die Wurzelhaare in die Bodenkapillaren hereinwachsen und deshalb nur die osmotischen Gegenkräfte der Bodenlösung zu überwinden haben, aber dieser Einwand ist wohl erst vom physikalischen Standpunkt genauer zu klären. Wenn ein über der kapillaren Flüssigkeit befindliches Wurzelhaar eine höhere Saugkraft zu überwinden hätte als ein in diese Flüssigkeit eintauchendes Haar, so ließe sich ein „Perpetuum mobile“ konstruieren.

II. Bestimmung des Zustandes der Pflanzen.

Die genauesten Standortsmessungen können uns noch keine Auskunft geben über die Zustandsgrößen der Pflanzen selbst. Es bedeutet deshalb einen weiteren Schritt vorwärts, wenn nicht nur die Lufttemperatur gemessen wird, sondern auch die Temperatur der Pflanzenorgane. Solche Bestimmungen sind von HARDER (2) in der algerischen Wüste ausgeführt worden. Es zeigte sich dabei, daß bei Pflanzen feuchterer Standorte (Garten, Wed) die Blattemperatur nur unwesentlich von der Lufttemperatur abweicht (meist $+1^{\circ}$, maximal $+3,9^{\circ}$, minimal $-2,85^{\circ}$). Auch an typischen Wüstenstandorten war die Übertemperierung nur bei Windstille beträchtlich (max. $+7,75^{\circ}$ C), meist war sie viel geringer; vereinzelt kam Untertemperierung vor. Die höchste gemessene Pflanzentemperatur betrug $44,25^{\circ}$ C. Neuerdings wurde in den Alpen an der Baumgrenze im Winter eine Übertemperierung von fast 13° C gemessen (MICHAELIS).

Wenn uns die Lufttemperatur somit meistens doch noch einen gewissen Anhaltspunkt für die Temperatur der oberirdischen Pflanzenteile gibt und die Bodentemperatur mit der Wurzeltemperatur wohl identisch ist, so sagen Messungen der Luftfeuchtigkeit oder der Verdunstungskraft der Atmosphäre oder der Wasserführung des Bodens noch sehr wenig über die Wasserverhältnisse der Pflanze selbst aus.

In bezug auf die Temperatur sind die Pflanzen poikilotherme Organismen, in bezug aber auf das Wasser homoiohydre, d. h. sie haben die Fähigkeit, einen von der Umgebung mehr oder weniger unabhängigen Wasserzustand aufrechtzuerhalten. Für diesen Wasserzustand, der durch die relative Dampfspannung gemessen wird, ist die Bezeichnung „Hydratur“ vorgeschlagen worden (WALTER). Nur diejenigen Veränderungen der Wasserverhältnisse am Standort sind für die Pflanze von Bedeutung, die gleichzeitig eine Veränderung der Hydratur in der Pflanze — oder richtiger des Protoplasmas — hervorrufen. Um diese zu bestimmen, können wir an Stelle der relativen Dampfspannung auch den osmotischen Wert benutzen. Eine Erhöhung des osmotischen Wertes entspricht einer Hydraturabnahme und umgekehrt. Untersuchungen, die im Laufe eines Jahres im Mittelmeergebiet durchgeführt wurden, zeigten, daß die Hydraturkurven der Pflanzen zwar im allgemeinen dem Jahresgang der meteorologischen Faktoren entsprechen, daß aber die Ausschläge bei den einzelnen Arten selbst am gleichen Standort durchaus verschieden sind (BRAUN-BLANQUET und WALTER). Die Hartlaubpflanzen z. B. empfinden die Sommertrockenheit fast gar nicht. *Thymus vulgaris* oder die *Cistus*arten reagieren dagegen sehr stark. Pflanzen, die im Sommer ihre Hydratur nicht aufrechterhalten können, sterben ab (Frühlingsephemeren) oder ziehen die oberirdischen Organe ein (Geophyten). In anderen Klimagebieten verlaufen die Hydraturkurven entsprechend anders (WALTER). Für Pflanzen der Sanddünen bei Heidelberg sind sie von VOLK untersucht worden. Für das verschiedene Verhalten der einzelnen Pflanzentypen während den Trockenperioden ist vor allen Dingen die Ausbildung des Wurzelsystems maßgebend. Tiefwurzelnnde Pflanzen zeigen ausgeglichene Hydraturkurven, flachwurzelnnde reagieren stärker.

III. Wasserökologie.

Mit der Frage der Beziehungen zwischen Transpirationsintensität und xeromorpher Blattstruktur beschäftigt sich SCHRATZ (1). Er unterwirft zugleich auch die Methodik der Transpirationsmessungen am Standort einer eingehenden Kritik. Die Untersuchungen wurden in der Arizonawüste ausgeführt. Eindeutige Beziehungen ließen sich nicht feststellen. Die Transpirationsintensität am Standort hängt von so vielen Faktoren ab, daß die Blattstruktur nur selten von ausschlaggebender Bedeutung ist¹. Für die Beurteilung des Wasserhaushaltes einer Pflanze genügt auch die Bestimmung der Transpirationsgröße keineswegs. Sie ist bisher einseitig überschätzt worden. Diese Erkenntnis bricht sich immer mehr Bahn, und man ist bestrebt, die Unter-

¹ Vgl. auch insbesondere die soeben erschienenen Untersuchungen von SCHRATZ (2) mit Ericaceen.

suchungen möglichst vielseitig zu gestalten. PISEK und CARTELLIERI wählten sich einen trockenen, bei Innsbruck gelegenen Hang mit steppenheideartiger Vegetation aus und bestimmten im Laufe eines Sommers an einigen vollkommen wolkenlosen Tagen bei bestimmten Pflanzenarten gleichzeitig den osmotischen Wert und den Wassergehalt, die Saugkraft, die Transpiration und die Spaltenreaktion. Diese gleichzeitige Untersuchung der für den Wasserhaushalt der Pflanzen maßgebenden Größen zu Beginn, im Höhepunkt und nach Abklingen der Sommertrockenperiode gibt ein überaus anschauliches Bild von dem Verhalten der einzelnen Pflanzenarten. Die Höhe des osmotischen Wertes spiegelt die Wasserbilanz der Pflanzen im allgemeinen wieder. Pflanzen mit ähnlicher Wasserbilanz können sich aber trotzdem sehr stark in bezug auf die Transpirationsintensität unterscheiden, indem sie die Transpiration sehr frühzeitig oder sehr spät einschränken. Im ganzen lassen sich die untersuchten Pflanzen in bezug auf den Wasserhaushalt in 4 Gruppen einteilen: 1. Tiefwurzelnende Pflanzen mit ausgeglichener Bilanz und sehr lebhafter Transpiration (*Leontodon incanus*, *Verbascum lychnitis*); 2. Pflanzen mit ausgeglichener Bilanz, die aber dieselbe, sobald die Wasserverhältnisse ungünstiger werden, nur durch starke Transpirationseinschränkung aufrechterhalten können (*Buphthalmum salicifolium*, *Inula conyza* und *Vincetoxicum officinale*, das am wenigsten widerstandsfähig ist); 3. Pflanzen, die relativ gut bewurzelt sind und lebhaft transpirieren, wobei die Bilanz wenig ausgeglichen ist (*Oxytropis pilosa*, *Stachys recta*); und 4. schließlich Pflanzen mit lebhafter Transpiration, die große Defizite erleiden können und sehr spät zu einer Transpirationseinschränkung greifen (*Coronilla varia*). Die Herabsetzung der relativen Transpiration geht parallel mit einem Verschluss der Spalten. Dieses verschiedene Verhalten der Arten an ein und demselben Standorte zeigt aufs deutlichste, daß einzelne zufällige Transpirationmessungen an beliebigen Tagen ohne Berücksichtigung des allgemeinen Zustandes der Pflanzen ökologisch wertlos sind.

Transpirationmessungen mit gleichzeitigen Bestimmungen des Wassersättigungszustandes und des Spaltenzustandes liegen außerdem noch aus extrem verschiedenen Gebieten vor: von der arktischen Baumgrenze in Schwedisch-Lappland (STOCKER [2]) und aus der Sandwüste des südöstlichen Kara-Kum (VASSILJEV). Man hat früher angenommen, daß die arktische Pflanzenwelt infolge von Windwirkung, gelegentlicher Lufttrockenheit und vor allen Dingen niederen Bodentemperaturen unter einem erschwerten Wasserhaushalt zu leiden hat. Die Untersuchungen von STOCKER zeigen aber, daß davon während der Vegetationszeit überhaupt nicht die Rede sein kann. Der Boden ist stets gut durchfeuchtet, die klimatischen Verhältnisse sind durchaus nicht extrem. Die Pflanzen halten ihre Spaltöffnungen dauernd gut

geöffnet und können das 24stündige arktische Sommerlicht für die CO_2 -Assimilation weitgehend ausnützen. Die Transpiration folgt im allgemeinen der Evaporationskurve, nur bei starkem Wind wird die Transpiration in geringerem Maße erhöht, was auf Schließbewegungen der Spaltöffnungen zurückzuführen ist. Die Wasserbilanz ist ganz ausgeglichen, denn stärkere Sättigungsdefizite treten nicht auf. Diese Ergebnisse stehen ganz in Übereinstimmung mit den Befunden bei Pflanzen der alpinen Region, die sich durch gleichmäßige niedrige osmotische Werte auszeichnen (WALTER), was ebenfalls für eine gute Wasserversorgung und ausgeglichene Wasserbilanz spricht. Auch durch die plasmolytischen Messungen des osmotischen Wertes und seiner Tagesschwankungen bei alpinen Pflanzen am Berg Hakkôda (Japan) wird diese Ansicht durchaus bestätigt (YOSHII, JIMBO).

Im extremen Gegensatz zu dem Klima dieser Gebiete steht das Klima der turkestanischen Sandwüste, und doch liegen die Wasserhältnisse hier nicht so ungünstig wie sonst in den Wüsten, denn im Boden der Sanddünen ist stets etwas Wasser in den tieferen Schichten vorhanden, auch können die Pflanzen mit tiefgehendem Wurzelsystem das Grundwasser in 3—4 m Tiefe (Dünentäler) erreichen. Diese relativ gute Wasserversorgung kommt in den enormen Transpirationswerten der Wüstenpflanzen zum Ausdruck. Es sind alles Sträucher oder Bäume mit stark ausgebildetem Wurzelsystem und zum größten Teil mit stark reduzierten oder behaarten Blättern. Die Spaltöffnungen sind in der Nacht geschlossen, erreichen ihr Öffnungsmaximum um 7—9 Uhr, um sich dann zur Mittagszeit wieder zu schließen. Im August unter ungünstigen Wasserhältnissen tritt die Schließreaktion schon sehr frühzeitig ein; die Spalten können über Mittag ganz geschlossen bleiben, um sich dann erst nachmittags wieder etwas zu öffnen. Diese Spaltenbewegungen hängen eng mit der Wasserbilanz der Pflanzen zusammen und bedingen eine starke Transpirationseinschränkung um die Mittagszeit. Die absolute Transpirationsintensität ist sehr verschieden und verhält sich im Extrem bei den verschiedenen Arten wie 100:5. Selbst an diesem sehr einheitlichen Standort sind die Xerophyten also kein einheitlicher Typus. Im allgemeinen gehören die Pflanzen der Sandwüste zum steno-hydrischen Typus; die Sättigungsdefizite erreichen unter extremsten Bedingungen nicht die Werte, die z. B. bei Steppenpflanzen häufig vorkommen. Zu diesem Typus gehören auch die meisten Bäume und Sträucher der Arizonawüste (WALTER). Sie wachsen nur an Standorten, wo der Boden stets etwas Wasser enthält, und werfen unter ungünstigen Bedingungen die Blätter ab. Euryhydre Pflanzen, d. h. solche, die sehr starke Wasserdefizite erleiden oder starke Erhöhung des osmotischen Wertes vertragen, sind fast ausschließlich unter den krautigen Pflanzen oder Zwergsträuchern vertreten und zeichnen sich durch nicht sklerophyllen Blattbau aus.

Sehr interessant ist die Beobachtung VASSILJEVS, daß bei *Smirnovia* die Blätter im Laufe des Sommers mit zunehmender Trockenheit immer kleiner und xeromorpher werden. Dieses Verhalten stimmt genau mit demjenigen von *Encelia farinosa* in Arizona überein. Bei letzterer konnte gezeigt werden (WALTER), daß die morphologisch-anatomischen Änderungen stets parallel mit einer Erhöhung des osmotischen Wertes gehen und durch die ungünstigeren Hydraturverhältnisse bedingt werden. Ähnliche Zusammenhänge lassen sich auch bei Kakteen nachweisen.

Zwischen der Hydratur der Pflanzen und ihrer Struktur scheinen enge kausale Beziehungen zu bestehen. Aber es wäre durchaus falsch, eine xeromorphe Struktur stets auf ungünstige Wasserverhältnisse zurückführen zu wollen. Auch andere Faktoren können dafür verantwortlich sein. Das geht aufs deutlichste aus den vorbildlichen Untersuchungen von FIRBAS über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen hervor.

Zu den typischen Hochmoorpflanzen gehören nach FIRBAS nur die immergrünen und sommergrünen Zwergsträucher (insbesondere die Ericaceen), einige *Eriophorum*- und *Carex*arten sowie *Scheuchzeria* und *Drosera*. Alle diese Pflanzen kann man sowohl ihrer qualitativen als auch der quantitativen anatomisch-morphologischen Merkmale (Leitfläche, Oberflächenentwicklung, Epidermisausbildung, Spaltöffnungszahl) nach als xeromorph bezeichnen. Nur die Insektivore *Drosera* fällt ganz aus dem Rahmen heraus. Besonders auffallend ist dabei, daß die auf verschiedenen Standorten untersuchten sommergrünen *Vaccinien* auf wachsenden nassen *Sphagnum*decken sich durch ähnliche Xeromorphosen auszeichnen, wie auf trockenem Mineralboden, während die Bultpflanzen viel mesomorpher sind. Das Standortsklima der Hochmoore weist extreme Temperaturverhältnisse und eine hohe Verdunstungsgröße bei voller Besonnung auf, doch zeigt die genauere Untersuchung des Wasserhaushaltes der Hochmoorpflanzen, daß die Wasserversorgung zur Erklärung der xeromorphen Ausbildung, namentlich auch auf den nassen *Sphagnum*decken, durchaus nicht ausreicht: die Transpirationswerte sind relativ gering (mit Ausnahme von *Drosera*), die Spaltöffnungen meist gut geöffnet, die Wasseraufnahme auch bei sehr niedrigen Bodentemperaturen kaum gehemmt, die Wasserbilanz, die durch die osmotischen Werte angezeigt wird, als Ganzes ausgeglichen. Gerade auf den wachsenden *Sphagnum*decken finden wir die niedrigsten osmotischen Werte, was ein weiterer Beweis dafür ist, daß die Xeromorphosen auf diesem Standort durchaus nicht auf ungünstige Wasserverhältnisse zurückzuführen sind, vielmehr müßte man als Ursachen die ungünstigen Ernährungsverhältnisse (Stickstoffmangel) annehmen. Dann wäre auch die Hygromorphie der insektivoren *Drosera* verständlich. Die Hochmoorxerophyten sind also nicht mit Xerophyten trockener

Standorte zu vergleichen. Allerdings scheinen nicht alle Pflanzen auf Hochmooren eine xeromorphe Struktur anzunehmen, denn anatomisch-morphologische Untersuchungen von KISSER und SESSER an Zwergfichten auf einem Hochmoor ergaben gegenüber der Normalform nur eine Verkleinerung der Organe, die mit einer Abnahme der Zellenzahl in den Blättern verknüpft ist, ohne daß von eigentlichen Xeromorphosen gesprochen werden kann¹.

IV. Die Ökologie der CO₂-Assimilation.

In engster Abhängigkeit von dem Wasserhaushalt der Pflanzen steht die CO₂-Assimilation, die auf jede Änderung des Spaltöffnungszustandes und der Hydratur reagiert. Assimilationsversuche am Standort stoßen auf gewisse methodische Schwierigkeiten, die auch bei den letzten Arbeiten nicht ganz überwunden sind. Immerhin geben sie uns doch ein ungefähres Bild von den Assimilationsverhältnissen in den verschiedenen Klimagebieten.

In Übereinstimmung mit der ausgeglichenen Wasserbilanz und den dauernd offenen Spalten der arktischen Pflanzen im Sommer, stehen die ausgeglichenen Assimilationskurven dieser Pflanzen mit einem Maximum um die Mittagszeit und einem Minimum gegen Mitternacht (KOSTYTSCHEW und Mitarbeiter). Die Tagesausbeuten sind sehr groß, die kurze Vegetationszeit kann also gut ausgenutzt werden. Anders liegen die Verhältnisse in den Trockengebieten mit hohen Mittagstemperaturen. Im allgemeinen scheint aus den Untersuchungen von KOSTYTSCHEW und Mitarbeitern in Transkaukasien und Zentralasien hervorzugehen, daß Pflanzen der berieselten Kulturböden stärker assimilieren als Pflanzen am natürlichen Standort. Meistens läßt sich eine bedeutend stärkere Assimilation in den Vormittagsstunden feststellen. Allerdings war bei diesen Versuchen der Verlauf der Tageskurven äußerst unregelmäßig. Auch HARDER und Mitarbeiter, die in der algerischen Sahara mit ganzen bewurzelten Pflanzen am Standort arbeiteten, hatten bei ihren Versuchen mit Schädigungen durch Überhitzung der Pflanzenorgane zu kämpfen, aber die Tageskurven sind bei ihnen gleichmäßiger. Besonders interessant ist diese Arbeit durch den Vergleich der CO₂-Assimilation bei denselben Pflanzenarten, während der Trockenzeit und nach einem starken Regen. Das Verhalten der einzelnen Arten war ein ganz verschiedenes: *Haloxylon articulatum* und *Limoniastrum Feei* zeigten während der Dürrezeit und der Regenzeit keine sehr erheblichen Unterschiede. Die Polsterpflanze *Anabasis aretioides* macht im trockenen Sommer einen gewissen Ruhezustand durch. *Zollikoferia arborescens* schließlich erlitt während der Dürrezeit

¹ Die Anatomie der Hochmoorpflanzen ist außerdem noch durch AHONEN und die Wurzelsysteme durch METSÄVAINIO genauer untersucht worden.

infolge der gesteigerten Atmung und der geringen Assimilationsfähigkeit große Stoffverluste und begann zu vergilben. Erst nach dem Regen stieg die Assimilationsintensität so stark an, daß selbst bei intensiver Atmung Stoffüberschüsse erzielt wurden. Gut mit Wasser versorgte Pflanzen der Weds vermögen die ganze Zeit hindurch zu assimilieren. Immer wird aber die 24stündige Kohlenstoffbilanz durch die stark gesteigerte Atmung bei den hohen Temperaturen gedrückt. Die kühlere Jahreszeit dürfte deshalb für die meisten Wüstenpflanzen in bezug auf Stoffgewinn die günstigere sein. Das Endergebnis, zu dem die Verfasser kommen, ist, daß die Wasserbilanz das Zentralproblem der Wüstenpflanzen ist und von ihr auch die Kohlehydratbilanz und somit das Gedeihen der Einzelpflanze abhängt. Es wäre deshalb sehr zu begrüßen, wenn bei allen Assimilationsversuchen nicht nur die Außenfaktoren gemessen würden, sondern stets auch die Wasserbilanz, für die uns der osmotische Wert als Indikator dient.

Über die Assimilationsverhältnisse der Pflanzen in den Tropen haben GUTTENBERG und STOCKER (2) Untersuchungen ausgeführt. Der erste Verfasser wendet eine verfeinerte Blatthälftenmethode an und bestimmt morgens, mittags und abends bei gleich großen Blattstücken den Gehalt an einzelnen Kohlehydraten. Er findet dabei, daß die einzelnen Pflanzenarten in den Tropen sich durchaus verschieden verhalten, und stellt je nach der Stärkeführung 4 Typen auf. Die meisten Pflanzenarten wurden nur an einem Tage untersucht, und es müßte noch festgestellt werden, wie weit konstant sie sich verhalten. Aus dem Vergleich der Assimilationsausbeuten mit den in der Literatur vorhandenen Angaben zieht GUTTENBERG den Schluß: „Die Assimilation in den Tropen ist also wohl erheblich höher als in Europa, aber kaum in dem Ausmaß, das man vielleicht erwartet hat.“ Zu einem ähnlichen Resultat kommt STOCKER. Er arbeitete mit abgeschnittenen Blättern und bestimmte gasanalytisch die CO_2 -Assimilation bei verschiedenen Temperaturen und verschieden starkem, künstlichen Licht im Laboratorium. Er fand dabei, daß die hohen tropischen Temperaturen durchaus keine Hemmung der Assimilation bedingen, vielmehr in das Optimalgebiet fallen. Auch die nächtliche Atmung ist gering. Trotzdem ist die absolute Assimilationsleistung nicht außergewöhnlich groß, weil das maximale Tropenlicht nur zu einem beschränkten Teile ausgenützt werden kann, denn bei hohen Lichtintensitäten tritt ein Schließen der Spalten ein. Da auch der CO_2 -Gehalt der Luft im Regenwald eher geringer ist als in unseren Wäldern, so wird die hohe Stoffproduktion in den Tropen hauptsächlich auf die verlängerte Vegetationsperiode zurückzuführen sein.

Für die Kohlehydratbilanz der Pflanzen unter verschiedenen Bedingungen ist vor allen Dingen die Lage der Temperatur- und Lichtoptima der Assimilation und die Temperaturabhängigkeit der Atmung von

Bedeutung. Eine Pflanze kann nur dort gedeihen, wo ein Assimilationsüberschuß gesichert ist. Aus diesem Grunde erscheint es von vornherein sehr wahrscheinlich, daß deutliche Beziehungen zwischen den Standortsverhältnissen und der Lage der Optima, resp. der Assimilationsleistungen bei verschiedenen Temperaturen und Lichtverhältnissen bestehen. Diese Fragen sind in letzter Zeit, namentlich bei Meeresalgen von MONTFORT (1) und EHRKE untersucht worden. Bei steigender Temperatur nimmt die Atmung bei Meeresalgen ständig zu, die Assimilationskurve dagegen zeigt einen wellenförmigen Verlauf mit mehreren Optima, die nicht streng fixiert sind, sondern auch von den Lichtverhältnissen abhängen. Bei niederen Temperaturen ist die Assimilationsintensität relativ hoch, die Atmung sehr gering, was für das Vorkommen der Algen in Polargebieten von größter Bedeutung ist. Dieses tiefe Temperaturoptimum bleibt bei geringer Lichtintensität immer bestehen. Bei hohen Lichtintensitäten dagegen zeigen Oberflächenformen im Sommer eine Anpassung an höhere Temperaturen. MONTFORT konnte zeigen, daß die submersen Pflanzen durchaus nicht immer Schattenformen sind, vielmehr gibt es unter den Algen, genau wie bei Landpflanzen, Typen von ganz verschiedener Lichtanpassung, was auch von EHRKE bestätigt wird. Grün- und Braunalgen sind als Sonnenpflanzen zu betrachten, Rotalgen dagegen als Schattenpflanzen. Das geht sowohl aus dem Verlauf der Assimilationskurve in Abhängigkeit von verschiedenen Lichtintensitäten hervor, als auch aus der Lage der Kompensationspunkte. Bei Grün- und Braunalgen liegen sie höher, bei Rotalgen tiefer. Temperaturerniedrigung führt allgemein zu einer Erniedrigung des Kompensationspunktes. Die Gegensätze zwischen Sonnen- und Schattenpflanzen sind deshalb im Sommer deutlicher. Auch das jahreszeitliche Auftreten der Algen steht in direkter Beziehung zu den Assimilationsoptima. *Fucus* und *Enteromorpha* mit einem höheren Temperaturoptimum entwickeln sich am stärksten im August-September bei Temperaturen von 17° C, *Delesseria* mit tiefem Optimum im Winter bei 0°, und *Plocamium* mit einem Optimum von 10° C im Frühsommer.

Wir bemerken also stets eine weitgehende physiologische Anpassung der Pflanzen an die Außenbedingungen, unter denen die Pflanzen in der Natur zu finden sind. Die Rotalgen als Schattenformen können auch am tiefsten unter die Wasseroberfläche herabsteigen. Alle diese Anpassungen sind zum Teil genotypisch fixiert, d. h. wir können Kälte- und Wärmearten, sowie Licht- und Schattenarten unterscheiden; zum Teil ist aber eine Verschiebung der Optima bei ein und derselben Art unter direkter Wirkung von Außenfaktoren möglich. Ähnliche Verhältnisse gelten auch in bezug auf den Salzfaktor. SAGATZ hat die Wirkung von Salzlösungen auf die Assimilation von Süßwasseralgen (*Cladophora* und *Spirogyra*) und von einer Brackwasser-*Vaucheria*

untersucht. Die ersteren zeigen in Salzlösungen Assimilationshemmung, die Brackwasser-*Vaucheria* dagegen ist sehr anpassungsfähig. Beim Übertragen aus einer Solquelle in Süßwasser wird die Photosynthese nach einer anfänglichen Hemmung sogar gefördert, und nach einem Aufenthalt von wenigen Wochen im Süßwasser reagiert die Alge bei Versalzung schon wie eine halophobe Art. Genauer geht auf diese Frage der Aussüßung und Rückversalzung MONTFORT (2) ein. Als Versuchspflanzen dienten Meeresalgen. Neben der Wirkung der Konzentrationsänderungen auf Assimilation und Stoffgewinn wurden auch die strukturellen Veränderungen in der Zelle untersucht. Das Verhalten der einzelnen Algenarten ist, selbst wenn sie von ein und demselben Standort und derselben Vertikalzone stammen, ein ganz verschiedenes. Die einen sind gegen Aussüßung sehr empfindlich und reagieren sofort mit einer starken Depression, die die Folge einer irreversiblen Giftwirkung ist, bei anderen macht sich namentlich bei tiefen Temperaturen anfangs eine deutliche Stimulationsphase bemerkbar, auf die eine fortschreitende Depression folgt. Einige Grünalgen schließlich erweisen sich gegen die Einwirkung des Süßwassers als äußerst resistent. Dabei entspricht jeder Funktionshemmung eine bestimmte strukturelle Veränderung des Protoplasmas und vor allen Dingen der Chromatophoren. Diese Untersuchungen stehen schon in engem Zusammenhang mit den ökologischen Fragen der Verbreitung von Salz- und Brackwasserpflanzen.

V. Das Halophytenproblem.

Bevor an eine erfolgreiche Bearbeitung der Ökologie der Salzpflanzen gedacht werden kann, muß man zunächst genau über die Salzverhältnisse an den natürlichen Standorten orientiert sein und sie in Beziehung zu der natürlichen Verbreitung der Pflanzen setzen. NIENBURG und KOLUMBE verdanken wir eine sehr eingehende Untersuchung über die komplizierten Verhältnisse eines Brackwasserwatts an der Elbmündung und einen Vergleich desselben mit dem früher untersuchten Seewasserwatt im Königshafen von Sylt. Während bei letzterem eine zonale Anordnung der Vegetation in verschiedenen Höhen durch die Dauer der Überspülung bedingt wird, ist beim Brackwasserwatt die Entfernung von der Flußmündung für die Zonenbildung maßgebend. Als bestimmenden Faktor haben wir aber in beiden Fällen den Salzgehalt des Bodens zu betrachten, der im ersten Falle von der Auswaschung durch Regen abhängt, im zweiten dagegen durch die Beimischung von süßem Flußwasser bedingt wird. So ergeben sich zwischen beiden Wattgebieten weitgehende Parallelerscheinungen sowohl in bezug auf die Standorts- als auch die Vegetationsverhältnisse.

Auch der Salzgehalt der Bodenlösung und des Grundwassers an der Sandküste sind eingehend von BENECKE und ARNOLD untersucht

worden. An diesen Standorten zeigt sich eine deutliche zonale Anordnung der Vegetation parallel dem Meeresufer. *Agropyrum junceum* dringt weiter gegen das Meer vor als *Ammophila arenaria*. Genaue Standortsmessungen ergaben, daß dafür die Salzverhältnisse verantwortlich zu machen sind. *Ammophila* ist nur an Standorten zu finden, wo der Salzgehalt der Bodenlösung 1% nicht übersteigt, während *Agropyrum* noch bei 2% vorkommt. Früher ausgeführte Kulturversuche mit diesen Pflanzen ergaben ebenfalls eine größere Salzempfindlichkeit von *Ammophila*. Allerdings liegen bei Laborationsversuchen die Grenzwerte der Salzkonzentration in beiden Fällen viel höher. Das ist ein deutlicher Beweis, daß Laboratoriumsversuche allein niemals ökologische Untersuchungen am Standort ganz ersetzen, sondern sie vielmehr nur ergänzen können.

Literatur.

- AHONEN, J.: Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. 15, 1 (1931).
 BENECKE, W., u. A. ARNOLD: Ber. deutsch. bot. Ges. 49, 363 (1931). — BRAUN-BLANQUET, J., u. H. WALTER: Jb. Bot. 74, 697 (1931). — BRENNER, W.: (1) Sv. bot. Tidskr. 25, 147 (1931). — (2) Acta Bot. Fenn. 9, 1 (1931).
 CLEMENTS, F. E., J. E. WEAVER u. H. C. HANSON: Carnegie Inst. Publ. Nr. 398 (1929).
 EHRKE, G.: Planta (Berl.) 13, 221 (1931).
 FIRBAS, F.: Jb. Bot. 74, 459 (1931). — FURLANI, J.: Österr. Bot. Z. 79, 1, 193 (1930); 80, 190 (1931).
 GUTTENBERG, H. v.: Ann. Jard. bot. Buitenzorg 41, 1 (1931).
 HARDER, R.: (1) Jb. Bot. 72, 665 (1930). — (2) Z. Bot. 23, 703 (1930). — HARDER, R., P. FILZER u. A. LORENZ: Jb. Bot. 75, 45 (1931). — HEILIG, H.: Z. Bot. 24, 225 (1931).
 JIMBO, T.: Sci. Rep. Tôhoku Imp. Un. Sér. IV, 6, 285 (1931).
 KISSER, J., u. A. SESSER: Biol. generalis (Wien) 7, 13 (1931). — KOSTYTSCHEW, S., u. Mitarbeiter: Planta (Berl.) 11, 117ff. (1930).
 METSÄVAINIO, K.: Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. 1, 1 (1931). — MEVIUS, W.: Handbuch der Bodenkunde 8, 49. 1931. — MICHAELIS, P.: Ber. deutsch. bot. Ges. 50, 31 (1932). — MONTFORT, C.: (1) Jb. Bot. 72, 776 (1930). — (2) Ber. deutsch. bot. Ges. 49, 49 (1931).
 NIENBURG, W., u. E. KOLUMBE: Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel 21, 77 (1931).
 PEARSON, G. A.: U. S. Dep. Agricult. Bull. Nr. 247 (1931). — PISEK, A., u. E. CARTELLIERI: Jb. Bot. 75, 195 (1931).
 SAGATZ, K.: Beitr. Biol. Pflanz. 19, 67 (1931). — SCHRATZ, E.: (1) Jb. Bot. 74, 153 (1931). — (2) Planta (Berl.) 16, 17 (1932). — STOCKER, O.: (1) Ber. deutsch. bot. Ges. 49, 267 (1931). — (2) Jb. Bot. 75, 494 (1931).
 VASSILJEV, I. M.: Planta (Berl.) 14, 225 (1931). — VOLK, H.: Z. Bot. 24, 81 (1931).
 WALTER, H.: Die Hydratur der Pflanze. Jena 1931. — WEAVER, J. E., u. W. J. HIMMEL: Bot. Survey of Nebraska, N. S. Nr. 6. Lincoln 1931.
 YOSHII, Y., u. T. JIMBO: Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ., Sér. IV, 6, 259 (1931).

D. Physiologie der Organbildung.

13. Wachstum und Bewegungserscheinungen.

Von H. VON GUTTENBERG, Rostock.

Im Berichtsjahr ist eine größere Anzahl von Arbeiten erschienen, die unsere Kenntnisse über die Reizbewegungen und das Wachstum der Pflanzen erweitern. Im folgenden soll versucht werden, aus diesem Material das Wichtigste auszuwählen und zu zeigen, inwieweit die bisher geltenden Anschauungen durch neue Untersuchungen eine Erweiterung oder eine Korrektur erfahren haben. Als wichtig betrachte ich insbesondere die Arbeiten, welche Gebiete behandeln, die heute im Vordergrund des Interesses stehen oder die geeignet sind, den Ausgangspunkt für weitere Untersuchungen zu bilden. Bei diesem ersten Bericht halte ich es für notwendig, an manchen Stellen etwas weiter auszuholen, damit der Zweck, eine Klarlegung des heutigen Standes dieser Fragen, erreicht werden kann.

Die gemeinsame Behandlung von Wachstum und Reizbewegungen ist heute eine Notwendigkeit geworden, da die tropistischen Krümmungen sich immer deutlicher als ein Spezialfall des geradlinigen Wachstums zu erkennen geben. Darum sei auch mit der Besprechung des Wachstums begonnen.

I. Geradliniges und Krümmungs-Wachstum.

Den Ausgangspunkt für die im folgenden zu besprechenden Fragen bilden zwei aus dem Institut PFEFFERS hervorgegangene Arbeiten von BOYSEN-JENSEN (1) und PAAL, aus denen hervorging, daß die Spitzen der Koleoptilen mancher Gräser einen Wuchsstoff enthalten. Dieses Ergebnis wurde später von verschiedenen Forschern durch eine große Anzahl von Untersuchungen sichergestellt und weiter ausgebaut. Zu Beginn des Berichtsjahres durfte folgendes als erwiesen gelten.

Die Koleoptilenspitzen enthalten einen Wuchsstoff. Dekapitierte Pflanzen wachsen viel langsamer als solche mit Spitze. Wiederaufsetzen der Spitze bringt das Wachstum etwa wieder auf den normalen Wert. Der Wuchsstoff läßt sich leicht gewinnen, da er aus der Schnittfläche der Spitzen in Agar diffundiert. Solcher Wuchsstoffagar wirkt wie die Spitze selbst, dabei ist innerhalb gewisser Grenzen die Wachstumsbeschleunigung der Wuchsstoffmenge direkt proportional. Allseits wirkend erzeugt der Wuchsstoff geradliniges, einseitig wirkend Krümmungswachstum. Er ist nicht arteigen, z. B. wirkt *Zeawuchsstoff* auch auf *Avena* usw. Auch Wurzeln enthalten in ihren Spitzen einen Wuchsstoff; dieser wirkt aber auf die Wurzel selbst *wachstumshemmend*, wogegen er, auf Koleoptilenspäpfe gebracht, deren Wachstum *be-*

schleunigt. Entsprechend *hemmt* der Koleoptilenwuchsstoff das Wurzelwachstum. Das macht es sehr wahrscheinlich, daß es sich bei Koleoptilen und Wurzel um denselben Wuchsstoff handelt und daß nur die verschiedenen Organe verschieden darauf reagieren. Sprosse verhalten sich ähnlich wie Koleoptilen, junge Laub- und Blütenknospen enthalten Wuchsstoff, doch wirkt auf ihre Schäfte auch solcher aus Koleoptilen. Auch aus Pilzen lassen sich Wuchsstoffe gewinnen, die nicht nur auf diese selbst, sondern auch auf höhere Pflanzen wirken. Verschiedene Enzyme fördern das Wachstum, so Diastase, Speichel, Pepsin; doch wirken dabei nicht sie selbst, vielmehr beigemengte Stoffe, da die Wirksamkeit auch nach Anwendung enzymtötender Temperaturen erhaltenbleibt. Auch die eigentlichen Wuchsstoffe sind thermostabil, dagegen werden sie durch Oxydation zerstört. Dies und anderes gab Veranlassung, sie den Hormonen zuzurechnen, was vielleicht noch verfrüht ist. Ihre chemische Natur ist wenig bekannt, nachgewiesen ist Löslichkeit in Wasser, Äther, Alkohol, Azeton; schon geringste Spuren sind wirksam.

Einige Autoren gehen in den Deutungen weiter; WENT jr., dem zuerst die Gewinnung des Wuchsstoffes in Agar gelang, versucht eine Erklärung des Wachstums, besonders der Koleoptilen, durch Annahme eines zweiten Faktors, den er als Zellstreckungsmaterial bezeichnet. Während der Wuchsstoff, aus der Spitze stammend, nach abwärts fließt, bewegt sich das Streckungsmaterial, aus dem Endosperm kommend, in entgegengesetzter Richtung. Wo sich beide treffen, also in der Koleoptilenmitte, muß stärkstes Streckenwachstum herrschen, was den Tatsachen entspricht. Der Verbrauch dieser beiden Stoffe im Wuchsprozeß erkläre das geringere Wachstum sowohl der Spitze als auch der Basis.

PAÁL, CHOLODNY und WENT jr. verwenden die mitgeteilten Tatsachen zu einer Erklärung der tropistischen Krümmungen. Allseitig gleichmäßiges Herabfließen des Wuchsstoffes bewirkt geradliniges Wachstum der Organe. Einseitige Beleuchtung oder Schräglage haben eine Verschiebung des Wuchsstoffstromes zur Folge. Schatten- bzw. Unterseite erhalten jetzt mehr davon, die Gegenseite weniger, daher muß bei Koleoptilen und Sprossen Schatten- bzw. Unterseite stärker wachsen, bei Wurzeln dagegen, wo der Wuchsstoff hemmt, müssen diese Seiten weniger wachsen, woraus sich die eintretenden Krümmungen ohne weiteres erklären ließen. Besondere Reizstoffe (Tropohormone), wie sie von anderen Autoren angenommen werden, gäbe es nicht. Als Stütze hierfür wird auf Untersuchungen verwiesen, die zeigen, daß die Wachstumszunahme der einen einer gleichgroßen Wachstumsabnahme auf der anderen Seite entspricht, woraus hervorgeht, daß bei Tropismen nur die Wachstumsverteilung sich ändert, nicht aber die Gesamtwachstumsgeschwindigkeit. Weitere Stütze ist die Tatsache, daß der

geotrope „Reiz“ nur auf der Unterseite, der phototrope nur auf der Schattenseite geleitet wird, wonach die „Reizleitung“ nichts anderes als Wuchsstoffwanderung wäre. Dazu muß aber folgendes bemerkt werden. Photo- oder geotrop gereizte Koleoptilenstümpfe, die sich allein nicht krümmen, tun dies, wenn nachträglich eine nichtgereizte Spitze (BRAUNER [I, 2]) oder Wuchsstoffagar (DOLK) aufgesetzt wird. Hier fehlt die einseitige Zufuhr von Wuchsstoff, und wenn es trotzdem zu einer Reaktion kommt, so beweist dies, daß die Stümpfe durch den Reiz eine Veränderung erfahren haben, von der wir nur wissen, daß sie den Effekt hat, den Wuchsstoff nur auf der einen Seite abfließen zu lassen. Ich meine, daß die Veränderung in Spitze und Stumpf die gleiche ist, daß nämlich auch die Spitze derselben Polarisierung durch den Reiz unterliegt wie die Basis. Schon in der Spitze bedingt die durch den Reiz induzierte Seitenverschiedenheit das ungleichmäßige Abfließen des Wuchsstoffes, der Stumpf verhält sich gleichsinnig.

Im abgelaufenen Jahr sind zunächst zwei Arbeiten erschienen, die mit ganz verschiedenen Methoden übereinstimmend zeigen, daß bei der tropistischen Reizung tatsächlich nur eine Änderung der Wachstumsverteilung eintritt. U. WEBER mißt die Verlängerung einzelner Querzonen von Gerstenkoleoptilen während des normalen Wachstums und während der Krümmung. Entspelte Keimlinge sehr verschiedenen Alters zeigen ein sehr deutliches Wachstumsmaximum in der Koleoptilenmitte, das Wachstum zweier gegenüberliegender Flanken verläuft sehr gleichmäßig. Nicht entspelzte Pflanzen, in drei Abschnitte geteilt, lassen erkennen, daß das basale Stück, absolut genommen, den stärksten Zuwachs zeigt, da das in den Spelzen verbleibende Stück sich mit am Zuwachs beteiligt. Prozentual wächst indessen diese Zone nur etwa $\frac{1}{2}$ so stark wie die Mitte, die Spitze nur $\frac{1}{3}$ so stark. Eine zweite Versuchsreihe betrifft Koleoptilen, die 30' lang horizontal gelegt und dann wieder aufgerichtet wurden. Nach dem Aufrichten zeigen die frühere Ober- und Unterseite sehr starke Wachstumsdifferenzen. Die Wachstumskurven verlaufen nicht mehr parallel, sondern bilden sich mehrfach überkreuzende Bögen. Zunächst entspricht einer Wachstumszunahme der Unterseite eine gleichgroße Wachstumshemmung der Oberseite, dann tritt der umgekehrte Effekt ein, und dies wiederholt sich mehrmals. Der Keimling pendelt also in der Vertikallage hin und her. Die Basis ist daran so gut wie unbeteiligt, auch die Spitze zeigt nur geringe Differenzen, diese treten hauptsächlich im mittleren Stück auf. Werden Koleoptilen dauernd horizontal gehalten, so hält der parallele Verlauf der beiderseitigen Wachstumskurven noch eine Zeitlang an, worauf diese sehr gleichmäßig auseinanderbiegen. Wachstumszunahme der Unterseite und -abnahme der Oberseite sind somit einander etwa gleich. Aber in der Zonenverteilung treten nunmehr Unterschiede auf. Die Unterseite wächst auch jetzt maximal im mittleren Abschnitt,

während die konkave Oberseite das maximale Wachstum an der Basis zeigt, die so gut wie unverändert fortwächst, wogegen die Mittelzone und noch mehr die Spitze im Wachstum gehemmt werden. CHOLODNY (1) sucht die Frage mit einer neuen Methode zu entscheiden. Er verwendet ein Mikropotometer, aus dem abgeschnittene Koleoptilen das zu ihrer Wachstumsvergrößerung nötige Wasser schöpfen, und zeigt zunächst, daß die Volumzunahme der wachsenden Koleoptilen mit genügender Genauigkeit dem Wasserverbrauch entspricht. Es ergibt sich, daß dieser bei geradewachsenden Koleoptilen einerseits, und sich geo- oder phototrop krümmenden andererseits, gleich groß ist, daß also nur Wachstumsverschiebung stattfindet.

Beide Arbeiten stützten ohne Zweifel die PAÁL-CHOLODNY-WENTSche Theorie, daß die tropistische Krümmung nur durch einseitige Verschiebung der Wuchsstoffe zustande kommt. Aber die Arbeit WEBERS gibt Hinweise darauf, daß die Dinge doch nicht so einfach liegen, wie man erst gedacht hat. Wir hörten, daß bei der geotropen Krümmung nur die mittleren und oberen Zonen der Koleoptile die nach der Theorie zu erwartende Wachstumsverschiedenheit zeigen, nicht aber die basalen Teile, was um so auffallender ist, als diese die absolut stärkste Verlängerung zeigen. Man muß also Hilfshypothesen einführen, etwa die Annahme, daß in den basalen Partien ein querverlaufender Ausgleich der Wuchsstoffe erfolgt, d. h. die untere Seite der oberen Wuchsstoff abgibt, oder daß die einzelnen Querzonen auf zugeleiteten Wuchsstoff verschieden reagieren. WEBER bemerkt ferner mit Recht, daß das Zellstreckungsmaterial WENTS auf der Oberseite kaum verbraucht wird, also zur Spitze strömen muß und hier mit dem Wuchsstoff starkes Wachstum bewirken müßte, was einer starken Gegenreaktion entspräche, die tatsächlich fehlt. Auch sonst scheint mir die Hypothese vom Zellstreckungsmaterial manchen Erfahrungen zu widersprechen. Ich führe hier nur an, daß nach BEYER bei *Helianthus*keimlingen der Wuchsstoff in der Plumula, das Nährmaterial in den Kotyledonen liegt, woraus folgt, daß hier beide Stoffe gleichsinnig in das Hypokotyl, aber gegensinnig in das Epikotyl strömen müssen, ohne daß aber diese Organe meines Wissens prinzipielle Wachstumsverschiedenheiten zeigen.

In einer weiteren Arbeit sucht CHOLODNY (2) nach einer Erklärung für die Tatsache, daß Längshälften von Hypokotylen sich rascher und stärker geotrop krümmen, wenn die Schnittfläche unten, als wenn sie oben liegt. Um mit ganzen Organen zu arbeiten, verletzt CHOLODNY die Hypokotyle durch einseitiges Abschaben der Epidermis, was zur gleichen geotropen Beeinflussung führt, wie Längsspaltung. Es wird gezeigt, daß die geschabte Seite im Wachstum zurückbleibt, woraus eine positiv traumatische Krümmung resultiert. Im horizontal gelegten Stengel arbeiten somit Trauma- und Geotropismus je nach der Lage der Schnittfläche mit- oder gegeneinander. Überraschend ist der Nachweis, daß bei

verhinderter Krümmung die Hypokotyle stärker wachsen, wenn die verwundete Seite oben liegt, als wenn sie unten liegt, und mit einem Mittelwert, wenn sie senkrecht stehen. Das deutet auf eine gegenseitige Beeinflussung der Wund- und Wuchshormone hin.

Auf eine Polemik über diese Dinge zwischen CHOLODNY und GRADMANN kann hier nur kurz hingewiesen werden. Sie betrifft auch die Statolithentheorie, indem CHOLODNY glaubt, ohne sie auskommen zu können, während GRADMANN an ihr festhält. CHOLODNYs Versuche beweisen wenigstens in der vorliegenden Form nichts gegen HABERLANDTs Theorie, da bei den ausgebohrten Hypokotylen der Nachweis einer völligen Entfernung der Stärkescheide fehlt, und die Tatsache, daß Wurzelstümpfe selbst eine geringe geotrope Empfindlichkeit besitzen, schon seit PICCARDS Versuch bekannt und mit der Statolithentheorie nicht unvereinbar ist.

Eine andere Seite des Problems, nämlich die Frage, wie der Wuchsstoff die Zelle beeinflußt, behandeln die Arbeiten von HEYN und SÖDING mit übereinstimmendem Ergebnis. Schon WENT hatte vermutet, daß der Wuchsstoff die Zellwand plastisch dehnbar macht und der Turgordruck sie dann durch Überdehnung verlängere. Aus früheren Untersuchungen von URSPRUNG, OVERBECK und RENTSCHLER war bekannt, daß bei verschiedenen Pflanzenorganen zur Zeit des stärksten Wachstums die Membranen erhöhte plastische Dehnbarkeit besitzen. Da aber der Turgor in diesen Zonen nicht steigt, sondern sogar meist sinkt, wollten URSPRUNG und RENTSCHLER ihn nicht für die Verlängerung verantwortlich machen, diese vielmehr durch Intussuszeptionswachstum erklären. Nur OVERBECK hielt auch passives Wachstum durch Turgor-
dehnung für möglich. SÖDING schildert nun Dehnungsversuche an intakten und dekapitierten Koleoptilen, alle sind abgeschnitten und plasmolysiert. Dabei ergab sich, daß die geköpften Pflanzen bei einer Zugbelastung von 2 g viel weniger dehnbar sind als die intakten, insbesondere zeigten diese eine viel stärkere bleibende Verlängerung, also Überdehnung. Damit stimmt überein, daß im Falle einer Belastung in horizontaler Lage die intakten Pflanzen viel stärker durchbiegen als die geköpften. Die Frage, ob die erhöhte Dehnbarkeit Ursache oder Folge des Wachstums sei, blieb offen. Aus der ausführlichen Arbeit HEYNS müssen verschiedene Versuche mitgeteilt werden. Einige decken sich mit denen SÖDINGS in der Anordnung und im Resultat. HEYN arbeitete aber auch an Koleoptilen mit verhiindertem Wachstum, was einfach durch Abschneiden und unterbundene Wasserzufuhr erreicht wurde. Von solchen Pflanzen wurden 3 Serien untersucht: 1. intakte, 2. dekapitierte und 3. dekapitierte mit aufgesetztem Wuchsstoffagar. Werden die Pflanzen nach einiger Zeit in Wasser gebracht, so verlängern sich 1 und 3 um vieles stärker als 2. Dies tritt auch in Eiswasser ein, die Veränderungen haben sich also schon vorher unter dem Einflusse des Wuchsstoffes vollzogen; dieser muß die Membranen dehnbarer gemacht

haben. Weitere Versuche untersuchen den elastischen und den plastischen (irreversiblen) Anteil der Dehnung. Nichtwachsende Koleoptilen mit Spitze oder Wuchsstoff und solche ohne Spitze werden nach einiger Zeit plasmolysiert. Sie verkürzen sich gleichmäßig aber gering. Daraus folgt, daß bei sistiertem Wachstum die elastische Dehnbarkeit sinkt und daß sie nicht vom Wuchsstoff abhängig ist. Vergleicht man aber nichtwachsende und wachsende dekapitierte Pflanzen, so ergibt sich, daß bei letzteren die elastische Verlängerung bei Zug eine stärkere ist. Somit ist die Erhöhung der elastischen Dehnbarkeit Folge des Wachstums und nicht seine Ursache. In Eiswasser bleibt der Erfolg aus, also ist das Plasma der dabei wirksame Faktor. Pflanzen mit Spitze oder Wuchsstoffagar biegen bei Belastung stärker durch als dekapitierte und bleiben nach Entlastung gekrümmt. Wuchsstoff macht also die Membranen plastisch dehnbar. Daß schließlich der Turgor zur Überdehnung ausreicht, lehrt folgender Versuch: Am Wachstum verhinderte Pflanzen, mit Spitze oder Wuchsstoff und ohne solchen, werden in Wasser gebracht, wo sie sich verlängern, und zwar die beiden ersten stärker als die letzten. Nunmehr erfolgt Plasmolyse. Bei dieser verkürzen sich, wie oben ausgeführt, die Pflanzen elastisch gleich stark, doch zeigen die mit Wuchsstoff versehenen eine bleibende Verlängerung, der Turgor hatte sie also überdehnt.

Ich glaube, daß gegen HEYNS Untersuchungen nichts einzuwenden ist und er wenigstens für sein Objekt den Nachweis geliefert hat, daß 1. der Wuchsstoff die Membran dehnbar macht, und 2. der Turgor zur Überdehnung führt. Doch möchte ich klarer, als der Verfasser es tut, betonen, daß der Einfluß des Wuchsstoffes offensichtlich nur über das Plasma erfolgt. Die Abnahme der elastischen Dehnbarkeit bei sistiertem Wachstum will HEYN durch Substanzanlagerung auf die Zellwände, als durch deren Dickerwerden erklären. Bei wachsenden Pflanzen dagegen ermöglicht der Wuchsstoff Überdehnung; die Wände würden dadurch dünner werden, aber gleichzeitige Apposition gleicht dies aus, die Wände behalten ihre Dicke und damit gleiche elastische Dehnbarkeit. HEYN stellt sich also ganz auf den Boden der Appositionstheorie; er mag darin recht haben, doch ist dies unerwiesen, denn man kann meines Erachtens ebensogut folgendes annehmen: bei nicht wachsenden Membranen wird die elastische Dehnbarkeit durch Einlagerung neuer Micelle herabgesetzt, bei wachsenden Membranen erfolgt die Einlagerung während der plastischen Dehnung, also in eine größere Fläche, somit bleibt die Elastizität unverändert.

Ob und inwieweit sich HEYNS Befund auch auf andere Objekte übertragen läßt, muß die Zukunft entscheiden. Hier sei zunächst nur bemerkt, daß frühere Versuche URSPRUNGS an Wurzeln ergeben hatten, daß bei diesen der Turgor oder eine Belastung in Höhe des Turgors *keine* Überdehnung bewirkt, obwohl auch hier die Plastizität in der

Streckungszone erhöht ist. OVERBECK glaubt allerdings eine geringe Überdehnung auch an Wurzeln festgestellt zu haben.

HEYN läßt die Tatsache ganz unberücksichtigt, daß der Wuchsstoff bei der Wurzel den entgegengesetzten Effekt hat wie bei Koleoptile und Sproß, daß er an Wurzeln das Wachstum hemmt, nicht aber fördert. Somit wäre hier von vornherein eine durch den Wuchsstoff bewirkte Erhöhung der plastischen Dehnbarkeit in der Streckungszone eigentlich nicht zu erwarten, eher das Gegenteil. Doch ist die höhere Plastizität, wie schon erwähnt, auch hier erwiesen, und man wird kaum geneigt sein, ihr in der Wurzel eine andere Ursache zuzuschreiben als im Sproß. Warum verringert sich dann aber die Streckung bei Anwesenheit des Wuchsstoffes?

Einen ersten Schritt zur Klärung dieser Frage bringt vielleicht eine weitere Untersuchung CHOLODNYS (3). Auf normal wachsende Wurzeln von *Zea Mays* werden seitlich nahe der Spitze einige abgeschnittene Koleoptilenspitzen angeheftet. Das Resultat ist eine sehr starke Herabsetzung des Längenwachstums; ferner bildet sich knapp hinter der Wurzelspitze eine sehr auffällige Verdickung. Eine nähere Untersuchung zeigt, daß die Anschwellung lediglich durch quere Streckung der schon vorhandenen Zellen zustande kommt. CHOLODNY zieht daraus keine weiteren Schlüsse. Ich möchte es aber nicht unterlassen, hier auf eine vorläufig freilich ganz hypothetische Möglichkeit hinzuweisen. Nach HEYN bewirkt der Wuchsstoff an Koleoptilen (und wohl auch an Stengeln) eine Erhöhung der Plastizität der Längswände und ermöglicht so das Längenwachstum. Könnte nicht bei Wurzeln der Wuchsstoff in gleicher Weise auf die Querwände einwirken? Das könnte ebenso die Hemmung des Längenwachstums als die Dickenzunahme (besonders im Versuche CHOLODNYS) erklären. HEYN hat die Frage, warum der Wuchsstoff in der Koleoptile nur oder fast ausschließlich auf die Längswände einwirkt, gar nicht berührt. Und doch verlangt sie eine Beantwortung, die vorläufig nur in dem Sinne gegeben werden kann, daß entweder das Plasma den Wuchsstoff ungleich verwendet oder daß die Wände ungleich geartet sind. Dieses hat viel Wahrscheinlichkeit für sich, und ich möchte bemerken, daß künftige Untersuchungen sich auch um den Chemismus und besonders auch um die Struktur der beeinflussten Zellwände werden kümmern müssen. Diese kann in den verschiedenen Wänden einer Zelle verschieden sein, und es ist anzunehmen, daß eine querstrukturierte Membran sich dem Wuchsstoff gegenüber anders verhält, als eine längsstrukturierte. Die erstgenannte dürfte sich besser zur Überdehnung eignen als die letztgenannte. Nach dem Ausgeführten erscheint die Annahme, daß der Wuchsstoff bei Wurzeln vorwiegend auf die Querwände einwirkt, vielleicht nicht mehr so gewagt, um so mehr, als bekannt ist, daß viele Wurzeln sich nachträglich verdicken und dabei kontrahieren,

was durch radiale Streckung des Zellmaterials erreicht wird und eine vorwiegend quere Dehnbarkeit voraussetzt. Unklar bleibt aber vorläufig, was das raschere Längenwachstum der Wurzeln verursacht, denen durch Dekapitation der Wuchsstoff weggenommen wird. Werden in der Wurzel die Längswände dehnbarer, wenn der Wuchsstoff fehlt? Das ist wohl nicht anzunehmen, viel eher, daß normalerweise mit der Verbreiterung der Zellen eine Verkürzung verbunden ist und mit dem einen auch das andere bei der Dekapitation wegfällt.

Das Verhalten der Wurzeln im Vergleich zu dem der Koleoptilen sowie das Verhalten der verschiedenen Querzonen eines wachsenden Objektes läßt meines Erachtens erkennen, daß die Wuchsstoffe nur das Wachstum anregen oder auslösen. Für das schließliche Ergebnis sind der Charakter, das Entwicklungsstadium, die Korrelationen sowie der Reizzustand der Zellen maßgebend. Ich möchte daher den Wuchsstoff nicht als Wachstumsregulator bezeichnen, wie es manche Autoren tun. Allerdings begrenzt seine Menge das Wachstum, doch dürfte in intakten Organen der Wuchsstoff stets ausreichend vorhanden sein. Der Regulator ist vielmehr die Zelle, die ihn erhält. In ihr müssen sich also noch weitere Faktoren am Wachstumsvorgang beteiligen. Daß Material zur Verfügung stehen muß, ist klar, doch glaube ich nicht, daß WENTS Zellstreckungsmaterial in dem Sinne wirkt, wie er es annimmt, daß vielmehr die verschiedenen Querzonen eines Organes entsprechend ihrem Entwicklungszustand reagieren, wobei auch die Korrelationen eine Rolle spielen, so daß herausgeschnittene Stücke sich anders verhalten als im organischen Zusammenhang.

In einer ausführlichen Arbeit, die knapp vor dem Berichtsjahr liegt, versucht GRADMANN eine weitere Erklärung besonders der Krümmungen durch Annahme von zweierlei Wuchsstoffen, von denen der eine (A) dem bisher genannten entspricht, während der andere (B) sowohl in der Spitze als auch in tiefer liegenden Teilen auftreten soll. Nur wenn sie zusammenwirken, soll es zu Wachstum kommen. B soll bei tropistischer Reizung auf der Unterseite bzw. Schattenseite reichlicher entstehen, hier mit A reagieren und so die Krümmung bedingen. Auf der Gegenseite wird, da weniger B vorhanden, auch weniger A verbraucht, das nun quer zur konvexen Seite strömt und dort die Wirkung verstärkt. Der Stoff B ist aber rein hypothetisch und seine Annahme nicht, wie GRADMANN meint, zur Erklärung des Versuchsergebnisses BRAUNERS, daß ungereizte Spitzen gereizte Stümpfe zur Krümmung veranlassen, nötig. Ich zeigte schon früher, daß der erste Reizeffekt, nämlich die Schaffung einer Seitenverschiedenheit, also irgendeiner Polarisierung, offenbar in Spitze *und* Basis auftritt und somit auch in beiden Teilen die einseitige Verschiebung des Wuchsstoffes bewirkt oder ermöglicht. Diese Polarisierung oder die Fähigkeit dazu, nimmt meines Erachtens in den basalen weniger reizbaren Zonen all-

mählich ab, und vielleicht erscheinen sie uns gerade deshalb weniger reizbar. Dann verteilt sich der Wuchsstoff hier wieder gleichmäßig, und das würde auch gewisse Resultate WEBERS erklären. Jedenfalls ist GRADMANN darin recht zu geben, daß die Umleitung des Wuchsstoffes in der Spitze allein noch keine Erklärung aller Erscheinungen abgibt und daß zweifellos Korrelationen zwischen beiden Seiten bestehen und mitbestimmend sind. Die Vernachlässigung solcher Korrelationen erklärt nach GRADMANN und BÜNNING (1) auch, warum die von BLAAUW gefundene Lichtwachstumsreaktion mit den Wachstumsreaktionen bei phototroper Krümmung quantitativ nicht übereinstimmt. Da die verschiedenen Seiten sich gegenseitig beeinflussen, kann es nicht gleichgültig sein, ob alle Seiten vom Licht gleichmäßig getroffen werden und darauf gleichmäßig reagieren oder ob sie verschieden getroffen werden und verschieden reagieren; die verschiedenen Reaktionen beeinflussen sich gegenseitig, und das ändert den Effekt. Das entspricht freilich durchaus nicht mehr dem ursprünglichen Gedanken BLAAUWS, der gerade zeigen wollte, daß jeder Teil nur entsprechend seinem eigenen Lichtgenuß reagiere. Nun hat aber CHOLODNY (4) neuerdings bei *Avena* auch Phototropismus in Fällen gefunden, in welchen die BLAAUWSche Lichtwachstumsreaktion ganz fehlt. Diese tritt nach CHOLODNY nur auf, wenn man die Pflanzen plötzlich stark belichtet. Wird der Übergang von Dunkel zu Hell indessen ganz allmählich vollzogen, so kommt nicht nur die BLAAUWSche Hemmung nicht zustande, vielmehr steigt die Wachstumsgeschwindigkeit eine Zeitlang an, um dann wieder auf den Normalwert zu sinken. Trotzdem treten auch bei dieser Beleuchtung normale phototrope Krümmungen auf. Danach hätten beide Reaktionen gar nichts miteinander zu tun. Das Verhalten von *Phycomyces*, mit dem sich ja auch BLAAUW hauptsächlich beschäftigt hatte, stimmt viel eher mit dessen Theorie überein. So zeigte neuerdings CASTLE, daß die Sporangienträger dieses Pilzes sich phototrop indifferent zeigen, wenn so starkes Licht zur einseitigen Reizung verwendet wird, daß beide Seiten zur maximalen Wachstumsreaktion angeregt werden. Geringere Lichtmengen reizen eine der Seiten stärker und veranlassen so die Krümmung.

Schließlich wären noch Arbeiten von BOYSEN-JENSEN (2, 3) zu nennen, in denen er Wuchsstoffe bei Bakterien und *Aspergillus niger* beschreibt. VAN DER WEY verbessert das Dekapitationsverfahren und weist mit Recht darauf hin, daß man zur Erzielung möglichst wuchsstofffreier Stümpfe mehrfach dekapitieren muß, damit sich die Wuchsstoffreste im Stumpf verbrauchen, ohne daß neue Mengen hinzukommen. HAMADA studiert die Wachstumshemmung, die Mesokotyl und Koleoptile von *Avena* bei Beleuchtung erfahren, in ihrer Abhängigkeit von Intensität und Dauer der Beleuchtung und von der Temperatur. Insbesondere sucht er festzustellen, in welchem Zeitpunkt der Entwicklung die stärkste Hemmung zu erzielen ist, und findet, daß bei Verwendung von 1260 MK. während 30' das Mesokotyl im 51stündigen Alter, die Koleoptile im 78stündigen Alter die größte Hemmung erfahren.

In verschiedenen Abhandlungen hatte BOSE die Behauptung aufgestellt, daß das Pflanzenwachstum niemals gleichmäßig, sondern pulsierend erfolge. Das Ausmaß dieser Pulsationen solle nur etwa 1μ betragen und die Erscheinung von früheren Autoren infolge Verwendung zu geringer Vergrößerungen übersehen worden sein. V. UBISCH und ZACHMANN haben nun ein reibungslos arbeitendes Torsionsauxanometer konstruiert, das eine genügende Vergrößerung der Wachstumsbewegung und somit eine Nachprüfung der Befunde von BOSE gestattet. Das Prinzip der Konstruktion besteht darin, daß ein sehr feiner Stahldraht etwas tordiert in einen Rahmen gespannt wird. Vom Draht führt über Röllchen ein Verbindungsfaden aus Platin zur Pflanze, die bei ihrem Wachstum die Torsion rückläufig macht. Registriert wird durch einen am Draht befestigten Spiegel, der einen Lichtstrahl auf die Rolle des Kymographions reflektiert, das mit Photopapier bespannt ist. Das Wachstum einer Wurzel und einer Blüte verliefen dabei auch bei mehrtausendfacher Vergrößerung ganz gleichmäßig; bei BOSES Versuchen müssen durch ungeeignete Apparatur Fehler unterlaufen sein.

II. Tropismen.

Während die im vorhergehenden angeführten Arbeiten sich hauptsächlich mit den Ursachen und dem Verlauf des Wachstums bei tropistischer Krümmung befaßten, untersuchten andere den Reizvorgang selbst.

Eine Arbeit von BRAUNER und BÜNNING bildet vielleicht den Ausgangspunkt für neue Erkenntnisse. BRAUNER hat schon früher einen „geoelektrischen Effekt“ gefunden, der darin besteht, daß die untere Flanke horizontal gelegter Sprosse oder Wurzeln gegenüber der Oberseite stets um einige Millivolt elektro-positiv wird. In der neuen Arbeit bringen die Verfasser Keimpflanzen zwischen zwei Aluminiumplatten in ein Gleichstromfeld von maximal 640 Volt/cm und konstatieren, daß sich Wurzelspitzen deutlich zur negativen Elektrode krümmen, während sich Koleoptilen umgekehrt zur positiven wenden. Dieser Elektrotropismus steht zweifellos in bester Übereinstimmung mit der oben genannten elektropositiven Aufladung der Unterseite. Eine solche Aufladung erfolgt auch im Stromfeld, und zwar auf der Seite der negativen Elektrode, und tatsächlich krümmt sich auch hier die Wurzel zur positiv geladenen Seite, die Koleoptile von dieser Seite weg. Die von den Verfassern geplanten Kompensationsversuche (Elektrotropismus gegen Geotropismus) dürften geeignet sein, die Frage zu entscheiden, ob die beiden Tropismen wirklich identisch sind.

Ein tieferes Eindringen in verschiedene Probleme des Phototropismus versucht FILZER (1), und zwar hauptsächlich mit Bezug auf die Frage, ob die Lichtrichtung oder der quere Lichtabfall die Krümmungsrichtung von Keimlingen bestimmt. Der Verfasser hatte in einer früheren Arbeit (1929) gezeigt, daß achsenparalleles Licht, das, von oben kommend, nur eine Längshälfte der Koleoptile trifft, sehr geringe tropistische Wirksamkeit besitzt. Das weist darauf hin, daß nicht der Abfall des Gesamtlichtes, das eine Seite trifft, die Krümmung bestimmt, sondern

nur eine darin enthaltene Querkomponente. Unterstützt wird diese Annahme durch einen Versuch, in dem die eine Längshälfte einer Koleoptile nur von transversalem Licht getroffen wird, während die andere Parallellicht von oben erhält. Dabei ist das Oberlicht stärker gewählt als das Seitenlicht, und zwar im Verhältnis 5:1, was, wie FILZER meint, zur Folge haben muß, daß in der Koleoptile ein Lichtabfall von der parallel beleuchteten Seite zur transversal beleuchteten stattfindet. Trotzdem krümmen sich alle Keimlinge zum Transversallicht. Daraus folgert FILZER, daß das Licht zweierlei Wirkung habe: das Gesamtlicht wirke photoblastisch und bewirke die BLAAUWSche Lichtwachstumsreaktion und die Abstumpfung, das Transversallicht dagegen wirke phototropisch, indem es eine Querpolarisation im Sinne FITTINGS herbeiführe. Es ist bedauerlich, daß FILZER für diesen Versuch nicht viel höhere Differenzen zwischen Ober- und Seitenlicht angewendet hat. Denn es ist klar, daß das Oberlicht die Koleoptilenspitze in viel spitzeren Winkeln trifft als das Seitenlicht, somit eine viel geringere Flächenerhellung bewirkt. Danach ist es sehr fraglich, ob wirklich die Oberlichtseite die hellere ist und von ihr aus der Lichtabfall erfolgt. Überdies kann die achsenparallele Beleuchtung der äußersten Spitzenkuppe, die ja der positiv phototropen Normalstellung entspricht, die seitliche Krümmung hemmen. Als Tatsache bleibt, daß die Reizschwelle für halbseitig einfallendes Parallellicht bei 1000 MKS. liegt, gegenüber nur 6,5 MKS. bei Transversallicht. FILZER gibt aber selbst zu, daß die Deutung dadurch weiter erschwert wird, daß das soviel stärkere Parallellicht durch Abstumpfung von selbst die Reizschwelle erhöhen muß. Er verwendet ferner für seine Zwecke einen vom Referenten (GUTTENBERG) eingeführten Versuch, der darin besteht, daß längshalbseitig abgeblendete Pflanzen auf der freien Hälfte antagonistisch gleich stark beleuchtet werden. In diesem Falle erfolgt eine Krümmung zur erhellten Seite, worin Referent einen wichtigen Beweis für die Lichtabfalltheorie sah. FILZER mißt nun die Reizschwelle für diese Art von Beleuchtung und findet sie bei 112,5 MKS., also beim 17fachen Normalschwellenwert. Zur weiteren Klärung wird die abstumpfende Wirkung der Vorbeleuchtung untersucht. Total antagonistisch vorbeleuchtete Pflanzen zeigen bei Nachbeleuchtung im Sinne der Vorbeleuchtung eine höhere Reizschwelle als bei Nachbeleuchtung der vorher nicht direkt beleuchteten Flanken (Verhältnis 22,2:9 MKS.). Das ist aus dem höheren Lichtgenuß der erstgenannten zu verstehen. Auf indirektem Weg versucht FILZER dann den Nachweis, daß die frontal beleuchteten Flanken viermal soviel Licht erhalten wie die beiden anderen. Die genannte Abstumpfung 22,2:9 entspricht nämlich einem Vorbelichtungsverhältnis 36:9 MKS., also 4:1. Somit dürfte, meint FILZER, im Versuche des Referenten (halbseitig antagonistische Beleuchtung) die Erhöhung der Reizschwelle nur das

4fache betragen, sofern die Erhöhung nur durch die Abstumpfung bedingt wird, nicht aber das 17fache, wie der Versuch ergibt; also käme dem Transversallicht besonderer Reizwert zu. FILZER selbst ist nicht der Ansicht, daß seine Versuche einen zwingenden Beweis für die Richtungstheorie erbringen, nur neue Argumente für diese. Mir erscheint vor allem wenig wahrscheinlich, daß bei meiner Versuchsanstellung die frontal beleuchteten Seiten nur das 4fache Licht gegenüber der lichtabgekehrten Flanke erhalten, da im ersten Fall ein Großteil der Strahlen \pm senkrecht auffällt, im zweiten in sehr spitzen Winkeln. Vor allem aber würde nach meiner Auffassung eine stärkere Wirkung des Transversallichtes die Richtungshypothese noch nicht beweisen. Ich habe schon früher angenommen, daß ein Lichtgefälle im Inneren als Reiz wirkt, und die BLAAUWSche Annahme von der völlig selbständigen Reaktion beider Längshälften abgelehnt. Dieses quere Lichtgefälle wirkt wohl in jeder Zelle, schafft also eine quere Differentialpolarität, um ZIMMERMANN'S (2) Terminologie zu benutzen. Erfolgt die Bestrahlung von vornherein transversal, so wirkt sie mit dem größten Anteil ihrer Strahlen polarisierend, erfolgt sie achsenparallel, so wirkt nur ein durch Zerstreuung in die transversale Richtung gelangender Anteil. Bei antagonistischer Beleuchtung stört das Inverslicht die Polarisierung in der Richtung der Außenstrahlen, wieder kann nur der transversale Anteil, der im Innern entsteht, wirksam sein. In beiden Fällen wirkt alles übrige Licht abstumpfend, also hemmend. Die transversale Komponente muß jene Polarisation schaffen, die eine einseitige Verschiebung der Wuchsstoffe ermöglicht. Dazu sind Veränderungen in der Zelle nötig. Es wäre denkbar, daß es sich beim photoblastischen Effekt um die gleichen Veränderungen handelt, mit dem Unterschied, daß diese bei antagonistischer oder diffuser Beleuchtung in den Zellen allseitig auftreten, während sie sich bei einseitiger Beleuchtung einseitig vollziehen. So wie das Licht in diesem Falle die Wuchsstoffwanderung auf einer Seite hemmt, könnte es im anderen Falle allseitige Hemmung erzeugen. Dann wäre verständlich, warum vorbeleuchtete Pflanzen abgestumpft erscheinen und an ihnen eine Wachstumshemmung auftritt. Ich führe dies nur an, um zu zeigen, daß immer noch die Möglichkeit besteht, für alle Erscheinungen eine gemeinsame Erklärung zu finden.

Eine weitere Klärung der Plagiotropie, insbesondere des Epinastieproblems, haben meine Schüler HENNINGS und FREYTAG versucht. Die erste Arbeit behandelt das Verhalten der Seitensprosse von *Coleus*, die zweite das der Laubblätter von *Tropaeolum*. Die genannten Seitensprosse besitzen induzierte, ausschaltbare Dorsiventralität, die *Tropaeolum*blätter sind, als Ganzes betrachtet, inhärent dorsiventral. In beiden Arbeiten wird gezeigt, daß die heute meistverbreitete Ansicht über die Plagiotropie nicht die einzig mögliche ist, daß sie vielmehr

mindestens für inhärent dorsiventrale Organe nicht zutrifft. Die genannte Meinung, die besonders von LUNDEGÅRDH, ZIMMERMANN (1) u. a. vertreten wird, erklärt die Plagiotropie aus dem gleichzeitigen und gegensinnigen Wirken von positivem und negativem Geotropismus, verbunden mit einer regulierenden Wirkung der geotropen Längskraft. Die Epinastie wird der positiv geotropen Komponente gleichgestellt. Daß das zum mindesten nicht für alle Fälle zutrifft, hat RAWITSCHER (1, 2) für *Tradescantias*sprosse gezeigt, bei welchen er eine autonome Epinastie fand. Ich suchte durch MÖLLER dasselbe für *Coleus*laubblätter zu erweisen, deren horizontale Normallage meines Erachtens durch Transversalgeotropismus bedingt wird und frei von mitwirkender Epinastie ist. Diese tritt nur bei Desorientierung als Folge des Mangels von Orientierungsreizen auf.

HENNINGS setzt sich kritisch mit der Arbeit LUNDEGÅRDHS am gleichen Objekt auseinander und zeigt, daß die Identität von Epinastie und positivem Geotropismus in ihr nicht erwiesen wird. In seinen eigenen Versuchen sucht HENNINGS aus dem Verhalten der Seitensprosse bei verschiedenen Ausgangslagen und bei kontinuierlicher oder intermittierender Klinostatierung Schlüsse zu ziehen. Es wird gezeigt, daß sich reine Flankenepinastie, der jede geotrope Komponente fehlt, durch Beleuchtung von vorne ausschalten läßt. Denselben Effekt erreicht man, wenn man folgendermaßen intermittierend klinostatiert: Pflanze senkrecht zur Achse, 1. Stellung horizontal, Seitenäste in horizontaler Ebene, 2. Stellung ebenso, aber um 180° gedreht, 3. Stellung normal aufrecht. Es ergibt sich, daß beim Zeitverhältnis: aufrechte Stellung 40', horizontale Lage je 10', also zusammen 20', keine Epinastie mehr auftritt. Diese erfolgt also nur, wenn die Desorientierung ununterbrochen durch längere Zeit dauert. Wäre die Epinastie auch in der Normallage wirksam, wäre sie positiver Geotropismus, der hier dem negativen das Gleichgewicht hält, so müßte auch bei dieser Versuchsanstellung Epinastie auftreten. Denn nach LUNDEGÅRDH klingt die negative Komponente schneller ab als die positive, somit müßten sich die positiven Überschüsse summieren und eine dorsalkonvexe, also epinastische Krümmung bewirken. Daß die Seitensprosse tatsächlich induziert geodorsiventral sind, beweist die Tatsache, daß an horizontalen Pflanzen eine viel stärkere dorsalkonvexe Krümmung auftritt, wenn ein Sproßpaar, das sich in *vertikaler* Ebene befindet, abwechselnd auf gegenüberliegende Flanken gereizt wird, als wenn ein Sproßpaar in *horizontaler* Ebene antagonistisch gereizt wird. Im ersten Fall arbeiten Dorsal- und Ventralseite gegeneinander, im zweiten die lateralen Flanken. Das Übermaß der Krümmung in der ersten Lage ist eine geotrope Erscheinung und lehrt uns, daß die obere Lage über die untere dominiert. Das ist aber nur möglich, wenn Ober- und Unterseite sich der Schwerkraft gegenüber verschieden verhalten. Solange diese Dorsi-

ventralität dauert, kann das Organ epinastisch reagieren, wird das Organ radiär, so erlischt die Epinastie. Gegen LUNDEGÅRDH spricht auch seine eigene Angabe, daß Seitensprosse, die als Ableger aufrecht eingepflanzt sind, noch nach der Bewurzelung, also nach sehr langer Zeit, am Klinostaten epinastisch reagieren. Daß die Nachwirkung der geotropen Komponente so lange dauern sollte, ist nicht anzunehmen, vielmehr, daß die Dorsiventralität nur langsam erlischt, somit die Fähigkeit zur epinastischen Krümmung ebensolange erhalten bleibt.

Klarer liegen die Dinge bei Laubblättern. FREYTAG konnte bei *Tropaeolum* den Befund MÖLLERS an *Coleus*blättern bestätigen, daß nämlich Äthernarkose starke Epinastie zur Folge hat. Da Äther die Geoperzeption ausschaltet, kann meines Erachtens die Epinastie keine nachwirkende positiv geotrope Komponente sein. Aus den zahlreichen weiteren Versuchen sei angeführt, daß auch bei *Tropaeolum*blättern eine viel stärkere dorsalkonvexe Krümmung zustande kommt, wenn Ober- und Unterseite antagonistisch gereizt werden, als wenn die seitlichen Flanken so behandelt werden, wobei wieder die Oberseite dominiert und eine geotrope Erscheinung vorliegt. Liegen Blattpaare zweimal in antagonistischen Flankenstellungen und stehen sie dazwischen aufrecht, so kommt es erst zu starker Epinastie, dann krümmen sich aber die oberen Teile des Blattstiels entgegengesetzt, so daß sie schließlich bei aufrechter Pflanze fast senkrecht stehen und die Spreiten etwa horizontal liegen. Im oberen Teil überwindet also der Geotropismus die Epinastie, während im unteren Teil der Gabelwinkel gegenüberliegender Blattstiele epinastisch vergrößert bleibt. Maßgebend für das Verhalten des oberen Teiles ist die Spreite, denn ohne sie verlaufen die Bewegungen anders; auch hierin kommt das geotrope Dominieren der Oberseite zum Ausdruck. Das differente Verhalten der beiden Blattstielzonen erklärt sich wohl daraus, daß nur der untere Teil anatomisch dorsiventral, der obere fast radiär ist. Somit reagiert im beschriebenen Versuch der untere Teil vorwiegend epinastisch, der obere geotrop, aber von der Spreite dirigiert. Alles spricht dafür, daß die Epinastie hier eine autonome Erscheinung ist, die durch Orientierungsfaktoren ausgeschaltet wird. Sie folgt, wie Beleuchtungsversuche zeigen, auch nicht dem Reizmengengesetz, ist kein Tropismus, sondern eine Nastie. Die fast transversale Stellung der Spreite kann entweder echter Transversalgeotropismus sein in dem Sinne, daß die Spreite sich auf den geotropen Reiz hin transversal einstellt, wie sie es auch dem Lichte gegenüber tut, oder es könnte die Stellung das Ergebnis zweier antagonistischer Tendenzen im Sinne LUNDEGÅRDHS und ZIMMERMANN'S sein, wobei aber die positive Komponente mit der Epinastie nichts zu tun hat. Ich halte die erste Annahme für viel wahrscheinlicher, zum mindestens ist sie ausreichend. Es muß nämlich gesagt werden, daß zwar wohl erwiesen ist, daß ein und dasselbe Organ *hintereinander*

positiv und negativ geotrop sein kann, daß aber experimentelle Beweise für die *gleichzeitige* Wirksamkeit beider Tendenzen fehlen. Die Formulierung ZIMMERMANN'S (2), daß in der plagiotropen Ruhelage „die Tendenzen nach abwärts und die nach aufwärts miteinander ringen“, scheint mir viel zu mechanisch gedacht. ZIMMERMANN sagt an gleicher Stelle selbst für die Zyklreaktion: „Bei Windepflanzen wird dieses Kreisen der Spitze durch eine Anzahl geradliniger Faktoren . . . bestimmt. Nur durch die Antwort einer ‚Zyko‘-Reaktion, einer ‚Drehpolarität‘, unterscheiden sich diese Kreisbewegungen oder Zyklreaktionen von den geradlinigen Bewegungen.“ Das ist durchaus mein Standpunkt, aber auch für die plagiotropen Organe. Nur durch die Antwort einer plagiotropen Reaktion, einer dorsiventralen oder Querpolarität, unterscheidet sich eine schräge Einstellung von der Paralleleinstellung orthotroper Organe mit verbizibasaler Polarität. Einfacher gesagt: die Pflanze nimmt die Schwerkraftrichtung wahr und ist dadurch zu Reaktionen im Raum befähigt, deren Art vom Bau, den Korrelationen und dem Entwicklungszustand des Organes abhängt und den jeweiligen Bedürfnissen entspricht.

III. Nastien.

BÜNNING (2), der sich in letzter Zeit mehrfach mit der Mechanik seimonastischer Bewegungen beschäftigt hat, ergänzte seine Untersuchungen auch im abgelaufenen Jahr. Es muß zunächst daran erinnert werden, daß BÜNNING für *Sparmannia*filamente zu folgender Erklärung des Bewegungsvorganges kam. Mechanische Reizung bewirkt eine Permeabilitätssteigerung in den Epidermiszellen der Außenseite. Bleibt die Reizung unterschwellig, so wird durch sie nur eine erhöhte Wasseraufnahme ermöglicht, somit tritt Krümmung nach innen ein. Bei überschwelligem Reizen wird dagegen die Permeabilität so stark, daß Zellsaft austritt, und zwar wird dieser durch die Kontraktion einer Innenlamelle der Außenwand ausgepreßt, während eine mittlere stark quillt, wobei sie den Zellsaft aufnimmt. Die Krümmung wird rückgängig, nachdem die Semipermeabilität wiederhergestellt ist, worauf die Zelle die Quellflüssigkeit wieder zum Teil aufsaugt. BÜNNING ist der Ansicht, daß die Verbiegung des Filaments geradezu zu einer Zerreißen der inneren Plasmahaut führt, die dann bei der Berührung mit dem Zellsaft koaguliert, wodurch ihre Semipermeabilität erlischt. Während des Refraktärstadiums werde die Haut regeneriert. Nach einer Reizung arbeiten also zwei Faktoren gegeneinander: Zerfall und Restitution, und bedingen das ganze Verhalten. BÜNNING untersucht nunmehr die Abhängigkeit dieser beiden Prozesse von der Temperatur. Dabei ergibt sich eine starke Temperaturabhängigkeit des Zerfallvorgangs ($Q_{10} = 2,5$) und eine nur geringe Abhängigkeit der Resti-

tutionsvorgänge. Nach BÜNNING steht dies insofern mit seiner Deutung im Einklang, als Koagulationsvorgänge eine ähnliche Temperaturabhängigkeit zeigen, wogegen Adsorptionsvorgänge, zu denen die Hautrestitution gehört, Unabhängigkeit zeigen. Referent sah indessen mikroskopisch keine Spur von Koagulation, vielmehr völlig intakte Tonoplasten und erzielte gleich nach der Reizung Plasmolyse. Somit war die Semipermeabilität nicht erloschen. Ferner bleibt das Bedenken, daß das Refraktärstadium ziemlich lange dauert, die Bildung von Oberflächenhäutchen aber sehr rasch vor sich geht. So haben eben CHAMBERS und HÖFLER gezeigt, daß mechanisch verletzte Tonoplasten sich augenblicklich wieder schließen, auch haben sie dabei keine Koagulation im Tonoplasten bemerkt, solche tritt nur ein, wenn zur Verletzung eine Erschütterung kommt, ein für die Frage der Seimonastie sicherlich wichtiger Befund. BÜNNING dehnt jetzt seine Untersuchungen auch auf *Mimosagelenke* aus. Mein Schüler WEIDLICH hat kürzlich die Mechanik dieser Bewegung im wesentlichen geklärt. Er wies nach, daß der Reizeffekt in einer Turgorsenkung der Gelenkunterseite besteht, die Bewegung aber dadurch zustande kommt, daß die Zellen der Gelenkoberseite sehr dehnsame Wände und eine hohe Saugkraft besitzen; im Momente, wo der Gegendruck der Unterseite aufhört, verlängert sich somit die Oberseite beträchtlich unter Wasseraufnahme. WEIDLICH versuchte dann die Turgorabnahme auf der Unterseite zu erklären und konnte zeigen, daß sie nicht etwa auf Verminderung der Saugkraft des Zellinhaltes oder auf erhöhtem Wanddruck beruhen kann. Es bleiben nur die Möglichkeiten einer Permeabilitätserhöhung oder einer aktiven Plasmakontraktion. WEIDLICH neigte zur letztgenannten Erklärung, BÜNNING sucht nun zu zeigen, daß die erste zutrifft. Er findet zunächst, daß an Gelenken, die kurze Zeit in konzentrierte NaCl-Lösung gebracht werden, die Erregbarkeit stark herabgesetzt wird. Werden solche Gelenke wieder in Wasser gebracht und gereizt, so vollführen sie eine, freilich sehr schwache (5^0) Hebebewegung. Dies deutet BÜNNING, wie bei *Sparmannia* als unterschwellige Permeabilitätserhöhung. Ich möchte zunächst bemerken, daß WEIDLICHS Messungen BÜNNINGS Deutung nicht ausschließen. WEIDLICH suchte die Frage, ob Permeabilitätserhöhung vorliegt oder nicht, dadurch zu entscheiden, daß er die Inhaltssaugkraft vor und nach der Reizung untersuchte. Er fand sie nach der Reizung etwas erhöht, was für bloßen Wasseraustritt spricht, also gegen Permeabilitätserhöhung. WEIDLICH und ich haben aber ausdrücklich erklärt, daß diese Deutung nur wahrscheinlich ist, weil nämlich der Wert der Inhaltssaugkraft, auf den es ankommt, in diesem Falle nicht genau bestimmbar ist. Das hat seinen Grund darin, daß die Zellen der Unterseite durch die sich ausdehnende Oberseite komprimiert werden. Es ist also möglich, daß die Inhaltssaugkraft vor und nach der Reizung gleich bleibt und

dann könnte BÜNNINGS Annahme zutreffen. Doch spricht manches gegen sie, vor allem die Tatsache, daß sich auch hier die Zellen gleich nach der Reizung plasmolysieren lassen, was ihre Semipermeabilität voraussetzt und sich nicht mit der Annahme einer Koagulation des Tonoplasten verträgt. Mechanische Verletzung der semipermeablen Membran ist überdies bei Reizleitung ausgeschlossen, hier müßten die Erregungssubstanzen zerstörend wirken. An *Berberis*filamenten zeigt schließlich BÜNNING, daß auch starke Wasseraufnahme zur Reizbewegung führen kann; sie soll dadurch ausgelöst werden, daß die Filamentinnenseiten durch Wasseraufnahme eine starke Verlängerung erfahren. Die Zellstreckung bzw. die Verbiegung sollen als Reiz wirken. Dies ist wohl möglich, aber daß hierbei der Tonoplast reißen soll, scheint mir wenig glaublich. Ich möchte viel eher meinen, daß es in allen diesen Fällen zur Bildung von Erregungssubstanzen oder Reizstoffen kommt, die nun ihrerseits das Plasma beeinflussen. Dabei ist wohl noch nicht sicher entschieden, ob Flüssigkeit austritt, weil das Plasma permeabler wird oder weil es sich kontrahiert. Auch im letzten Falle könnte ja nicht nur Wasser, sondern auch Zellsaft austreten. Das wäre aber keine eigentliche Permeabilitätserhöhung, unter der man doch ein gleichmäßiges durchlässiger Werden versteht, vielmehr eine einfache Durchbrechung. Daß ein aktives Auspressen von Zellsaft möglich ist, lehren uns u. a. die kontraktiven Vakuolen, die von KÜSTER beobachtete spontane Vakuolenkontraktion u. a.

BÜNNING (3) hat auch seine Untersuchungen über die Schlafbewegung fortgesetzt und ist hierbei zu wichtigen Ergebnissen gelangt. Er konnte nämlich zeigen, daß die Schwingungsdauer einer Schlafbewegung um so kleiner wird, je höher die Temperatur liegt. Voraussetzung ist Dunkelheit und Temperaturkonstanz während der Versuchszeit. Zwischen zwei Schlaf- oder Tagstellungen liegen bei 15° fast 30 Stunden, bei 35° nur 19 Stunden. Es ist klar, daß damit die Unabhängigkeit vom äußeren Tagesrhythmus erwiesen ist, um so mehr, als die Bewegung eine Woche anhält. Der 24stündige Rhythmus findet nur bei ca. 25° statt. BÜNNING bestätigt ferner die Erfahrung, daß Pflanzen die Bewegung nur dann ausführen, wenn eine einmalige Beleuchtung oder Temperaturerhöhung stattgefunden hat; es genügt dazu rotes Licht. Dieser einmalige Reiz löst nicht nur den ganzen Vorgang aus, sondern bestimmt auch den Zeitpunkt der ersten Schlafstellung und damit den ganzen Rhythmus. Sind die Bewegungen erloschen, so können sie durch nochmaligen Reiz wieder erweckt werden. Die ganze Erscheinung ist also aitionom, die Nachschwingungen selbst aber sind autonom. Wird der erstmalig induzierte Rhythmus durch eine genügend lange zweite Beleuchtung gestört, so erzeugt diese eine neue Periodizität. Eine kürzere dagegen ruft Nebenschwingungen hervor, die sich im gleichen Rhythmus wiederholen wie die Haupt-

schwingung. Da die Schlafbewegung sich überhaupt aus Teilschwingungen zusammensetzt, kommt BÜNNING zu dem Schluß, daß der einmalige Reiz diese Teilschwingungen synchronisiert, was zur Schlafbewegung führt, die wieder erlischt, wenn der synchrone Verlauf verlorengeht.

Nach Untersuchungen von VIRZI scheint auch bei den Blättern vieler *Oxalis*arten eine autonome Periodizität der Schlafbewegung vorzuliegen.

UMRATH (1, 2) verwertet seine Methode der Registrierung jener elektrischen Veränderungen, die bei Erregungsleitung auftreten (der sog. Negativitätswellen), an einigen weiteren Objekten. So findet er Erregungsleitung in Hypokotylen von *Mimosa* und *Neptunia*, nicht aber von *Caragana arborescens* und *Phaseolus vulgaris*. Bei dieser Pflanze tritt sie aber in den Stielen der Primärblätter auf. Eine andere Arbeit behandelt den Übergang der Blätter von *Mimosa*arten in die Schlafstellung. Dieser erfolgt, als ob die Blätter gereizt würden, und zwar entweder durch wiederholt stattfindende partielle Reaktionen oder auch — bei günstigen Außenbedingungen — durch eine einmalige Totalreaktion. Daß tatsächlich eine Erregungserscheinung vorliegt, wird durch das Auftreten von Negativitätswellen erwiesen. Sie finden sich in gleicher Weise bei *Cassia tomentosa*, so daß eine allgemeine Erscheinung vorliegen dürfte. Die Erregung scheint durch Temperatur- und Lichtveränderungen herbeigeführt zu werden. Auch die Substanzen, die bei *Mimosa* u. a. Sensitiven die Reizbewegung auslösen, werden von UMRATH (3) weiterstudiert. Sie lassen sich leicht aus Blättern gewinnen, wenn man diese auskocht, die Extrakte filtriert, eindickt und trocknet. In diesem Zustande behalten die Stoffe jahrelang ihre Wirksamkeit. Schon früher war gezeigt worden, daß *Mimosa*- und *Neptunia*extrakte gleichmäßig auf beide Pflanzen wirken, einander also sehr ähnlich sein müssen; jetzt weist UMRATH nach, daß *Biophytum* und *Neptunia* aufeinander nicht einwirken, wohl aber *Biophytum* und *Mimosa*, aber nur bei erheblicher Konzentration der Extrakte. Auf *Mimosa* wirken ferner *Phyllanthus*extrakte, aber auch solche aus nicht sensitiven Euphorbiaceen, besonders auch weitere Mimosoideen und Caesalpinioideen, so daß deutlich wird, daß spezifische Stoffe innerhalb gewisser Verwandtschaftsgruppen auftreten, aber auch nicht spezifische Stoffe sich am Vorgang beteiligen. Interessant ist ferner, daß viele der hergestellten Extrakte an der Innenseite von *Phaseolus* Perikarpium Zellteilungsvorgänge herbeiführen, daß sie also wie HABERLANDTS Wundhormone wirken. UMRATH meint, man dürfe annehmen, daß die Erregungssubstanz und die Wundhormone identisch wären. Das ist wohl denkbar, doch muß daran erinnert werden, daß die Gewinnung der Erregungssubstanz ohne Verwundung nicht möglich ist, daß also Wundhormone auch neben der Erregungssubstanz austreten könnten.

Es wäre freilich verlockend, anzunehmen, daß die seismonastische Reizung in einer Verletzung von Protoplasten bestehe, dadurch Wundhormone schaffe, und daß diese dann in erregbaren Organen den Turgor herabsetzten; dann wäre der letztgenannte Vorgang aber nicht direkte Folge der Verletzung, wie BÜNNING meint, sondern ein indirektes Ergebnis, wobei offenbleibt, in welcher Art die Protoplasten auf die Wundhormone reagieren und wie es zur Turgorsenkung kommt.

IV. Taxien.

Aus dem Institut für Strahlenforschung liegt eine methodisch vorbildliche Untersuchung von LUNTZ über Phototaxis vor. Untersucht werden die absoluten Schwellenwerte und die relative Wirksamkeit von Spektralfarben bei den grünen Formen: *Eudorina elegans*, *Volvox minor*, *Chlamydomonas sp.* und einer nichtgrünen *Chilomonas sp.* Die Beleuchtung erfolgt mit streng monochromatischem Licht, die Schwellenwertbestimmung in Erg cm²/sec. Es wird festgestellt, daß eine Richtungs- und eine Bewegungsschwelle unterschieden werden müssen, da unterhalb der erstgenannten noch richtungslose Bewegungen auftreten. Die Richtungsschwelle liegt bei den grünen Formen am tiefsten bei 492 $\mu\mu$, also im blaugrünen Licht, und zwar bei *Eudorina* und *Chlamydomonas* bei 0,06, bei *Volvox* bei 0,10 Erg cm²/sec; *Chilomonas* reagiert hier erst bei 70—75 Erg cm²/sec. Die Bewegungsschwelle beträgt bei *Eudorina* und *Volvox* etwa $\frac{2}{3}$ davon. Die Wirksamkeit der Strahlen nimmt bei den grünen Formen beiderseits des Maximums rasch ab, Ultraviolett ist noch schwach wirksam, rotes Licht ist unwirksam. Linie 366 zeigt für alle Formen, auch *Chilomonas*, die gleiche Schwelle 9,37 Erg cm²/sec und stellt für diese nichtgrüne Form das Maximum dar. Die Bedeutung des roten Pigmentfleckes wird an *Chlamydomonas* studiert. Es ist unmöglich, im mikroskopischen Bild einen scharfen Schatten auf die Oberfläche des Objektes zu werfen, sicher ist nur, daß nur das den Pigmentfleck tragende Drittel lichtempfindlich ist. Doch ist anzunehmen, daß dieser das Lichtsinnesorgan darstellt, da er allein zu einer starken Absorption der blaugrünen Strahlen befähigt ist, die den höchsten Reizwert sowohl für die Bewegungs- als auch für die Orientierungsreaktion besitzen. Ultraviolett reizt vermutlich das ganze Plasma, und zwar wahrscheinlich bei allen Formen, da der Schwellenwert hierfür überall gleich ist.

Literatur.

- BOYSEN-JENSEN, P.: (1) Ber. dtsh. bot. Ges. 28 (1910). — (2) Biochem. Z. 236 (1931). — (3) Ebenda 239 (1931). — BRAUNER, L.: (1) Z. Bot. 14 (1922). — (2) Ber. dtsh. bot. Ges. 41 (1923). — BRAUNER, L., u. E. BÜNNING: Ebenda 48 (1931). — BÜNNING, E.: (1) Planta (Berl.) 7 (1929). — (2) Ebenda 12 (1930). — (3) Jb. Bot. 75 (1931).

- CASTLE, E. S.: Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **16** (1931). — CHAMBERS u. HÖFLER: Protoplasma (Berl.) **12** (1931). — CHOLODNY, N.: (1) Jb. Bot. **73** (1930) — (2) Planta (Berl.) **13** (1931). — (3) Ebenda **14** (1931). — (4) Ber. dtsh. bot. Ges. **49** (1931). — CHOLODNY u. GRADMANN: Planta (Berl.) **15** (1932).
- DOLK, H. E.: Geotropie en groistof. Dissert., Utrecht 1930.
- FILZER, P.: (1) Jb. Bot. **70** (1929). — (2) Planta (Berl.) **12** (1930). — FREYTAG, H.: Ebenda **12** (1930).
- GRADMANN, H.: Jb. Bot. **72** (1930). — GUTTENBERG, H. v.: Beitr. allg. Bot. **2** (1922).
- HAMADA, H.: Mem. Coll. Sci. Kyoto, Imp. Univ., Sér. B, **6** (1931). — HENNING, FR.: Planta (Berl.) **12** (1930). — HEYN, A. N. J.: Der Mechanismus der Zellsenkung. Dissert., Utrecht 1931 u. Rec. Trav. bot. néerl. **28** (1931).
- LUNDEGÅRDH, H.: Lunds Univ. Arsskrift, N. F. Avf. **2**, **13** (1917). — LUNTZ, A.: Z. vergl. Physiol. **14** (1931).
- MÖLLER, E.: Planta (Berl.) **7** (1929).
- OVERBECK, FR.: Jb. Bot. **62** (1923).
- PAÁL, A.: Jb. Bot. **58** (1918).
- RAWITSCHER, F.: (1) Z. Bot. **15** (1923). — (2) Ebenda **17** (1925). — RENTSCHLER, H.: Bot. Archiv **25** (1929).
- SÖDING, H.: Jb. Bot. **74** (1931).
- UBISCH, G. v., u. E. ZACHMANN: Biolog. Zbl. **51** (1931). — UMRATH, K.: (1) Jb. Bot. **73** (1930). — (2) Ebenda **73** (1930). — (3) Planta (Berl.) **13** (1931). — URSPRUNG, A., u. G. BLUM: Jb. Bot. **63** (1929).
- VIRZI, T.: Bull. Soc. bot. Genève **22** (1930).
- WEBER, U.: Jb. Bot. **75** (1931). — WEIDLICH, H.: Bot. Archiv **28** (1930). — WENT, F. W.: Wuchsstoff und Wachstum. Dissert., Utrecht 1927 u. Rec. Trav. bot. néerl. **25** (1927). — WEY, H. G. VAN DER: Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam **34** (1931).
- ZIMMERMANN, W.: (1) Erg. Biol. **2** (1927). — (2) Biol. Zbl. **51** (1931).

14. Vererbung.

Von F. OEHLKERS, Freiburg i. Br.

Die weitreichenden wissenschaftlichen Erfolge und die so besonders naheliegende praktische Bedeutung der neueren Vererbungslehre haben auf diesem Gebiet im letzten Jahrzehnt zu einer Massenproduktion an wissenschaftlichen Abhandlungen von kaum übersehbarem Umfang geführt, die auch im Berichtsjahr 1931 in keiner Weise zurückgegangen ist. Eine einigermaßen vollständige Darstellung der wichtigsten Arbeiten eines Jahres wird darum nur dann möglich sein, wenn die erschienenen Abhandlungen während dieses Zeitraumes unmittelbar gesammelt und womöglich tabellarisch zusammengestellt werden. Diese Arbeit war im Jahre 1931 noch unmöglich; so muß der erste Beitrag für die „Fort-schritte“ auf dem Gebiet der Vererbung mit fragmentarischem Charakter behaftet bleiben, da, mindestens dem Umfang nach, Vollständigkeit in keiner Weise erreicht wird. Obwohl also nur zwei Teilgebiete der allgemeinen Erbllichkeitsforschung besprochen werden, soll als Berichtsjahr 1931 doch noch erfaßt und im nächsten Referat die jetzt versäumten Arbeiten mit denen von 1932 zusammengestellt werden.

I. Koppelungsanalysen.

Die Erforschung der Koppelungsphänomene ist in den letzten Jahren durch die umfangreiche genetisch-zytologische Zusammenarbeit ganz besonders gefördert worden. Ein äußeres Anzeichen für den Erfolg dieser Arbeit ist darin zu erblicken, daß eine bestimmte Eigentümlichkeit der Gattung *Oenothera*, nämlich der sog. Koppelungswechsel, allgemeinere Bedeutung über diese Gattung hinaus gewonnen hat. Damit ist ein umfängliches Forschungsgebiet, dessen Problemgehalt man lange Zeit hindurch lediglich eine ganz begrenzte Sondergeltung zugeschrieben hat, an die *allgemeine* Genetik angeschlossen. Obwohl die Reichweite dieser Verallgemeinerung noch nicht zu übersehen ist, steht doch das Phänomen des Koppelungswechsels im Vordergrund des Interesses, und darum soll es auch hier diesem Teil des Referates zugrunde gelegt werden.

Die Gattung *Oenothera* stand mit dem Erweis der Komplexheterozygotie durch RENNER sozusagen schon am Rande der Koppelungsforschung, wobei freilich das Phänomen des Komplexes zunächst noch

verschiedenartiger Interpretation überlassen blieb. Neben solchen, die einen Anschluß an bisher bekannte Gesetzmäßigkeiten suchten und, wie z. B. SHULL, die Einordnung in das MORGANSche Koppelungsphänomen unternahmen, gab es andere, die die Erscheinung als *casus sui generis* erklärten. Einen etwas schärfer umrissenen Aspekt bekam das Ganze, als RENNER zeigte, daß die jeweils zu einem Komplex verbundenen Einzelfaktoren einerseits durchaus nicht völlig konstant miteinander verbunden sind, daß aber andererseits eine Trennung auch nicht nach so einfachen Proportionen vorkommt, wie es der Faktorenaustausch in MORGANS Grundversuch zuwege bringt. RENNER konnte hier nachweisen, daß *ein Wechsel der Koppelung* vorliegt, je nach der Kombination, in die irgendein Haploidkomplex durch Kreuzung gebracht wird. Die besondere Charakteristik dieses Koppelungswechsels ist noch dadurch gegeben, daß er sich zwischen den äußersten Extremen bewegt, die überhaupt in Frage kommen, zwischen absoluter Bindung und freier Spaltung. Im Laufe des letzten Jahrzehntes der genetischen Forschung hat sich nun eine Interpretationsmöglichkeit an der Hand eines umfangreichen Materials an genetisch-zytologischer Zusammenarbeit finden lassen, die im Jahr 1931 eine entscheidende Förderung erfahren hat.

Den Anstoß zu der hier zu erörternden neueren Auffassung hat die Entdeckung eines merkwürdigen Parallelismus gegeben, der in den neueren Arbeiten von CLELAND, GERHARD, HÅKANSSON, HOEPPNER, LANGENDORFF, OEHLKERS, RENNER und RUDLOFF aufgewiesen wurde, fußend auf den älteren zytologischen Forschungen von GATES und DAVIS. Diese Autoren hatten nämlich zeigen können, daß in der Meiosis der damals häufig untersuchten spontanen Oenotheren der Typus der Diakinese und Metaphase ein zweifacher ist: entweder es finden sich hier 7 Gemini in exakter und normaler Paarung oder es sind nahezu alle Chromosomen in einer langen Kette oder einem Ring miteinander end to end verbunden. Man vermutete schon lange (RENNER [bereits 1917]), daß die besondere Struktur (Komplexheterozygotie) der spontanen Formen mit dieser Kettenbildung irgendwie zusammenhängt. Aufgedeckt wurde dieser Zusammenhang erst, nachdem OEHLKERS 1926 mit der Untersuchung genetisch bekannter Oenotherenbastarde begann und als dann weiterhin von vielen anderen Autoren eine sehr große Anzahl solcher Bastarde und auch spontaner Formen in ihrem zytologischen Verhalten klaggestellt wurde. Als Besonderheit der zytologischen Analyse *der Bastarde* zeigte sich, daß hier nicht nur die extremen Typen: vollständige Bindung aller 14 Chromosomen und 7 freie Bivalente aufzufinden sind, sondern auch alle Übergänge zwischen diesen beiden Typen, wobei freilich die Anordnung für eine bestimmte Komplexkombination eine vollkommen konstante ist. Solche Übergangsformen sind bei den spontanen Formen nicht vorhanden. Weiterhin zeigte

sich, daß mit einer derartigen Anordnung der Chromosomen ein bestimmtes genetisches Verhalten parallel geht. Je größer die Anzahl der freien Gemini ist, desto reicher ist bei bestehender Heterozygotie des betreffenden Bastards die Spaltung in der F_2 ; je ausgedehnter dagegen die Ringe sind, desto geringer ist die Spaltung der F_2 , desto „stabiler“ sind die Komplexe. Diese interessante Parallele ließ sich auch noch in weiteren Einzelheiten verfolgen: die verschiedenen Haploidkomplexe der spontanen Formen zeigen in ihrer gegenseitigen Kombination ganz verschiedenartige Konfiguration der Chromosomen. Mit diesem Wechsel der Konfiguration kann nun aber auch in konstatierbaren Fällen der von RENNER als genetisches Phänomen aufgewiesene Koppelungswechsel einhergehen, d. h. es kann sich in faktoriell faßbarer Form das anzeigen, was oben als Spaltbarkeit bzw. als Stabilität der Komplexe bezeichnet worden war. Das war die grundsätzliche Konstatierung, die nach RENNERS großartigen Entdeckungen in der Folgezeit die Oenotherengenetik auf das stärkste beeinflußt hat.

Weiterhin kam es nun darauf an, ob diese eben dargestellte Parallele zytologischer und genetischer Daten in ihrem ursächlichen Zusammenhang soweit durchsichtig gemacht werden konnte, daß sich darauf eine Theorie aufbauen ließ. Dieser Frage ist ein großer Teil der neueren Oenotherenuntersuchungen gewidmet, und gerade im Jahr 1931 sind wichtige darauf bezügliche Publikationen erschienen.

OEHLKERS formulierte schon 1926 eine Konsequenz, die sich aus dem bis dahin Erkannten ableiten ließ: sofern die Chromosomenketten den Mechanismus der Kohärenz der Komplexe darstellen, ist es zu verstehen, wie sich Heterozygotie und Homozygotie der spontanen Formen mit den dort vorgefundenen zytologischen Typen vereinigt: Die seltenen Homozygoten wie die *Oenothera Hookeri* haben 7 Gemini und die häufigen spontanen Heterozygoten stets umfängliche Ringe. Ist im Laufe der Gattungsgeschichte zufällig einmal Heterozygotie zustande gekommen, so muß sie bei den geminiformierenden Bastarden wieder bis zur Homozygotie zurückspalten, bei den Ketten formierenden dagegen wird sie erhaltenbleiben müssen. Schon nach dieser noch sehr problematischen Einsicht mußte sich das weitere Interesse auf die Frage konzentrieren: Ist die Chromosomenkette im Modus ihrer Chromosomenverteilung während der Meiosis wirklich der oben geforderte Mechanismus zur Herbeiführung der Kohärenz der Komplexe?

CLELAND war es, der vorher und gleichzeitig eine zunächst rein zytologisch fundierte Hypothese entwickelte, die diese Frage zu entscheiden trachtete. Er konnte zeigen, daß die Chromosomen aus der Bindung in der Metaphase in regelmäßiger Zickzackanordnung so auf die gegenüberliegenden Spindelpole verteilt werden, daß die jeweils nebeneinanderliegenden Chromosomen getrennt werden. Unter der Annahme *einer stets gleichbleibenden Anordnung der Chromosomen in den*

Ketten müssen dabei stets die zusammengehörigen Sätze in den Tochterkernen, also den Gonen der Reduktionsteilung, reproduziert werden¹. Für diese grundsätzliche Voraussetzung der stets gleichbleibenden Anordnung der Chromosomen in Ringen ist aber leider nur ein Wahrscheinlichkeitsbeweis zu erbringen: CLELAND hat für die *Oe. muricata* berechnet, daß bei völlig *regelloser* Anordnung der Chromosomen im Ring nur *eine* Pollenmutterzelle unter 1717 die geforderte Trennung der väterlichen und mütterlichen Anlagen nach dem Komplexschema durchführt. Dementsprechend müßte eine ungeheure Anzahl von sterilen Gonen vorhanden sein, was für den Fall der *Oe. muricata* jedenfalls nicht zutrifft. So nimmt er an, daß die Chromosomen stets in der gleichen Anordnung in der Kette liegen; die homologen paarweise gebunden hintereinander. Gerade für diese letzte Annahme ist aber — so wahrscheinlich sie auch sein mag — ein zytologischer Beweis nicht erreichbar: in der Biennis-Gruppe der Gattung *Oenothera* sind während der Meiosis unter den Chromosomen keine ausreichend faßbaren morphologischen Eigentümlichkeiten vorhanden, die eine Unterscheidung der einzelnen Paare garantierte.

Darum muß nach anderen Beweisen gesucht werden. Solche könnte man erreichen, wenn sich zeigen ließe, daß die Anzahl der möglichen freien Spaltungen höchstens ebenso groß ist wie die der freien Gemini, bzw. der freien Chromosomengruppen; denn nach den zytologischen Befunden CLELANDS ist es durchaus denkbar, daß zwei Vierergruppen in ihren gegenseitigen Beziehungen sich ebenso verhalten wie zwei Gemini. Der hier geforderte Nachweis ließe sich am einfachsten bei denjenigen Biotypen führen, die mit möglichst wenigen Kombinationsmöglichkeiten ausgestattet sind. Dabei stellt sich dann freilich heraus, daß die Beziehung leider nicht eine so einfache ist, als man erwarten sollte. Es kommt vor, daß eine Spaltung nach einer größeren Anzahl von Faktoren stattfindet, als freie Kombinationsmöglichkeiten vorhanden sind. Diese Abweichungen sind zwar niemals sehr zahlreich, sie beziehen sich zudem meist nur auf ganz bestimmte Faktoren, ganz besonders auf diejenigen, die die Blütengröße bei *Oenothera* bestimmen. So fragt es sich, ob diesen Abweichungen grundsätzlicher Charakter zuzuerkennen ist. Ist keine andere Erklärung zu finden, als daß auch aus den Chromosomenverkettungen heraus die Verteilung der einzelnen Chromosomen nach dem Zufall erfolgt, dann ist CLELANDS Theorie in der Wurzel unmöglich gemacht. Und nur so lange die Hoffnung aufrechterhalten werden kann, daß eine andere Interpretation der oben genannten Befunde möglich ist, kann CLELANDS Theorie ernsthaft diskutiert werden.

¹ Der Umfang der Regelmäßigkeit dieser Zickzackanordnung ist statistisch einigermaßen erfaßt, die Abweichungen sind gering, sie steigern sich jedoch etwas mit der Größe der Chromosomenringe.

Tatsächlich sind noch andere Gründe dafür vorhanden, die den Blütengrößefaktoren eine genetische Sonderstellung zuzuschreiben scheinen. Ebenso verhält es sich mit dem Faktor, der den Krüppelwuchs bedingt und der in der Verbindung *Oenothera* (*suaveolens* × *Lamarckiana*) *albivelutina* anscheinend von der Komplexspaltung unabhängig ist. SCHWEMMLE hat 1932 gerade dieser Spaltung ein größeres Gewicht beigelegt als nach der Meinung des Referenten notwendig ist. Aller Wahrscheinlichkeit nach handelt es sich hier um ein Merkmal, das stärkstem Dominanzwechsel unterworfen ist. SCHWEMMLE nennt in seinem Referat noch einige andere Faktoren, die sich ebenfalls abweichend verhalten. Es bleibt abzuwarten, ob auch für diese ein Sonderverhalten gefunden werden kann oder ob sie als Widersacher gegen die CLELANDSche Theorie gewertet werden müssen.

SCHWEMMLES (2) Vortrag ist nun außer seiner treffsicheren Kritik noch in anderer Weise von besonderer Bedeutung; es wird darin in umfangreicherer Weise als bisher über eigene langjährige Versuche mit den *Euoenotheren* berichtet. Dabei zeigt sich, daß die zytologische Parallele, auf die SCHWEMMLE (1) schon früher hingewiesen hat, eine vollkommene ist: zytologisch findet sich bei den spontanen Formen eine ausgesprochene Kettenbildung von 14 verketteten Chromosomen, und bei den artifiziellen Verbindungen die verschiedensten Zwischenzustände. Der genetische Parallelvorgang ist mit derselben Präzision erweislich: es findet sich bei allen drei daraufhin untersuchten Formen eine ausgesprochene Komplexheterozygotie. Diese war anfänglich etwas schwer in ihrer spezifischen Struktur zu erkennen, doch haben sich die beeinflussenden Momente: ungewöhnlich weitreichende Plasmawirkung und zygotische Letalität, inzwischen aufdecken lassen. Weiterhin findet sich bei den *Euoenotheren* ein ausgesprochener Koppelungswechsel: in bestimmten Komplexzusammensetzungen findet sich lediglich eine Spaltung nach den Komplexen, in anderen, z. B. einer solchen zwischen zwei Komplexen aus der *Oe. Berteriana* und *mollissima*, ist aber auch eine Spaltung nach vier unabhängigen Gruppen festgestellt worden.

Dazu ist nun, ebenfalls 1931 genauer dargestellt, ein weiterer Fall gekommen, der über die Gattung *Oenothera* hinausreicht und darum besonders wichtig ist. HAMMERLUND fand bei genetischen Untersuchungen in der Gattung *Pisum* ausgesprochenen Koppelungswechsel; kreuzte er eine Linie (F), die die beiden Faktoren für violette Blüten (A) und für grüne Hülsen (Gp) besitzt, mit der doppelrezessiven Form, so gab es in der F_2 eine normale bifaktorielle Spaltung. Wurde aber eine andere Linie verwendet (K), ebenfalls als doppelrezessiver Partner, so blieben die beiden Faktoren miteinander gekoppelt und die betreffenden Bastarde waren semisteril (in BELLINGS Ausdrucksweise), d. h. 50% aller Pollenkörner und Eizellen schlugen fehl. Die zytologische Untersuchung von HÅKANSSON förderte nun das Ergebnis zutage, daß

die Ausgangslinien F und K beide 7 Gemini in der Diakinese besitzen, daß aber der Bastard, der die Koppelung aufweist, einen Ring aus 4 Chromosomen besitzt und daneben dann 5 Gemini. Damit ist ein *vollständiger* Parallelfall zu *Oenothera* in der Gattung *Pisum* aufgedeckt worden, und es besteht die Aussicht, die bisher noch unvollständigen Fälle, also diejenigen Gruppen, bei denen nur eine der beiden Erscheinungen, Koppelungswechsel oder Chromosomenbindung festgestellt worden ist, auch noch hier einzuordnen. Ganz besonders das zweite Phänomen ist in den letzten Jahren in zahlreichen Gattungen bemerkt: *Datura*, *Tradescantia*, *Rumex*, *Zea* zeigen mindestens unter bestimmten Bedingungen gebundene Chromosomen.

Es sind vor allem amerikanische Forscher, die sich neuerdings mit der Frage nach dem Zustandekommen der zytologischen Basis des Koppelungswechsels beschäftigt haben. Nun wäre dieses Problem in noch höherem Maße als die bisher erörterten ein rein zytologisches, wenn nicht wiederum aus dem zugrunde liegenden zytologischen Prozeß ganz bestimmte genetische Konsequenzen zu erwarten wären. So ist es unumgänglich, auch dieses hier wenigstens kurz zu erörtern.

Die Theorie der Chromosomenbindung, die hier zu entwickeln ist, hat ihre Grundlage in der Annahme, daß eine Paarung der Chromosomen in der Diakinese, überhaupt in der Meiosis, davon abhängt, daß die beiden einander konjugierten Enden eines Chromosoms homolog sind. Die Theorie des Crossing over hat die weitere Annahme gemacht, derartige homologe Enden eines Chromosomenpaares könnten ausgetauscht werden. Durch einen solchen Austausch kann aber die Bindung eines Paares selbstverständlich in keiner Weise beeinflußt werden, sondern das wäre nur dann möglich, wenn ein Austausch nicht nur zwischen homologen, sondern auch zwischen nichthomologen Chromosomen zustande kommen kann. Dann müßten die beiden Enden eines Chromosomes auf verschiedene antagonistische Chromosomen verteilt werden und damit eine Bindung verschiedener Teile von mehreren Chromosomen herbeiführen. Das einfachste Beispiel für diese Verhältnisse stellt der *Pisum*-fall HÅKANSSONS dar. Die normale Paarung der Chromosomen in den Ausgangslinien wird durch die Homologie ihrer Chromosomenenden erzielt. Tritt nun an irgendeiner Stelle ein Austausch von Chromosomenenden unter nichthomologen Chromosomen ein, so wird an der Paarung nichts geändert, sofern der Austausch in den *beiden* Genomen einer diploiden Spezies erfolgt. Anders wird aber das Bild, wenn man es in einer Bastardkombination mit zwei verschiedenen Genomen zu tun hat. Dann muß beim Zusammenstellen eines normalen mit einem einfach ausgetauschten Genom ein Viererring entstehen. Es vereinigen sich in der Diakinese jeweils die homologen Enden der Chromosomen ohne Rücksicht darauf, auf welchem Chromosom sie sich befinden. Besonders bedeutungsvoll ist, was hier freilich nur

andeutungsweise gesagt werden kann, daß ein derartiger Austausch bei *Zea Mays*, deren Chromosomen auch in der Meiosis morphologisch faßbare Unterschiede aufweisen, direkt hat beobachtet werden können. Bei *Oenothera* ist das, wie schon oben gesagt, leider unmöglich. Wurde nun dieser Viererring bei *Pisum* in seinem Verhalten weiter verfolgt, so ließ sich zeigen, daß in der Hälfte der Fälle in der Anaphase eine Zickzackanordnung der Chromosomen zustande kam wie bei *Oenothera*, so daß die benachbarten Chromosomen verschiedenen Polen zustreben. In der anderen Hälfte der Fälle dagegen wandern die benachbarten Chromosomen dem gleichen Pol zu. Im ersten Fall erfolgt eine Verteilung der Teilstücke so, daß in jedem Tochterkern diese homologen vorkommen. Im anderen Fall ist die Verteilung so, daß in dem einen Tochterkern gewisse Enden doppelt vorhanden sind, andere dagegen fehlen, wodurch die betreffende Gene ihre Lebensfähigkeit einbüßt. So liefern die bei *Pisum* und bei *Zea* beobachteten Austauschvorgänge die Basis für eine Erklärung der Ringbildung und der Semisterilität.

Diese Vorstellung des „segmental interchange“ ist nun auch auf *Oenothera* übertragen worden, worüber im Berichtsjahr mehrere Arbeiten erschienen. Sie basieren alle auf den ersten Publikationen einerseits von DARLINGTON und zum anderen vor allem auf denen von BLAKESLEE und CLELAND, die in einen Gedankenaustausch über *Datura* und *Oenothera* eingetreten sind. Die ursprüngliche Grundlage bilden die Vorstellungen BELLINGS, die er bei der Bearbeitung der Zytologie von *Datura* gewann.

Drei Voraussetzungen sind für eine Übertragung auf *Oenothera* notwendig:

1. Die in der Meiosis gepaarten Chromosomen sind *völlig* homolog; diejenigen dagegen, die größere oder kleinere Ringe bilden, sind nur zu einem Teil homolog.
2. Die homologen Regionen der Chromosomen sind diejenigen, die eine Anziehung aufeinander ausüben und so die Paare und Ringe formieren, je nachdem ob die homologen Enden auf einem Partnerchromosom oder auf mehreren zu finden sind.
3. Eine vollständige Zusammenstellung der Chromosomenenden ist für eine lebensfähige Zygote notwendig; sie ist niemals lebensfähig, wenn sie drei Enden von einem Typus und eine vom anderen enthält. Möglich allein ist ein Zuviel, nie aber ein Zuwenig.

Um nun auf Grund dieser Voraussetzungen die reale Chromosomenkonfiguration zu erklären, wie sie bei *Oenothera* gegeben ist, muß noch ein fester Punkt gesucht werden, irgendeine Form, die in ihrer Anordnung bekannt ist oder als bekannt vorausgesetzt wird. Es liegt nahe, die *Oenothera Hookeri* dazu zu wählen; sie ist die einzige völlig homozygotische, isogame und mit vollkommener Paarung versehene spontane

Form. RENNER schreibt ihr nur einen Komplex, ^hHookeri, zu. Dieser Komplex wird als Ausgangsformel der weiteren Ableitung angesehen, er möge das einfachste ungeänderte Genom darstellen, und alle anderen werden nun als seine Abkömmlinge abgeleitet. Selbstverständlich bedeutet diese Ableitung zunächst nur die *rechnerische* Grundlage; über die Abstammung der einzelnen Formen soll nichts ausgesagt werden. Dieses einfache Ausgangsgenom muß nun jeweils für ein einzelnes Chromosom mit zwei Zahlen bezeichnet werden: 1,2, 3,4, 5,6, 7,8, 9,10, 11,12, 13,14. Um nun zunächst in der zytologischen Analyse zu bleiben, so werden vorerst diejenigen Komplexe herausgesucht, die mit ^hHookeri nur *einen Viererring* bilden. Solche sind: flavens aus der Oe. suaveolens und velans aus der Oe. Lamarckiana. Würden nun flavens und velans unter sich gleichartig konstituiert sein, so müßten sie miteinander kombiniert Gemini ergeben, wenn auch mit ^hHookeri einen Viererring. Das ist nicht der Fall, vielmehr ergibt flavens und velans zusammen zwei Viererringe und nur drei freie Paare. Nimmt man an, daß flavens aus ^hHookeri durch einen einfachen Austausch abweicht, so kann velans diesen Austausch nicht auch haben, sondern muß in einem *anderen* von ^hHookeri abweichen; nur so kann ein doppelter Viererring mit flavens zustande kommen. Damit ist der methodische Weg der Überlegung schon angedeutet und zugleich der erste Prüfstein für die Richtigkeit der Grundlagen gegeben: nur unter der Voraussetzung, daß die Grundvorstellung zutrifft, ist es überhaupt möglich, daß sich die Reaktionen der Komplexe faktisch in ihrer Konfiguration im einzelnen ausrechnen lassen. Sowohl CLELAND und BLAKESLEE als auch EMERSON und STURTEVANT zeigen in umfangreichen Ausführungen, daß die Einordnung aller bisher bekanntgewordenen Komplexe der Biennisgruppe unter diesem Gesichtspunkt durchaus möglich ist. Auf Grund dieser Übereinstimmung kann man nun auch den Versuch machen, die chromosomale Konfiguration noch nicht realisierter Komplexverbindungen vorherzusagen. Das Zutreffen solcher Prophezeiungen wird die Richtigkeit der Grundlagen noch stärker unterstreichen.

Dieser morphologischen Analyse der Komplexe ist die genetische zu unterlegen. Diese kann freilich nicht so umfangreich ausfallen wie die Konfigurationsanalyse, was mit der Schwierigkeit genetisch-faktorieller Untersuchungen bei *Oenothera* zusammenhängt. Noch geringer ist darum die Anzahl der Faktoren, deren charakteristischer Koppelungswechsel *sicher* bestimmt ist. Die reichhaltigsten und genauesten Analysen ergeben die Arbeiten RENNERS. — Im übrigen wird bei der Identifizierung des Ortes der Faktoren prinzipiell ebenso verfahren wie bei der morphologischen Anordnung der Chromosomenenden. So ließen sich — wie die neueren Arbeiten zeigen — alle bisher genauer bekannten Einzelfaktoren bei *Oenothera* in das System einordnen.

Damit ergeben sich im Zusammenhang mit der morphologischen Analyse ebenfalls wieder die Möglichkeiten von Vorhersagungen über das gegenseitige Verhalten der einzelnen Faktoren, deren Erweis eine sichere Entscheidung für die ganze Theorie darstellt. Es ist zu hoffen, daß schon der reiche Schatz genetischer Erfahrungen, die RENNER im Laufe der Jahre an *Oenothera* gewonnen hat, in der Lage sein wird, diese interessante und weitreichende Theorie zu erweisen oder zu verwerfen.

Im Zusammenhang mit diesen Befunden sind noch eine ganze Reihe sonstiger interessanter Tatsachen aufgedeckt worden, die wir aber hier mit Rücksicht auf den Raum nicht in extenso darstellen können. Einmal handelt es sich um weitere entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Oenothera*, wie diejenigen von RUDLOFF über die Polarisierung der Reduktionsteilung, und zum anderen um zytologisch-genetische über den nunmehr aktuell gewordenen Zusammenhang von „segmental interchange“ und „Crossing over“. Hier gehen die Untersuchungen von H. B. CREIGHTON und BARBARA McCLINTOCK an *Zea* Mais voran, und solche von EMERSON über *Oenothera* folgen nach.

II. Plasmaforschung.

Die Bedeutung des Plasmas bei der Vererbung ist in den letzten Jahren häufig diskutiert, und es steht nach dem Ergebnis einer großen Anzahl von Arbeiten jedenfalls fest, daß das Plasma nicht als *bloßes* Substrat angesehen werden darf, sondern daß ihm bestimmender Einfluß auf die Vererbung zuzuschreiben ist. Die Art und Weise, wie das Plasma in den Erbgang eingreift, ist noch umstritten; es steht zu vermuten, daß sie nicht in allen Fällen gleichartig sein wird. Zwei Grenzfälle lassen sich jetzt schon scharf erkennen, zwischen denen sich wohl Übergangszustände mannigfaltiger Art werden aufweisen lassen. Auf der einen Seite zeigt sich das Plasma als selbständiges genetisches Element, das auf das Erbverhalten einer Kreuzung einen spezifischen Einfluß hat, VON WETTSTEIN bezeichnete die Gesamtheit der selbständigen genetischen Elemente des Plasmas als *Plasmon*. Zum anderen scheint das „Kernmonopol der Vererbung“ aufrechterhalten zu bleiben und ein bloß modifizierender Einfluß des Plasmas vorhanden zu sein, das seinen Einfluß auf den Erbgang letzten Endes dem Kern des Mutterorganismus verdankt und dessen Auswirkung als bloße Nachwirkung wenige Generationen hindurch weitergibt. In Verallgemeinerung dieser Auffassung identifiziert JOLLOS alle plasmatischen Differenzen, die sich — meist im Experiment der Speziesbastardierung — in Form voneinander abweichender Gegenkreuzungen kenntlich machen, mit den experimentell induzierten *Dauermodifikationen*. Über die Frage, wieweit eine solche Verallgemeinerung möglich ist oder wieweit ein genetisch unabhängiges Plasmon wirklich

vorhanden ist, wird heute die intensivste Diskussion geführt. Besonders erschwert wird die Auseinandersetzung dadurch, daß die Generationsdauer eine Rolle spielt, während der der Einfluß des betreffenden genetischen Elementes angehalten haben muß, um als konstant zu gelten. Dabei besteht die Gefahr willkürlicher Verschiebung der Diskussionsbasis; denn es ist selbstverständlich möglich, jede beliebige Generationsdauer als unzulänglich zu erklären. Wir werden die neueren experimentellen Befunde für beide Auffassungen kurz darstellen.

Zum Konstanzbeweis sei kurz auf eine Arbeit von WETTSTEINS zurückgegriffen, die zwar am Rande des Berichtsjahres liegt, die aber in ihrer dreifachen Versuchsanstellung ganz eindeutig das eine der beiden Extreme klarstellt. In der Verbindung *Physcomitrium piriforme* × *Funaria hygrometrica* ist der Einfluß des mütterlichen Plasmas auf das Vatergenom so stark, daß väterliche oder väterähnliche Typen in der F_2 entweder gar nicht lebensfähig oder hochgradig steril sind. Drei Wege wurden eingeschlagen, um zu prüfen, ob diese plasmatische Differenz der beiden Spezies bei längerer Einwirkungsdauer vom Genom ausgeglichen werden kann: es wurden Selektionen nach väterähnlichen Typen vorgenommen, sie erwiesen sich stets wieder von neuem als unmöglich, weil völlig steril. Zum anderen wurde das mütterliche Plasmon von *Physcomitrium* in einer Kombination des Regenerations- und Kreuzungsverfahrens einer möglichst großen Anzahl von *Funaria*-genomen möglichst lange Zeit hindurch ausgesetzt. Ein Erfolg im Sinne einer Veränderung nach dem väterlichen Typus ist auch bei 6—7 jähriger Einwirkung von 1—3 *Funaria*genomen auf das *Physcomitrium*plasma nicht zu erkennen gewesen. Den dritten Weg stellt das immer erneute Einkreuzen von frischen *Funaria*genomen in die aus den Kreuzungen entstehenden mutterähnlichen Pflanzen dar, ein Versuch, der in 6 aufeinanderfolgenden Generationen ohne Erfolg vorgenommen wurde. Damit ist wohl die Konstanz und Unabhängigkeit der hier gegebenen plasmatischen Einflüsse im genetischen Sinne unbezweifelbar.

Die einzige Veränderung, die sich konstatieren ließ, weist auf ein neues bisher unbekanntes Phänomen hin. VON WETTSTEIN konstatierte, daß sich die Spaltbarkeit ändert, sofern mit zunehmender Anzahl von Generationen (nicht mit zunehmender Dauer des Zusammenlebens!) die mütterlichen und väterlichen Genome in erhöhtem Maße zusammenbleiben, so daß zuletzt anscheinend nur noch vollständige *Physcomitrium*- und *Funaria*genome wieder herauspalten. Wie auch immer dieses Phänomen erklärt werden mag, soviel ist jedenfalls sicher, daß es sich hier um keinerlei Veränderung des Plasmas im „Sinne des väterlichen Genomes“ handeln kann. Diese Befunde bestätigen aufs beste die älteren, die RENNER an *Oenothera* erhielt, und sind eine eindeutige Illustration für ein Plasmon als ein unabhängiges und konstantes genetisches Element.

Als einen extremen Fall der Bedeutung des Plasmas als inkonstanter Nachwirkung interpretiert HONING 1931 seine Befunde bei seinen Kreuzungen zwischen Tabakrassen mit verschieden starker Lichtempfindlichkeit der Samen. Kreuzte er die lichtindifferente Rasse Delft mit der lichtempfindlichen Rasse Wageningen, so keimen bei der Kreuzung $W \times D$ 16,4% ohne Licht, bei der Kreuzung $D \times W$ dagegen 81,3%. Dieser starke Unterschied in dem Verhalten der Gegenkreuzungen findet sich auch in der F_2 noch wieder, jedoch keineswegs mehr in dem Maße als es noch in der F_1 der Fall gewesen ist. Die Differenz von 65% wird auf eine solche von nur 10—15% herunterreguliert. Hier soll die Plasmawirkung schon in einer Generation so weitgehend abgeklungen, wenn auch noch nicht völlig ausgeglichen sein. Dem Referenten erscheint der ganze — freilich sehr interessante — Befund dieser so sehr verschiedenen Gegenkreuzungen in seinem ursächlichen Zusammenhang noch viel zu undurchsichtig, als daß der Schluß des Verfassers schon als gesichert angesehen werden dürfte. Samen sind so ungemein komplexe Gebilde, daß sehr zu befürchten ist, es seien noch irgendwelche Fehlerquellen übersehen, z. B. die Reifungsbedingungen, die die Lichtempfindlichkeit weitgehend beeinflussen!

Eine sehr genaue, auf jahrelangen Versuchen basierende Analyse der Pollensterilität bei *Epilobium*-Kreuzungen und ihre Abhängigkeit vom Plasmon hat MICHAELIS in zwei vorläufigen Mitteilungen gegeben. Es handelt sich um die reziproke Verschiedenheit bei der Kreuzung zwischen *E. hirsutum* und *E. luteum*. Ist *E. hirsutum* Mutter, so ist der Bastard weitgehend pollensteril, sonst aufrecht, pyramidenförmig, schmalblättrig und kleinblütig. Ist *E. luteum* Mutter, so ist der gesamte Habitus geändert, der Wuchs ist niederliegend, die Blätter breit und große auffällige Blüten mit fertilem Pollen sind vorhanden. Um die Wirkung des Genoms und Plasmons gegeneinander abzugrenzen, wurden diese Bastarde durch mehrere Jahre ständig mit den entsprechenden Vätern rückgekreuzt. Das gelang aber auf die Dauer nur mit dem Bastard, der das Luteumplasma besaß. Das Luteumgenom im Hirsutumplasma geht schon in der dritten Generation zugrunde. Die Kombinationen im Luteumplasma ließen sich dagegen durch 6 Generationen weiterziehen und waren dann von normalen Hirsutumpflanzen kaum mehr zu unterscheiden.

Im Laufe dieser Generationsfolgen wird nun die plasmatische Beingtheit der Pollensterilität eingehend studiert. Diese Pollensterilität nimmt nämlich im Laufe der hier beschriebenen Rückkreuzungsgenerationen dauernd zu. Ferner ist charakteristisch, daß die einzelnen Individuen innerhalb einer solchen Generation sehr starke Fertilitätsdifferenzen untereinander aufweisen: es sind fast völlig sterile vorhanden, daneben andere mit allen Pollenprozenten bis zu nahezu völlig fertilen. Die Differenzen werden mit den Plasmaverschiedenheiten erklärt, die

im Laufe der Rückkreuzungsgenerationen durch die Pollenschläuche der jeweiligen Zygote zugeführt worden sind. Besonders charakteristisch dafür, daß diese Interpretation zutrifft, ist das Auftreten von Individuen, die hinsichtlich der Pollensterilität „gescheckt“ sind, d. h. fertile und sterile Blüten nebeneinander haben.

Für die weitere Analyse sind Rückkreuzungen mit den reinen Elternformen notwendig. Wird normales Hirsutum als Mutter verwendet, so kommt eine vollfertile Pflanze zustande. Wird Luteum als Vater verwendet, so kommt ein Typus zustande, der dem ursprünglichen Bastard wieder gleicht und auch die Ausgangsfertilität wieder aufweist, ganz gleich, ob zu dieser Rückkreuzung ein stark fertiles oder steriles Individuum herangezogen wurde. Damit charakterisieren sich die Genome der letzten Generation als nahezu reine Hirsutumgenome, und man kann nun die Frage prüfen, wieweit das Plasma im Laufe der 6 Generationen verändert worden ist. Eine solche Veränderung zeigt sich in der Tat in dem Vergleich der beiden Bastarde, der Ausgangs- F_1 und dem aus der Rückkreuzung der Endgeneration mit Luteum als Vater. Beide enthalten die Genomkombination: $h \times l$ und als Plasma l. Eine Verschiedenheit besteht nur insofern, als das eine Luteumplasma durch Zusammenleben mit dem Genom von Hirsutum verändert sein könnte. Der Vergleich zeigt, daß eine solche Veränderung in der Tat eingetreten ist: der aus der Rückkreuzung gewonnene Bastard ist steriler wie der andere, und die Kronblattgröße seiner Blüten hat nachweislich abgenommen.

Ist nun danach die ganze Plasmawirkung als reine Nachwirkung des Genomeinflusses aufzufassen und als Dauermodifikation im Sinne JOLLOS? Daß eine Beeinflussung im Sinne des Genomes vorliegt, ist zweifellos; dieser Einfluß bringt aber nur einen winzigen Ausschlag im Laufe der 6 Generationen zuwege, der in dem fraglichen Bastard selber — der 6. Generation — noch gar nicht in Erscheinung tritt, geschweige denn einen Ausgleich der ursprünglichen Plasmadifferenzen hervorgerufen hätte, wie das auch in den extremsten Fällen induzierter Dauermodifikationen doch in derselben Generationsdauer der Fall ist. Und dann bleibt immer noch die Möglichkeit, daß die geringe Verwischung der Differenzen von aufgenommenem Pollenplasma herrührt. Daß die Wirkung des Plasmas modifikabel ist, hatten ja schon früher LEHMANN und SCHWEMMLE erwiesen, aber auch da ist der Erfolg der Umstimmung nur ein relativ geringer. LEHMANN hat sich freilich neuerdings auf der Generalversammlung der Deutschen Botanischen Gesellschaft recht ausdrücklich für die Vorstellung bloßer Nachwirkung kariotischer Anlagen im Plasma ausgesprochen. Da aber die neuen Befunde an seinen Epilobiumkreuzungen, auf die er seine Meinung stützt, erst später in ausführlicher Form erscheinen werden, so muß das Referat hierüber noch zurückgestellt werden.

Des weiteren soll kurz dargestellt werden, was im übrigen noch an Einzelheiten der Plasmavererbung erkannt worden ist, ohne daß besonders auf das Moment der Veränderung Rücksicht genommen zu werden braucht. SCHWEMMLE sowohl als auch SIRKS berichten übereinstimmend, daß sich unter Umständen die letale Wirkung eines bestimmten Plasmas an ganz bestimmte Gen-Kombinationen knüpft, ohne daß innerhalb dieser Gen-Zusammenstellung ein ausgesprochener Letalfaktor vorhanden sein müßte. So lassen sich bei den *Euoenotheren* die beiden Komplexe ♀ und ♂ aus der *Oe. odorata* im Plasma der *Oe. Berteriana* homozygotisch verwirklichen, was im *Odorataplasma* ausgeschlossen ist. Durch Kreuzung dieser beiden Homozygoten ist es möglich, eine *Oe. odorata* im *Berterianaplasma* aufzubauen; deren Vergleich mit der normalen *Odorata* zeigt, daß die Differenzen in der Größe der Blumenkrone und der Länge der Kelchröhre plasmatisch bedingt sind.

SIRKS arbeitete mit den beiden Subspezies von *Vicia Faba*: *Vicia Faba major* und *Vicia Faba minor*. Innerhalb der Kombination dieser beiden Formen isolierte er eine größere Anzahl normaler Erbfaktoren, unter ihnen eine Koppelungsgruppe aus 7 Einzelfaktoren. Die dominanten Anteile dieser Gruppe stammen aus dem Genom der *Vicia Faba major*, und die rezessiven aus dem *minor*-Genom. Das Chromosom jedoch, das die dominanten Gene trägt, wirkt im homozygotischen Zustand im *Minorplasma* auf die ganze Kombination letal, ohne daß ein ausgesprochener Letalfaktor vorhanden wäre. HONING machte bei seinen Cannakreuzungen die interessante Beobachtung, daß das Plasma in einer bestimmten Form für gewisse Faktorenkombinationen zwar nicht ausgesprochen letal wirkt, sondern nur die Gonenselektion in einer bestimmten Richtung beeinflußt.

Bezüglich der Geschlechtsvererbung und der dort schon von CORRENS vermuteten Wirkung der Plasmas sei auf eine Arbeit von KUHN verwiesen. Der experimentelle Ausgangspunkt ist eine Wiederholung des so berühmt gewordenen Grundversuches von CORRENS, nämlich der Artbastardierung unter Formen mit verschiedenem Geschlechtstypus. KUHN kreuzte Arten aus der Gattung *Thalictrum*, darunter eine Reihe von Bastarden zwischen dem Weibchen des diözischen *Thalictrum Fendleri* und den 3 gemischt-geschlechtigen Arten *Thalictrum foetidum*, *Thalictrum Delavayi* und *Thalictrum aquilegifolium*. Alle erzielten Bastarde sind zwitterig mit einer starken Verschiebung nach der männlichen Seite, die sich in einer Reduktion der Karpellzahl des Gynäzeums ausdrückt. Der Verfasser führt aus, daß das Überwiegen der Männlichkeit bei vorhandener Epistasie der Diözie nur dann zu erklären ist, wenn im Plasma des Weibchens ein Männlichkeit bewirkender Faktor vorhanden ist. Diese Vorstellung ist nur möglich auf Grund der Annahme eines unabhängigen Plasmons im Sinne von WETTSTEINS. Sie

wird für diesen Fall schwer beweisbar sein, da die reziproken Kreuzungen samt und sonders fehlschlagen.

Die Buntblättrigkeit bzw. die Weißkrankheit ist eine derjenigen Eigentümlichkeiten gewesen, die Plasmavererbung mit als erste demonstriert haben, vor allem von CORRENS in umfangreicher Weise bearbeitet. Auch hier liegen neuere Arbeiten vor. K. L. NOACK beschäftigt sich mit 2 neuen Versuchsobjekten: mit *Borago officinalis* und mit Speziestbastarden von *Hypericum*. Die Panaschüre bei *Borago officinalis* wird von beiden Eltern an die Nachkommenschaft weitergegeben, doch lassen sich keinerlei feste Zahlenverhältnisse finden. Daß die nicht mendelnde Panaschüre unter Mitwirkung des Plasmas vererbt wird, ist häufig gezeigt worden, und daß insbesondere auch das Pollenschlauchplasma dazu imstande ist, hat RENNER an Oenotheren demonstriert. Problematisch ist nur, ob es sich bei dieser Übertragung durch das Plasma um eine Übertragung erkrankter Plastiden mit nachfolgender Entmischung im Phänotypus handelt oder ob krankes Protoplasma übertragen wird und auf irgendeine andere Weise, wie NOACK sich ausdrückt, „durch stoffwechselphysiologische Störung“, im Laufe der individuellen Entwicklungsgeschichte über „krank“ oder „gesund“ der einzelnen Plastiden entscheidet. NOACK hat sich schon früher der Auffassung von CORRENS angeschlossen, der eingehend die Unmöglichkeit der Entmischungstheorie dargelegt hat.

Gerade für diese Frage von besonderer Bedeutung sind die *Hypericum*-Kreuzungen, bei denen offenbar im Fall der Kreuzung *Hypericum acutum* × *montanum* im Zusammenwirken von Genom und Plasmon die Panaschüre entsteht, und zwar in beiden Gegenkreuzungen. Daß dem Plasma ein bestimmender Anteil dabei zukommt, ist daraus zu entnehmen, daß sich in der Art der Panaschüre der beiden Gegenkreuzungen Differenzen feststellen lassen. Wenn *Akutum* Mutter ist, sind die Keimlinge scharf grün-weiß gescheckt, wenn *Montanum* Mutter ist, sind die Keimlinge verwaschen buntfarbig. Besonders merkwürdig ist das phänotypische Verhalten. Bei beiden reziproken Kreuzungen ist folgender Wechsel zu beobachten: nach der Bildung weniger erster Blätter verschwindet die Panaschüre, sie tritt dann wieder nach Bildung einiger grüner Blätter bei beiden in verwaschen buntem Typus auf, um dann wieder zu verschwinden. Zuletzt erscheint sie an Kelchblättern und Bracteen. Dieser eigenartige Wechsel ist vorläufig nicht erklärbar, jedenfalls aber mit der Entmischungstheorie unvereinbar.

CORRENS beschäftigt sich in einer neueren Arbeit mit der Theorie DEMERECs, wonach die Buntblättrigkeit durch die Massenmutation mendelnder Gene zustande kommen soll, wie das DEMEREC in eigenen Versuchen für bestimmte Zustände der Farbstoffverteilung in Blüten hat zeigen können. Wenn DEMERECs Auffassung zutreffen würde, so

müßte aus der F_2 aus männlich grün \times bunt oder weiß, nach Selbstbestäubung grün wieder herauspalten. Das ist aber nicht der Fall, wie CORRENS an neueren Versuchen bei *Stellaria media* status *albomaculatus* ausführt. Endlich berichtet CORRENS über ein buntes *Hypericum perforatum* status *paralbomaculatus*. Hier wird die Buntheit durch Pollen und Eizellen übertragen, ist aber trotzdem nicht mendelnd, hat also wohl plasmatischen Ursprung.

Literatur.

- BRITTINGHAM, W. H.: Amer. Naturalist **65**, 121—133 (1931).
- CLELAND, R. E.: Proc. nat. Acad. Sci. **17**, 437—440 (1931). — CLELAND, R. E., u. A. F. BLAKESLEE: (1) Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **16**, 183—189 (1930). — (2) Cytologia **2**, 175—233 (1931). — CLELAND, R. E., u. F. OEHLKERS: (1) Amer. Naturalist **63**, 497—510 (1929). — (2) Jb. Bot. **73**, 1—124 (1930). — MC. CLINTOCK, BARB.: Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **17**, 485—491 (1931). — COOPER, D. C., u. R. A. BRINK: Ebenda **17**, 334—338 (1931). — CORRENS, C.: (1) Z. Abstammgslehre **59**, 274 bis 280 (1931). — (2) Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Phys.-math. Kl. **11**, 1—31 d. S. (1931).
- DARLINGTON, C. D.: (1) J. Genet. **20**, 345—363 (1929). — (2) Nature May **17** (1930). — DEMEREC, M.: J. Genet. **24**, Nr 2, 179—193 (1931). — DOBZHANSKY, TH.: Amer. Naturalist **65**, 214—232 (1931).
- EMERSON, STERLING: (1) Z. Abstammgslehre **59**, H. 4, 381—394 (1931). — (2) Genetics **16**, 325—348 (1931). — EMERSON, STERLING, u. A. H. STURTEVANT: Z. Abstammgslehre **59**, H. 4, 395—419 (1931).
- GATES, R. R.: Amer. Naturalist **65**, 97—120 (1931).
- HÅKANSSON, A.: (1) Hereditas (Lund) **12** (1929). — (2) Ebenda **15**, 17—61 (1931). — (3) Ebenda **16** (1932). — HAMERLUND, C.: (1) Ebenda **4** (1923). — (2) Mitt. Ebenda **10** (1927/28). — (3) Mitt. Ebenda **12** (1929). — HAMERLUND, C., u. A. HÅKANSSON: Ebenda **14** (1930). — HONING, I. A.: (1) Genetica **12**, 441—468 (1930). — (2) Ber. 9. Jahresvers. Dtsch. Ges. Vererbwiss. München **1931**.
- KUHN, E.: Biol. Zbl. **50**, H. 2 (1930).
- LEHMANN, E.: Ber. dtsh. bot. Ges. **49**, 1. Generalversammlungsh. (1931), S. 19.
- MICHAELIS, P.: (1) Ber. 9. Jahresvers. Dtsch. Ges. Vererbwiss. München **1931**. — (2) Ber. dtsh. bot. Ges. **49**, 1. Generalversammlungsh. (1931).
- NOACK, K. L.: (1) Z. Abstammgslehre **58**, H. 3/4, 372—392 (1931). — (2) Ebenda **59**, H. 1, 77—101 (1931).
- OEHLKERS, F.: Jb. Bot. **65**, 401—446 (1926).
- RENNER, O.: (1) Bibl. Genet. **9**, 168 (1925). — (2) Verh. 5. Intern. Kongr. Vererb. (Z. Abstammgslehre Suppl. **2**, 1216—1220 [1928]). — RUDLOFF, C. F.: Z. Abstammgslehre **58**, 422—433 (1931).
- SCHWEMMLE, J.: (1) Ber. dtsh. bot. Ges. **46**, 552—559 (1928). — (2) Ber. 9. Jahresvers. Dtsch. Ges. Vererbwiss. München **1931**. — SIRKS, M. J.: Proc. **34**, Nr. 7, 8, 9 (1931). — STURTEVANT, S. H.: Z. Abstammgslehre **59**, H. 4, 365 bis 380 (1931). — STURTEVANT, A. H., u. T. DOBZHANSKY: Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **16**, 533—536 (1930).
- WETTSTEIN, FR. V.: Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl., Fachgruppe IV, Nr. 2, 109—118 (1930).

15. Entwicklungsphysiologie.

Von F. OEHLKERS, Freiburg i. Br.

(Unter Mitwirkung von WALTER SCHWARZ, Darmstadt.)

Einleitung.

Die *Entwicklungsphysiologie* ist eine Disziplin der Biologie, die, zu ihren jüngeren Auszweigungen gehörig, noch nicht über einen historischen gesicherten Bestand an Teilgebieten verfügt. Um nun bei einem Referat der neuesten Arbeiten fehlerhafte Grenzüberschreitungen nach der einen oder anderen Richtung zu vermeiden, wäre es günstig, mit Hilfe scharfer begrifflicher Definitionen die Nachbargebiete abzusondern. Bei diesem Bestreben stößt man aber auf nicht gewöhnliche Schwierigkeiten begrifflicher Art. Durchblättert man die Literatur, die sich irgendwie mit Dingen der Entwicklung befaßt, so muß man feststellen, daß eine begriffliche Definition dessen, was man unter Entwicklung zu verstehen hat, zum mindesten in naturwissenschaftlichen Abhandlungen ständig umgangen wird.

Die Einsicht, daß der Entwicklungsbegriff so etwas wie eine biologische Grundkategorie ist, zeigt zugleich, daß hier nicht der Ort ist, um sich mit den Schwierigkeiten seiner Aufweisung, Abgrenzung und Definition zu beschäftigen. Vielmehr muß auf andere Weise versucht werden, das Gegenstandsgebiet der Entwicklungsphysiologie als einer Disziplin der Botanik sozusagen für den Handgebrauch einzugrenzen. Ein geläufigerer, weil älterer und mit reichem Inhalt erfüllterer Begriff ist der der *Entwicklungsgeschichte*, und in der Tat haben wir es dabei auch mit dem Parallelgebiet zu tun, von dessen Kenntnis aus eine Abgrenzung der Entwicklungsphysiologie erreichbar ist. Von entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen pflegt man dann zu sprechen, wenn zusammenhängende Entwicklungsabläufe oder einzelne Entwicklungsphasen rein deskriptiv verfolgt werden. Das Forschungsziel ist hier, den gleitenden Gesamtprozeß durch analytische Zerlegung in Einzelstadien einer vollkommenen Beschreibung zuzuführen.

Die *Entwicklungsphysiologie* ist demgegenüber kein deskriptiv-analytisches, sondern ein kausal-analytisches Forschungsgebiet. Die Ursachen der Entwicklung als Ganzes, die Einzelfaktoren, durch deren Einwirkung ein Entwicklungsprozeß in Gang gesetzt wird oder durch

deren Zusammenwirken ein bestimmtes Stadium als so und nicht anders determiniert wird, sollen erfaßt werden. Und das letzte Ziel dieser Disziplin ist im Gegensatz zur Entwicklungsgeschichte nicht ein vollständiges *Kennen*, sondern ein vollständiges *Verstehen* des Gegenstandes. Daraus bestimmt sich die Gliederung des folgenden Referates. Wir beginnen mit der Entwicklungsanregung, also der Auslösung und Beeinflussung von Entwicklungsabläufen, und gehen dann über zur Differenzierung normaler und anormaler Entwicklungszustände.

I. Entwicklungsanregung.

a) Auslösung von Entwicklungsabläufen.

1. Auslösung normal ablaufender Entwicklungsprozesse.

Keimung.

Innerhalb der Entwicklungsabläufe pflanzlicher Organismen wechseln Phasen stärkster Entwicklungsintensität mit Ruhestadien ab. Den Entwicklungsbeginn dieser Ruhestadien bezeichnet man als Keimung, ein Prozeß, der die entwicklungsphysiologisch eingestellten Botaniker von jeher stark beschäftigt hat. Zwei Fragen stehen dabei im Vordergrund des Interesses:

1. Von welchen Faktoren hängt der Keimungseintritt bzw. dessen Ausbleiben ab? Hiermit ist die Frage nach der experimentellen Abkürzung der in der Natur zu beobachtenden Ruhezeiten eng verknüpft.

2. Welche Faktoren verändern den Keimungsmodus?

Wir beginnen mit dem ersten Problem.

a) **Keimung von Sporen.** Die Temperaturabhängigkeit der Keimung von Brandsporen der Brandpilze ist lange bekannt, auch die Empfindlichkeitsdifferenzen zwischen den Brandarten bzw. physiologischen Rassen. HÜRRIG konnte zeigen, daß das Keimungsoptimum für *Ustilago Avenae* bei 20° liegt, für *Ustilago Hordei* hingegen bei 12°. Während die Brandsporen von *Ustilago Avenae* bei 0° nur zu 2% keimten, keimt *Ustilago Hordei* bei dieser Temperatur noch zu 70%. Bei -1° unterbleibt die Keimung von *Ustilago Avenae*. *Ustilago Hordei* hingegen keimt noch zu 30%. Demgegenüber ist bemerkenswert, daß beide Pilze gegen höhere Temperatur gleich empfindlich sind. Bei 35° unterbleibt bei beiden die Keimung vollkommen.

Die Abhängigkeit der Keimung von Licht bei Uredosporen von *Puccinia graminis tritici* untersucht DILLON-WESTON. Im Dunkeln keimten die Sporen rasch, in diffusem Licht oder direktem Sonnenlicht gar nicht. Um festzustellen, welche Teile des Spektrums die Keimung hemmen, wurden Lichtfilterversuche angestellt. Die Keimung hinter blauen und grünen Filtern war gut, hinter orangefarbenen und gelben Filtern schlecht. Im roten Teil des Spektrums unterblieb die Keimung.

Die Wirkung von CO_2 auf die Keimung von Sporen untersuchte RABINOWIZ. Pyknosporen von *Deuterophoma tracheiphila*, die sich in CO_2 -reicher Luft befanden, keimten in höherem Prozentsatz als Sporen von Kulturen, die in normaler Luft gezogen wurden. Die mittlere Länge der Keimschläuche war außerdem beträchtlich größer.

b) **Keimung von Zygoten.** Ebenso wie die Samen und Knospen der meisten höheren Pflanzen machen auch die Zygoten einiger Thallophyten eine Ruhezeit durch, bevor sie keimen. MAINX und GUSSEWA haben es versucht, diese Ruhezeit der Zygoten von *Oedogonium*, die 12—14 Monate dauert, abzukürzen. Durch Licht, Dunkel, Eintrocknen, Veränderung der H-Ionenkonzentration, Säurezugabe konnte keine vorzeitige Keimung erzielt werden. Nur durch Einfrieren kann die Ruhezeit abgekürzt werden, wobei freilich der Keimprozentsatz sehr herabgesetzt wird. Nach Ablauf der Ruheperiode wird der Prozentsatz der Keimung durch die gleichen Einwirkungen erhöht, Befunde, die GUSSEWA für *Oedogonium capillare* bestätigt.

Keimung von Samen. Wir haben uns entschlossen, eine Besprechung der keimungsphysiologischen Literatur über Samen hier zu unterlassen, weil in dem Berichtsjahr das Werk von LEHMANN und AICHELE erschienen ist, das sich zwar in der Hauptsache auf die Keimung der Grassamen bezieht, jedoch die ganze Literatur über die Keimung von Samen überhaupt verarbeitet.

Frühtreiben.

WIESNIECKY und SIMON haben zuerst gezeigt, daß in den Winterknospen von *Hydrocharis morsus ranae* Objekte vorliegen, die besonders dazu geeignet sind, den Einfluß verschiedener Faktoren auf das Austreiben der Knospen zu demonstrieren. Daran anschließend hat MATSUBARA versucht, die normale Ruhezeit der Winterknospen beliebig aufzuheben. Werden Knospen während der Ruhezeit im Dunkeln und im Licht gehalten, so keimen die Dunkelknospen nach 3monatiger Ruhezeit normal aus, die Lichtknospen jedoch nur dann, wenn sie ihre Ruhezeit bei 0—5° durchgemacht haben. Werden sie bei 15—20° gehalten, unterbleibt die Keimung. Werden die Knospen während der Ruhezeit mit Blausäure behandelt, so erfolgt eine Keimung nur dann, wenn die Knospen hinterher belichtet werden. Wird nachher verdunkelt, so bleibt die Blausäure wirkungslos. Behandlung mit Wasserstoff, Vakuum, Azetaldehyd bewirkt ebenfalls Austreiben während der Ruheperiode. Doch ist der Prozentsatz der keimenden Knospen wesentlich geringer als bei Blausäurebehandlung. Da nun alle angewandten Stimulantien intramolekulare Atmung hervorrufen, die Blausäure aber auch außerdem, wie WIELAND gezeigt hat, den Assimilationsprozeß tiefgreifend beeinflusst, so fragt sich, ob die Änderung

der normalen Atmung oder der Eingriff in den Assimilationsmechanismus für die Aufhebung der Ruheperiode verantwortlich zu machen ist. Verfasser vermutet auf Grund seiner Versuche, die den Zusammenhang der starken Blausäurewirkung mit der Belichtung dargetan haben, daß man es hier mit einem Eingriff in den Assimilationsmechanismus zu tun hat, der das frühzeitige Austreiben der Knospen hervorruft. Während MATSUBARA die Frage nach der Stimulationsmöglichkeit der Winterknospen interessiert, hat SIMON seine früheren Versuche mit demselben Objekt in anderer Richtung vervollständigt. Dabei wird ein Gebiet angeschnitten, das auf der Grenze zwischen Entwicklungsphysiologie und Reizphysiologie liegt, Disziplinen, die — wie sich noch zeigen wird — mancherlei Gemeinsames haben.

Es hatte sich schon früher gezeigt, daß das Austreiben der Knospen von einer bestimmten Lichtintensität abhängt. Wenn nun die Lichtintensität kleiner ist als zum Austreiben notwendig, so wird dadurch die Lichtempfindlichkeit herabgesetzt, da nach erfolgter unterschwelliger Vorbelichtung Lichtintensitäten, die normalerweise das Austreiben zur Folge haben, unwirksam bleiben, ein merkwürdiges „Abstumpfungphänomen“, das nun näher untersucht wird. Zuerst wird die Größe der Abstumpfung festgestellt. Durch unterschwellige Vorbelichtung sinkt die Lichtempfindlichkeit auf $\frac{1}{25}$ — $\frac{1}{50}$ der für die betreffende Jahreszeit normalen herab. Die Intensität der Vorbelichtung ist dabei ohne Bedeutung, vorausgesetzt, daß die Reizschwelle nicht erreicht wird. Durch wiederholte Vorbelichtung wird die durch die erste Vorbelichtung erzielte Abstumpfung verstärkt. Bei dem ganzen Prozeß handelt es sich um eine „Erhöhung der Lichtreizschwelle, die aber infolge ihrer Größe einen zeitlichen Starrezustand vortäuscht“.

2. Auslösung anormaler Entwicklungsabläufe.

α) Gewebekultur.

Die Gewebekultur, d. h. die Kultur isolierter Gewebe und Zellen außerhalb des Organismus, dem sie entstammen, geht in ihren Anfängen bis auf das Jahr 1898 zurück, in dem HABERLANDT mit verschiedenen pflanzlichen Objekten solche Versuche begann. Erst 1907 folgte ihm HARRISON, der „Vater der tierischen Gewebekultur“, indem er Nervenzellen in vitro kultivierte. Vergleicht man heute nach 3 Jahrzehnten die Erfolge der Gewebezüchtung mit pflanzlichen und tierischen Objekten, so fällt der Vergleich sehr zuungunsten der Botanik aus. Während die Zoologen heute in der Lage sind, die verschiedensten Gewebearten isoliert zu züchten, sind die Versuche mit pflanzlichen Objekten in den Anfängen steckengeblieben und die meisten Untersuchungen haben nur negative Ergebnisse zu verzeichnen. Die isolierten Zellen teilten

sich nicht weiter und gingen meist frühzeitig zugrunde. Etwas bessere Resultate sind mit der Kultur ganzer Organe erzielt worden.

Angesichts dieses Mißerfolges könnte man mit KÜSTER fragen: Haben die Forscher, „die sich um die Kultur isolierter Pflanzenzellen bemüht haben, ihre Arbeitskraft in den Dienst einer grundsätzlich aussichtslosen Sache gestellt?“ WHITE hat es sich zur Aufgabe gestellt, diese Frage an Hand der Literatur in einem Sammelreferat zu beantworten, jedenfalls festzustellen, warum die pflanzliche Gewebezüchtung bisher nur Mißerfolge zu verzeichnen hatte. Den Hauptfehler sieht WHITE in der Verwendung ungeeigneter Objekte. Die meisten Untersucher arbeiteten mit ausgewachsenen Zellen (CZECH, KUNCKEL, PRÁT, ÚHLELA). Auch PFEIFFER, der 1931 über einige Kulturversuche mit isolierten Zellen berichtete, versuchte ausgewachsene Zellen, die dazu noch nackt waren, d. h. nur Zytoplasma, Kern und Vakuole besaßen, zu züchten. Er verwendete Zellen, die sich im reifenden Saft der Beerenperikarprien von *Solanum nigrum* und *Vitis vinifera* fanden. Wie alle seine Vorgänger, die mit ausgewachsenem Material arbeiteten, konnte auch er nur einen völligen Mißerfolg konstatieren: Wachstum und Vermehrung der Zellen war nie zu beobachten.

Der Vergleich mit der tierischen Gewebezüchtung zeigt jedoch deutlich, daß man die ersten Versuche, die dem Ausbau einer geeigneten Methode dienen sollen, mit embryonalem Material ansetzen muß. Auch sollte das Objekt ohne allzu schwere Eingriffe gewonnen werden, da die Pflanzengewebe gegen Verwundung empfindlicher sind als solche von Tieren. Dementsprechend empfiehlt WHITE Wurzelspitzen, Samenanlagen vor Fertigstellung der Integumente und jüngere Embryonen als die geeignetsten Objekte. Mit Wurzelspitzen und Embryonen hat man zwar schon gearbeitet, doch meist in so langen Stücken bzw. so sehr ausgewachsen, daß die Bedingung embryonaler Konstitution kaum mehr gewahrt scheint. — Abgesehen von den von WHITE angeführten Gründen sind unserer Meinung nach noch mancherlei andere für das Mißlingen der pflanzlichen Gewebekultur verantwortlich; so vor allen Dingen die Kulturmedien in ihrer chemischen und physikalischen Beschaffenheit, ein Faktor, dem von den Botanikern bisher viel zu geringe Aufmerksamkeit zugewendet worden ist.

β) Restitution.

Die Fragestellung der Restitutionsforschung bewegt sich, abgesehen von der entwicklungsgeschichtlichen Aufklärung des Restitutionsvorganges in der Hauptsache in drei Richtungen. Es wird gefragt, welche Faktoren 1. die Qualität des Regenerates, 2. den Ort des Regenerates bestimmen und 3. welche Faktoren den Restitutionsvorgang

auslösen. Nur die dritte der drei Fragen bezeichnet Probleme, die in den hier behandelten Abschnitt hineingehören. Die beiden ersten zielen auf ausgesprochene Differenzierungsvorgänge, die später besprochen werden sollen.

Das Problem der Restitutionsauslösung läßt sich auf zwei voneinander prinzipiell verschiedenen Wegen angreifen. Man kann einmal versuchen, den Restitutionsvorgang experimentell auszulösen, um dann per analogiam auf die Wirkungsart der im normalen Restitutionsprozeß vorhandenen Faktoren zu schließen oder man kann versuchen, biochemische Prozesse, die den Eintritt eines Restitutionsvorganges bezeichnen, direkt zu erfassen.

Experimentelle Restitutionsauslösung. Seit GOEBELS ersten Regenerationsversuchen haben sich viele Autoren damit beschäftigt, die experimentelle Beeinflußbarkeit des Restitutionsvorganges aufzuzeigen. So hat HARIG neuerdings versucht, das Austreiben der meristematischen Komplexe auf den Blättern ganzer Pflanzen von *Cardamine pratensis* experimentell hervorzurufen. Behandlung mit Blausäure, Wasserbad, Äther, Chloroform, Dichloräthylen und Wasserstoff führten zum Erfolg, während durch Äthylenchlorhydrin und Schwefelwasserstoff kein Austreiben der Meristeme erzielt werden konnte. Bei ganzen Pflanzen von *Bryophyllum* konnten die Meristeme in den Blattkerben nur durch das Warmbad zur Entwicklung angeregt werden, während die übrigen Stimulanzien versagten. Bei *Begonia* endlich war durch keines der angewandten Mittel eine Regeneration an den festsitzenden Blättern zu erzielen. Verfasser diskutiert hier erneut die Frage, ob der Wundreiz oder etwaige Wundhormone regenerationsauslösend wirken, deren Beteiligung bei der Fröhreibe von WEBER behauptet worden ist. Zur Klarstellung wurde den *Begoniablättern* ein Gewebebrei aus zerriebenen Blättern injiziert, jedoch erfolglos. Auch Verwundung führte nicht zum Ziel. Es entstand zwar Wundkork; Adventivsprosse jedoch traten niemals auf. HARIG zieht hieraus ebenso wie seinerzeit MIEHE den Schluß, daß man Zellteilungen keineswegs schon als einen Anlauf zur embryonalen Entwicklung ansehen darf. Vielmehr zeigt der Versuch, daß der Faktor, der zur Regeneration führende Teilungen auslöst, ein anderer ist als derjenige, welcher Wundteilungen hervorruft. Korrespondierende Versuche an *Marchantia* und Kohlrabiknollen blieben erfolglos. Den positiven Effekt bei *Cardamine* und *Bryophyllum* interpretiert die Verfasserin so, daß der Restitutionsvorgang hier durch das Austreiben eines präformierten meristematischen Zellkomplexes zustande kommt, während es bei *Begonia* und *Marchantia* derartige prädestinierte Zellen nicht gibt.

MEHRLICH experimentierte neuerdings mit dem so häufig untersuchten *Bryophyllum calycinum* und setzt sich hier mit den verschiedenen für dieses Objekt aufgestellten Theorien auseinander. Die Blätter können

seiner Meinung nach nicht der Sitz einer Hormonproduktion sein, wobei die produzierten restitutionsauslösenden Stoffe normalerweise durch die wachsenden Vegetationskegel aus den Blättern entfernt werden und bei einer Trennung der Blätter vom Stamm diese im Blatt bleibenden Hormone den Restitutionsvorgang induzieren sollen. Vielmehr zeigt MEHRLICH, daß ein Austreiben der Blätter auch möglich ist, wenn der physiologische Zusammenhang zwischen Blättern und Vegetationskegel nicht aufgehoben wird. Wurde ein Internodium fest mit einem Seidenfaden umwickelt, so trieben die Blattkerben oberhalb dieser Stelle aus. Auch LOEBS Theorie der „inhibiting substances“ dürfte aus den gleichen Gründen unhaltbar sein.

In neuerer Zeit hat KAKESIKA behauptet, daß die intermediären Produkte der anaeroben Atmung das Austreiben der meristematischen Komplexe auf den Blättern verursachen sollen. Die Nachprüfung, die MEHRLICH auch in dieser Richtung veranstaltete, lief negativ aus. Vielmehr ist er der Meinung, daß man nicht einen einzelnen Faktor suchen dürfte, der für den Auslösungsvorgang der Regeneration ausschlaggebend ist, sondern daß vielmehr eine Reihe von „limiting factors“ von Bedeutung sind. Immerhin darf nicht unterdrückt werden, daß die volle Tragweite der Versuche MEHRLICHS schwer abzuschätzen ist, weil vielfach eine genaue Darstellung der Ergebnisse fehlt.

Biochemische Charakterisierung des Restitutionsvorgangs. Obzwar unsere Kenntnisse auf dem Gebiet der Auslösung von Restitutionsvorgängen seit den ersten Versuchen von GOEBEL und VOECHTING durch die experimentelle Arbeit der neueren Zeit erheblich erweitert worden ist, so scheinen doch die zuletzt besprochenen Arbeiten zu zeigen, daß die experimentellen Möglichkeiten der hier verfolgten Forschungsweise nunmehr erschöpft sind. Demgemäß ist es wohl aussichtsreicher, daß ein anderer Weg eingeschlagen und durch die biochemische Erfassung des Restitutionsvorganges ein tieferes Verständnis des ganzen Mechanismus vorbereitet wird.

MEHRLICH macht die ersten Schritte in dieser Richtung; er bestimmt die Enzymaktivität regenerierender und nichtregenerierender *Brachyphyllum*-Blätter und kommt dabei zu dem in der unten beigefügten Tabelle dargestellten Resultat. Auch in der sonstigen chemischen Zusammensetzung zeigen sich Unterschiede. In den regenerierenden Blättern wird eine Zunahme der reduzierenden Zucker, der Glykoside und des Totalzuckers festgestellt sowie eine Abnahme der Dextrine, löslichen Pektine und Hemizellulosen. Diese Ergebnisse sind im einzelnen noch nicht brauchbar, da die einzelnen chemischen Gruppen unvollständig erfaßt sind. Doch ist das der erste Schritt auf einem Wege, der die Restitutionsforschung ein ganzes Stück vorwärts führen wird.

Encym	regenerierendes Blatt	ruhendes Blatt
Katalase	○	○
Sucrase	+	—
Maltase	+	—
Dextrase	+	—
Amylase	○	○

○ = gleiche Aktivität im regenerierenden und im ruhenden Blatt
 + = größere } Aktivität.
 — = geringere }

Parthenogenese und Adventivembryonie. Durch die Untersuchung der Parthenogenese und der Adventivembryonie ist die Entwicklungsphysiologie in zwei wesentlichen Punkten bereichert worden. Es gelang auf diesem Wege zu zeigen, daß die Entwicklungsfähigkeit der Eizelle nicht von der Befruchtung oder der Kernkopulation abhängt, und es wurde durch die klassischen Versuche HABERLANDTS die eigenartige entwicklungsphysiologische Bedeutung des Embryosackes angedeutet.

HEDEMAN hat es neuerdings versucht, unsere Kenntnisse auf diesem Gebiet zu erweitern. Durch Anstechen kastrierter *Mirabilis*-blüten konnten die Eizellen zu parthenogenetischer Entwicklung angeregt werden. Über das Zweizellenstadium freilich kamen diese Bildungen nicht hinaus. Außerdem wurde beobachtet, daß der Endospermkern sich mehrmals teilte und ein „Wundendosperm“ lieferte, ein Erfolg, der ebenfalls durch Quetschen kastrierter Blüten erreicht werden konnte.

b) Beeinflussung ablaufender Entwicklungsprozesse. Mitogenetische Strahlung.

Die Frage nach den Ursachen des mitotischen Ablaufs ist ein zentrales entwicklungsphysiologisches Problem, das bis vor einigen Jahren nur selten bearbeitet wurde. Neuerdings liegen jedoch in der Hormontheorie HABERLANDTS und der Strahlungstheorie von GURWITSCH die ersten Versuche vor, Eintritt und Ablauf der Kernteilung dem Verständnis näherzubringen. Zu HABERLANDTS Theorie sind in neuerer Zeit keine Arbeiten erschienen, wohl aber zu den Problemen der mitogenetischen Strahlung, und mit diesen haben wir uns in unserem Zusammenhang auseinanderzusetzen.

GURWITSCHS Grundversuch möge als bekannt vorausgesetzt werden. Seit seiner Publikation sind etwa 120 Arbeiten erschienen, die sich immer wieder von neuem mit dem gleichen Problem beschäftigen. Dabei lassen sich 3 Hauptarbeitsrichtungen erkennen: a) Der Grundversuch von GURWITSCH wird nachgeprüft, b) der Grundversuch von GURWITSCH wird abgewandelt: die Zwiebelwurzel als Strahlensender (Induktor) und Strahlenempfänger (Detektor) wird durch andere

Objekte ersetzt, c) es wird versucht, mit physikalischen Methoden den Nachweis der Strahlung verschiedener Objekte zu bringen und die Wellenlänge dieser Strahlung zu bestimmen.

1. Nachprüfung des Grundversuchs von GURWITSCH.

In zwei Arbeiten hat MOISSEJEW (1, 2) den Grundversuch von GURWITSCH, der das Fundament der ganzen Strahlungstheorie bildet, nachgeprüft und hat gleichzeitig scharfe Kritik an allen denjenigen Autoren vorgenommen, die bisher als Nachprüfer aufgetreten sind, vor allen Dingen an den anscheinend so exakten Untersuchungen von REITER und GÁBOR. Die Verfasserin konnte feststellen, daß in der Tat bei einigen Wurzeln ein Effekt im Versuch zu finden ist, ganz ähnlich wie ihn GURWITSCH beschreibt, daß dieser Effekt aber bald als ein Plus-, bald als ein Minuseffekt gefunden wird, ohne daß eine eindeutige Beziehung auf die Induktion festzustellen war. MOISSEJEW versucht nun diese so auffällige Asymmetrie in der Verteilung der Mitosen zu erklären, die zwar in irgendeiner Weise mit dem Versuch zusammenhängen muß, auf keinen Fall aber von den mitogenetischen Strahlen abhängen kann. Es stellt sich heraus, daß der unvermeidliche Druck und die Streifung an den Röhren, in die die Wurzeln eingeführt wurden, die Ursache für das Auftreten der Mitosen sind. Ganz besonders scheint es der Verfasserin in den Versuchen von GÁBOR und REITER, an deren höchst robuster Methode zu liegen, wodurch die Asymmetrie in der Verteilung der Mitosen zustande kommt.

WASSERMANN'S Versuche, die mitogenetischen Strahlen in ihrer Wirkung dadurch deutlicher zu machen, daß er die nach Anwendung höherer Temperaturen sistierte Kernteilung durch nachträgliche Bestrahlung wieder hervorzurufen suchte, erscheinen höchst wenig einwandfrei, zumal er auch bei nicht induzierten Wärmewurzeln eine weitgehende Asymmetrie vorfand.

2. Abwandlung des Grundversuches von GURWITSCH.

Da das Auszählen der Mitosen außerordentlich zeitraubend ist, so wurde eine Reihe von anderen Detektoren verwendet. Man arbeitete mit Hefekulturen, die man den Strahlungen aussetzte und dann die Zahl der sprossenden Zellen mit den Werten unbeeinflusster Kontrollkulturen verglich. Für die Beurteilung des ganzen Komplexes von Arbeiten ist bedeutungsvoll, daß neuerdings NAKAJIZUME und SCHREIBER gerade an dieser Methode eine absolut vernichtende Kritik üben. Es zeigte sich nämlich im Verlauf ihrer Nachprüfungen, daß die bisher *niemals* berücksichtigte Fehlerbreite der Sprossungszählung so groß ist, daß alle Unterschiede zwischen Kontrolle und induziertem Material verwischt werden.

In anderen Versuchsserien werden anstatt der Zwiebelwurzel andere Induktoren verwendet. Es soll der Brei von Arbeitsmuskeln, malignen Tumoren, Knochenmark des Frosches und menschlicher Urin nach SIEBERT mitogenetische Strahlen aussenden und ebenso nach POTOZCKI und SALKIND Blut als Strahlungsquelle. In beiden Fällen wurde auch wieder die Hefemethode verwendet. SEVERZOWA verwendete Bakterien an Stelle von Hefekulturen als Detektor und behauptet, daß eine Hefekultur als Induktor ihre Strahlen zwar durch ein Quarzgefäß, nicht aber durch ein solches, das mit einer Bleifolie bedeckt wird, hindurchgehen läßt. Bemerkenswert ist, daß dieser Befund mit der von GURWITSCH angenommenen Wellenlänge übereinstimmt. CHOUCROUN hat diese Experimente von SEVERZOWA nachgeprüft und bleibt bei ihrer früheren Meinung, daß die Organismen gar keine mitogenetische Strahlung, sondern Gase aussenden, die eventuell für den Effekt verantwortlich gemacht werden können. In beiden Fällen ist der Wert der Experimente höchst problematisch, weil genauere Angaben über die Anzahl der ausgeführten Versuche fehlen.

3. Physikalischer Nachweis der mitogenetischen Strahlen.

Neuerdings konnte RAJEWSKI mit Hilfe des lichtelektrischen Zählrohres von GEIGER und MÜLLER (Empfindlichkeit $9 \cdot 10^{-11}$ Erg/qcm/sec = 12 Quanten/qcm/sec) den Nachweis führen, daß Zwiebelwurzeln und Zwiebelsohlenbrei kurzwellige ultraviolette Strahlen aussenden, die ihrer Wellenlänge nach mit den von GURWITSCH angenommenen Wellenlängen der mitogenetischen Strahlen übereinstimmen. STEPELL hatte seinerzeit versucht, die Strahlung durch eine Beeinflussung physikochemischer Prozesse aufzuweisen. Die vom Zwiebelsohlenbrei ausgesandten Strahlen sollten die LIESEGANGSchen Ringe weitgehend beeinflussen. CZAJA u. a., die diese Versuche nachgeprüft hatten, behaupteten, daß dieser Effekt den Duftstoffen zuzuschreiben ist, die von den Zwiebelwurzeln ausgehen. In einer neueren Arbeit versucht nun STEPELL nachzuweisen, daß neben der Wirkung der Duftstoffe, die er zugibt, doch noch eine Strahlenwirkung zu finden ist.

Überblicken wir kurz, wie sich die ganze Entwicklung des Problems der mitogenetischen Strahlen in dem letzten Jahr darstellt, so ergibt sich immer wieder von neuem dasselbe Bild: Es ist immer noch nicht — trotz der ungeheueren Anzahl von Arbeiten — ein wirklich einwandfreier Nachweis erbracht, daß die von GURWITSCH entwickelten Vorstellungen zutreffen; positive und negative Angaben, oftmals methodisch sehr unzulänglich, halten sich die Waage; als einziges positiv zu wertendes Moment ist neuerdings der physikalische Nachweis der Strahlenemission durch RAJEWSKI zu buchen¹.

¹ Inzwischen hat F. SEYFERT im GEIGERSchen Institut mit Hilfe des GEIGER-

II. Differenzierung.

a) Differenzierung während des normalen Entwicklungsablaufes.

1. Determination der Lage der Organe, Gewebe und Zellen.

Polarität. Die Bedeutung der Polarität für die Organismendifferenzierung ist seit langer Zeit bekannt. Die Arbeiten von GOEBEL, VOECHTING und vielen anderen haben uns mit einer Fülle von Einzelfällen bekannt gemacht, in denen der Differenzierungsort für ein bestimmtes Organ durch die Polarität bestimmt wird. Die Zahl derjenigen Untersuchungen hingegen, in denen die Abhängigkeit der Polarität von Außenfaktoren untersucht wurde, ist klein. Es bedeutet deshalb einen Fortschritt, daß es KNAPP gelungen ist, den Einfluß des Lichts auf die Polarität der Eier von *Cystosira barbata* eingehend zu analysieren und dabei die bisher unentschiedene Frage zu entscheiden, ob durch die Lichtwirkung die Polarität induziert oder ob eine schon vorhandene Polarität gerichtet wird. Schon gleich nach der Befruchtung ist ein Einfluß des Lichts auf die Polarität festzustellen. Das Rhizoid entsteht in der Lichtrichtung. Doch steigt die Lichtempfindlichkeit, wenn erst eine gewisse Zeit nach erfolgter Befruchtung belichtet wird. Belichtet man nacheinander von zwei Seiten, so erfolgt die Keimung zwischen den beiden Beleuchtungsrichtungen. Ebenso wie das Licht wirkt auch die Zentrifugalkraft richtend auf die Polarität. Das Rhizoid entsteht zentrifugal. Wird nach dem Zentrifugieren belichtet, so bleibt die Belichtung ohne Wirkung. Belichtet man vor dem Zentrifugieren, so erfolgt die Keimung zwischen der Lichtrichtung und der Richtung der Zentrifugalkraft. Je länger vorbelichtet wird, desto mehr wird die Keimungsrichtung nach der Lichtrichtung verschoben.

Die Frage, ob die Polarität, die sich in der Keimungsrichtung ausdrückt, erst durch die Außenfaktoren erzeugt wird, oder ob eine schon vorhandene Polarität durch die Außenfaktoren gerichtet wird, konnte KNAPP dahingehend beantworten, daß es sich um Richtung einer vorhandenen Polarität handelt. Er konnte nämlich zeigen, daß im Dunkeln die Keimungsrichtung mit der Richtung zusammenfällt, in der das Spermatozoid in das Ei eingedrungen ist.

2. Determination der Qualität der Organe, Gewebe und Zellen.

α) Beeinflussung durch Außenfaktoren.

Die Bedingungen der Bildung geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzungskörper bei den Thallophyten. GUSSEWA beschäftigt sich mit der Zoosporenbildung von *Oedogonium capillare*, einem Objekt, das schon KLEBS als Material in seinen klassischen Untersuchungen

MÜLLER-Zählrohrs keinerlei Strahlenemission biologischer Objekte feststellen können, ein Ergebnis, das den Angaben RAJEWSKY'S völlig widerspricht.

über „die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen“ gedient hatte. In Übereinstimmung mit KLEBS fand die Verfasserin, daß Zoosporen bei Übertragung der Algen von fließendem in stehendes Wasser und bei Lichtabschluß gebildet werden. Da in den nicht belichteten Gefäßen eine Ansäuerung zu beobachten war, die auf die Anhäufung von Kohlensäure zurückgeführt werden muß, so schien der Verfasserin die Zoosporenbildung in unmittelbarer Abhängigkeit von dem CO_2 -Gehalt zu stehen, und in der Tat gelang es ihr, am Licht gebildete Zoosporen als proportional zur Menge künstlich zugeführter Kohlensäure zu erweisen. Wurde im Dunkeln durch Zusatz von Natronkalk die Kohlensäure entfernt, so trat auch hier keine Zoosporenbildung ein, und die Verfasserin glaubt nachgewiesen zu haben, daß im stehenden Wasser, in dem die Kohlensäure sich anreichert, letztere ebenfalls das auslösende Moment darstellt. Im Gegensatz dazu betont MAINX in seiner *Oedogonium*-arbeit die Bedeutung des physiologischen Zustandes des Materials, den GUSSEWA seiner Meinung nach übersehen hat. Ihm gelang es nämlich auch bei Zusatz von Alkali bzw. im CO_2 -freien Dunkelraum Zoosporenbildung auszulösen. Eine ähnliche Differenz findet sich hinsichtlich der Auffassung der beiden Autoren in bezug auf die sexuelle Fortpflanzung. Auch hier sieht GUSSEWA die Außenbedingungen als unmittelbar auslösende Faktoren an, während MAINX den Nachweis erbringt, daß keinerlei Außenbedingungen imstande sind, sexuelle Fortpflanzung hervorzurufen, wenn die „Kopulationsstimmung“ fehlt.

SCHREIBER versucht Einblick in die Auxosporenbildung zentrischer Diatomeen zu gewinnen. Wird *Melosira* in verschiedenen Salzkonzentrationen gezüchtet, so unterbleibt in konzentriertem Seewasser die Auxosporenbildung, obwohl die Größe des Minimaldurchmessers unterschritten wird. Wird *Melosira* aus einem konzentrierten Milieu in schwächere Lösung gebracht, so tritt Auxosporenbildung ein, wobei aber wahrscheinlich nur „das relative osmotische Verhältnis der Versuchsflüssigkeiten“ maßgebend ist. Weiterhin hat sich SCHREIBER mit der Auslösung der Gametenbildung bei *Laminaria*-Gametophyten befaßt. Er gibt an, daß Erniedrigung der Wassertemperatur Gametenbildung hervorruft, Erhöhung der Wassertemperatur dagegen diese zurückdrängt. Eine Arbeit von RONSDORF über die Bedingungen der Zygotenbildung bei *Phycomyces* ist bedauerlicherweise so unklar dargestellt, daß man sie kaum verwerten kann.

β) Beeinflussung des Geschlechts höherer Pflanzen.

Das hier vorliegende Referat ist nicht der Ort, um alle mit der Geschlechtsbestimmung zusammenhängenden Fragen zu diskutieren. Wenn es selbstverständlich auch das Ziel der Entwicklungsphysiologie ist, die genetische Basis als entscheidenden Faktor der Entwicklung

ihren Diskussionen zugrunde zu legen, im gegenwärtigen Referat würde ein solcher Versuch jedoch den zugemessenen Raum sprengen und eine zunächst noch unzulässige Grenzüberschreitung zum Gebiet der Vererbung hin einschließen. Zwanglos fügen sich hier jedoch diejenigen Arbeiten ein, in denen die Abhängigkeit der sexuellen Differenzierung von den Außenfaktoren untersucht wird.

HOLDAWAY konnte bei *Trifolium confusum* durch mangelhafte Ernährung das normale Geschlechtsverhältnis verschieben; YAMPOLSKY durch starkes Zurückschneiden männlicher Pflanzen von *Mercurialis annua* eine Geschlechtsumstimmung erzielen. SCHAFFNER arbeitete mit männlichen Hanfpflanzen. Er setzte sich zum Ziele „to find the existence of the female sex potentiality in the male plants and the ecological conditions which would swing the sex balance in the opposite direction“. Vom 18. Juli bis zum 19. Mai des nächsten Jahres wurden männliche Hanfpflanzen 14 täglich ausgepflanzt. Es zeigte sich, daß in den Aussaaten von Juli bis Dezember die Zahl der weiblich umgestimmten Pflanzen ständig zunahm und im November-Dezember ihr Maximum erreichte. 100% der ausgesäten Pflanzen waren weiblich. Von da an nahm die Zahl der umgestimmten Pflanzen wieder ab, und von den im März ausgepflanzten Individuen waren 100% männlich (als Kriterium für die erfolgte Umstimmung wählte SCHAFFNER die Ausbildung wohlentwickelter Stigmata). Als Ursache dieser Umstimmung sieht der Verfasser die mit den Jahreszeiten wechselnde Tageslichtmenge an.

γ) *Experimentelle Beeinflussung der Chromosomen- bzw. Kernzahl einer Zelle.*

Experimentelle Erzeugung mehrkerniger Zellen. ZICKLER hat durch Behandlung mit Chloralhydrat bei dem 8sporigen Ascomyceten *Sordaria macrospora* und *Neurospora crassa* Ascosporen von 4- bis 6facher Länge erhalten sowie solche, die den ganzen Ascus ausfüllen. Es handelte sich dabei offenbar um Sporen, bei denen mehrere Kerne in einer Ascospore vereinigt sind. *Sordaria* ist gemischt-geschlechtlich, *Neurospora crassa* dagegen getrennt-geschlechtlich; so ist es hier gelungen, durch die Behandlung mit Chloralhydrat bei *Neurospora* künstlich Miktoplonten zu erzeugen. In einer kurzen Notiz gibt ZICKLER ferner an, daß er halbnormalgroße Zwergsporen erhalten hat. Kein Zweifel, daß von der ausführlichen Mitteilung dieser Versuche viel zu erwarten ist.

KNIEP ist es laut einer aus seinem Nachlaß veröffentlichten Arbeit gelungen, durch Druck in einem Kompressorium mehrkernige Eier in den Oogonien von *Fucus* zu erzeugen. Es entstanden 2-, 3-, 4-, 7- und 8kernige Eier, wobei in den meisten Fällen die einzelnen Kerne in den Rieseneiern isoliert blieben. In einigen Fällen war auch eine Verschmelzung mehrerer Kerne zu einem polyploiden zu beobachten.

Die befruchteten Rieseneier konnten auch zur Keimung gebracht werden (es ließ sich nicht feststellen, ob die Rieseneier von *Fucus* ebenso wie die Rieseneier mancher Tiere häufiger polysperm befruchtet werden als Normaleier). Doch gingen die meisten Keimlinge früh zugrunde. Einige blieben zwar am Leben, konnten jedoch bisher nicht zur Fruktifikation gebracht werden.

Experimentelle Erzeugung von polyploiden Pflanzen. Es gelang leider nicht alle Arbeiten, die sich mit den Problemen der Heteroploidie beschäftigen, in der kurzen Zeit zu erhalten. Gerade hier bedeutet eine vollständige Übersicht aber *alles*, weil prinzipiell neue Einsichten nicht mehr zu erwarten sind. Darum sollen die hierhergehörigen Ergebnisse im nächsten Referat besprochen werden.

Verschiebung des Zeitpunktes der Reduktionsteilung. Von großer Bedeutung dürfte der Befund HÜTTIGS sein, daß der Zeitpunkt der Reduktionsteilung von der Temperatur abhängig sein kann. Bei *Ustilago Hordei* findet die Reduktion zwischen 6 und 10°C ungefähr gleich häufig im 1. und 2. Teilungsschritt der Reifeteilung statt. Unterhalb und oberhalb dieser Temperatur erfolgt sie meistens nur im zweiten Teilungsschritt.

d) Beeinflussung des Keimungsmodus durch Außenfaktoren.

Während die Abhängigkeit der Sporen- und Samenkeimung von Außenfaktoren im Kapitel „Auslösung von Entwicklungsabläufen“ besprochen worden ist, sollen hier diejenigen Fälle aufgeführt werden, in denen der Keimungsmodus durch Außenfaktoren *determiniert* wird. HÜTTIG konnte zeigen, daß bei den Brandsporen einiger Brandpilze das Keimungsbild durch die Temperatur verändert wird. So keimen z. B. die Brandsporen von *Ustilago decipiens* bei 0° nach dem *Longissimotyp* (Bildung des Promyzels unterbleibt, von einem kurzen Sterigma werden Sporidien abgeschnürt), bei 20° nach dem *Violaceatyp* (4zelliges Promyzel, jede Zelle schnürt Sporidien ab), bei 25° nach dem *Nudatyp* (4zelliges Promyzel, Sporidienbildung unterbleibt, Zellen kopulieren untereinander). Daraus geht hervor, daß das Keimungsbild, welches von BREFELD zur systematischen Einteilung der Brandpilze verwendet wurde, bei Aufstellung neuer Arten nur mit Vorsicht gebraucht werden kann.

3. Gegenseitige Beeinflussung der Organe und Gewebe (Korrelation).

Die Tatsache, daß bei jedem lebenden Organismus die Teile untereinander in Wechselbeziehung stehen und sich gegenseitig beeinflussen, ist lange bekannt und mit der Bezeichnung Korrelation belegt worden. KNAPP hat zeigen können, daß bei einigen Jungermanniaceen die

Perianthentwicklung und die Marsupienbildung von Entstehung eines Embryos abhängig ist. In den Fällen, in welchen die Archegonien am Ende von Haupt- bzw. verlängerten Seitensprossen stehen, ist die Beziehung zwischen beiden Prozessen eine relativ lose. Das Perianth entwickelt sich bei Bildung eines Embryos nur rascher, als wenn die Embryobildung unterbleibt. Bei den Jungermanniaceen hingegen, die die Archegonien an verkürzten Geschlechtssprossen tragen, entwickelt sich das Perianth nur dann weiter, wenn Embryobildung eintritt. Verfasser führt diese Korrelation zwischen Embryobildung und Perianthentwicklung auf die erhöhte Nährstoffzufuhr nach der Befruchtung zurück. Die Marsupienbildung hängt noch in weit stärkerem Maße als die Perianthentwicklung von der Ausbildung eines Embryos ab. Nur beim „*Isotachistyp*“ entwickeln sich die Marsupien auch ohne Befruchtung.

b) Differenzierung nach Ganzheitsstörung.

i. Regeneration.

α) *Determination der Qualität des Regenerats.*

ISELL hat sich mit dem Differenzierungsprodukt des Restitutionsvorganges, dem Regenerat, beschäftigt und auf diesem so oft bearbeiteten Gebiet Neues erreicht. Sie befaßt sich im wesentlichen mit der Qualität des Regenerats isolierter Blätter und seiner Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren. Stecklinge von ganzen Tomatenblättern bilden Wurzeln aus der Schnittfläche und Sprosse aus den Achseln der Fiederblättchen. Stecklinge von Fiederblättchen allein bilden nur Wurzeln und keine Sprosse. Bei der Kartoffel bringen Blattstecklinge keine oder nur wenige Wurzeln hervor; eine Produktion von Sprossen oder Knollen erfolgte nie. Werden Blätter mit Achselknospen gesteckt, so bilden sich die Achselknospen zu Knollen um. Die basalen Blätter mit Achselknospen reagieren ebenso, nur erheblich schneller, und bilden größere Knollen als die terminalen.

In einer zweiten Arbeit berichtet ISELL über Versuche mit Blattstecklingen von *Ipomoea batatas*, die eine ganz erstaunliche Regenerationsfähigkeit besitzen und somit auch für andere Versuche sehr geeignet sein dürften (beispielsweise Gewebekultur). Blätter mit und ohne Blattstiel, Blattstücke, Blätter mit reduzierter Spreite und isolierte Blattstiele besitzen das Vermögen, Wurzeln zu produzieren. Es werden außerdem Sprosse aus dem Kallus sowie Knollen gebildet. Erstaunlich ist, daß bewurzelte Blattstiele (Spreite nach Bewurzelung entfernt) noch Sprosse produzieren können. Doch bilden Spreiten ohne oder mit nur wenig Stiel schneller Sprosse als Blätter mit ganzem Stiel. Dieser Effekt wird darauf zurückgeführt, daß die Stiele als Speicherorgane wirken und so die Sproßbildung hemmend beeinflussen.

β) Determination des Regenerationsorts (Polarität).

Eines der zentralen Probleme der entwicklungsphysiologisch eingestellten Restitutionsforschung ist die Frage nach den Faktoren, welche die polare Anordnung der Regenerate bestimmen.

Auf eine eigenartige Weise setzt MARESQUELLE sich mit diesem Problem auseinander. Er beimpft die beiden Schnittflächen eines aus einer *Taraxacum*wurzel herausgeschnittenen Stücks mit *Bacterium tumefaciens*. Statt der normalerweise am apikalen Pol entstehenden Sprosse und der am basalen Pol produzierten Wurzeln bilden sich an beiden Polen nur einige Protuberanzen. Der Verfasser schließt daraus, daß unter dem Einfluß von *Bacterium tumefaciens* die Polarität aufgehoben werde. Dieser Schluß ist selbstverständlich unberechtigt, da es nicht angeht, aus der Gleichheit der pathologischen Gebilde an beiden Polen Rückschlüsse auf die Polarität der normalen Wachstumsvorgänge zu ziehen.

DAVIS versuchte auf ähnliche Weise wie MEHRLICH bei seinen Versuchen zu einem Verständnis der Polarität zu gelangen. Er untersuchte bei einem regenerierenden Weidenzweig den Stickstoffgehalt von Sproß- und Wurzelpol, und kam zu dem Ergebnis, daß die Sprosse sich am Ort des höchsten N-Gehaltes (bezogen auf das Trockengewicht) bilden, während die Wurzeln im Bezirk des niedrigsten N-Gehaltes angelegt werden. Die Ergebnisse von DAVIS sind im einzelnen noch recht anfechtbar; doch erscheint uns auch hier die biochemische Methode dazu geeignet, die Polaritätsfragen entscheidend zu fördern.

Literatur.

- CHOUCROUN: C. r. Acad. Sci. Paris 192 (1931).
 DAVIS, P. A.: Bot. Gaz. 91 (1931). — DESSAUER, FR.: (1) Ber. Inst. physik. Grundl. Med. a. d. Univ. Frankfurt. Leipzig: G. Thieme 1931. — (2) Arch. exper. Zellforsch. 11 (1931). — DILLON-WESTON, R. A.: Nature 2 (1931).
 GURWITSCH, A.: (1) Arch. exper. Zellforsch. 11 (1931). — (2) Monographien Physiol. Berlin: Julius Springer 1932. — GUSSEWA, K.: Planta (Berl.) 12 (1931).
 HARIG, A.: Planta (Berl.) 15 (1931). — HEDEMANN, E.: Biol. Zbl. 51 (1931). — HOLDAWAY, F. G.: Nature 1930. — HÜTTIG, W.: Z. Bot. 24 (1931).
 ISBELL: (1) Bot. Gaz. 91 (1931). — (2) Ebenda 92 (1931).
 KNAPP, E.: (1) Planta (Berl.) 12 (1931). — (2) Ebenda 14 (1931). — KNIEP, H.: (Aus dem Nachlaß bearbeitet von H. DAMMANN). Ber. dtsh. bot. Ges. 49 (1931).
 LEHMANN, E., u. F. AICHELE: Keimungsphysiologie der Gräser. Stuttgart: Ferd. Enke 1931.
 MAINX, F.: Z. Bot. 24 (1931). — MARESQUELLE: C. r. Acad. Sci. Paris 193 (1931). — MATSUBARA, M.: Planta (Berl.) 13 (1931). — MEHRLICH, F. P.: Bot. Gaz. 92 (1931). — MOISSEJEW, M.: (1) Biochem. Z. 241 (1931). — (2) Ebenda 243 (1931).
 NAKAIZUME u. SCHREIBER: Biochem. Z. 237 (1931).
 PAOLIS, C. DE: Bull. Staz. Pat. vege. 11 (1931). — PFEIFFER, H.: Arch. exper. Zellforsch. 11 (1931). — POTOCKY u. SALKIND: Biol. Zbl. 51 (1931).

RABINOWIZ, S. R.: Bull. Staz. Pat. vezt. **11** (1931). — REITER u. GÁBOR: Arch. exper. Zellforsch. **11** (1931). — RONSDORF, L.: Planta (Berl.) **14** (1931).

SCHAFFNER, I. H.: Amer. J. Bot. **18** (1931). — SCHREIBER, E.: (1) Arch. Protistenkde. **73** (1931). — (2) Planta (Berl.) **12** (1931). — SEWERTZOWA, S. B.: Ann. Inst. Pasteur **46** (1931). — SIEBERT, W. W.: Arch. exper. Zellforsch. **11** (1931). — SIMON, S. V.: Jb. Bot. **75** (1931). — STEMPPELL, W.: Arch. exper. Zellforsch. **11** (1931).

WASSERMANN, F.: Arch. exper. Zellforsch. **11** (1931). — WHITE, PH. R.: Ebenda **10** (1931).

YAMPOLSKY, C.: Bull. Torrey bot. Club **57** (1931).

ZICKLER, H.: Biol. Zbl. **51** (1931).

E. Anhang.

16. Ökologie.

Von TH. SCHMUCKER, Göttingen.

Unter Hinweis auf die Abschnitte „Wasserhaushalt“ und „ökologische Pflanzengeographie“ sind hier von Arbeiten, die sich mit dem Einfluß von Außenfaktoren befassen, nur solche nichtgeographischer oder soziologischer Richtung behandelt.

Zur Untersuchung der *Frosthärte* verwendet DEXTER den Grad der Exosmose beim Frieren und Auftauen. Die widerstandsfähigsten Sorten geben dabei am wenigsten Stoffe nach außen ab und erholen sich am schnellsten. Wurzeln mit reichlichem Reservestoffgehalt sind widerstandsfähiger, weshalb Abmähen die Frosthärte herabsetzen kann. Nach TUMANOW werden Winterannuelle um so kälteresistenter, je besser vorher die Assimilationsbedingungen waren. Nahe 0° verbrauchen Pflanzen unter der Schneedecke ziemlich rasch ihre Reservestoffe und werden kälteempfindlich. Welken dagegen erhöht die Resistenz. Nach KARCHER halten die Myzelien einer ganzen Anzahl von Pilzen —70° bis 8 Tage lang, gelegentlich sogar —183° mehr als einen halben Tag lang, aus. Auch einige Algen besitzen ähnliche Resistenz. Dagegen erliegen nach ZSCHOKKE junge Weinblätter bei feuchter Luft und hoher Temperatur einem regelrechten Hitzetod („Hitzschlag“), z. B. Beeren bei einem Aufenthalt in feuchter Luft von 41,5°.

Auf dem Gebiet der *Hydrobiologie* hat RUTTNER eine eingehende Studie über tropische Binnengewässer veröffentlicht, FRITSCH eine Übersicht über die Biologie der Algen gegeben, und GARDINER die Korallenriffe eingehend auch biologisch bearbeitet. Nachdem schon ROBERG gezeigt hatte, daß einzellige Grünalgen organische Substanzen in beträchtlicher Menge ins Substrat diffundieren lassen, wies BRAARUD nach, daß marine *Chlamydomonas*arten bis zu 30% der durch Photosynthese erzeugten, oxydierbaren organischen Substanzen ins Substrat absondern (Hinweis auf Zoochlorellensymbiose), und MERKER bewies die Anwesenheit organischer Substanzen, denen er erhebliche biologische Bedeutung zuschreibt, in Wässern durch Fluoreszenz. BAVENDAMM zeigte, daß die Abscheidung von Kalk in feinsten Form in tropischen Meeren durch Mitwirkung verschiedenster Bakterien, insbesondere auch Sulfatreduzierern, erfolgt, daß es nicht richtig ist, von spezifischen

Kalkbakterien zu sprechen und daß in den Tropen infolge des geringen CO₂-Gehaltes und der erhöhten Bakterientätigkeit infolge erhöhter Temperatur diese Prozesse intensiv verlaufen. BAVENDAMM (2) fand im Kalkschlamm der Bahamainseln weiter einen *Bazillus (gelaticus)*, der Hemizellulosen wie Agar-Agar angreift.

Standorteinflüsse hat eingehend AHONEN geschildert, indem sie die Blattanatomie von Moorpflanzen genauer untersuchte und aus der Plastizität (vor allem Fähigkeit, Licht- und Schattenblätter zu bilden) auf die ökologischen Möglichkeiten der Art schloß. KISSER und LESSER wiesen nach, daß in alten, nie fruktifizierenden Zwergfichten auf Mooren der Zwergwuchs durch Zellverkleinerung zustande kommt. Der Aschengehalt der Blätter ist abnorm niedrig, des Stammes dagegen hoch. Borke wird nicht gebildet.

Vorarbeit für eine spätere genaue Analyse der *biotischen Einflüsse* der Pflanzen im natürlichen Verband aufeinander leisten folgende Untersuchungen: FENTON (1, 2), der die Verdrängung gewisser Arten nach Mischsaat und den Einfluß von Dünger und Beweiden auf die floristische Zusammensetzung untersuchte, und KRUSOVSKAJA, die nachwies, daß insbesondere Raschwüchsigkeit in der Jugend ein entscheidender Faktor der Konkurrenz ist, im nährstoffarmen Boden auch die Wurzelaktivität in höherem Alter. ZSCHOKKE fand, daß in einem Weinberg durch Entfernung eines jeden zweiten Stockes der Flächenertrag nach Menge und Güte erhöht wird. TRUBRIZ zeigte, daß man das lästige Borstgras durch Bewässern und entsprechendes Düngen (nach ALBRECHT besonders Kalkstickstoff), aber auch mit Kleinfräsen restlos beseitigen kann.

In bezug auf *Verbreitungsökologie* hob SAXTON neuerdings die außerordentliche Seltenheit von männlichen Pflanzen von *Lunularia* hervor (Südafrika). SAASTAMOINEN zeigte, daß *Rubus arcticus*, der in Finnland in vielerlei Assoziationen auftritt, sich trotz guter Blüteneinrichtung fast nur vegetativ fortpflanzt. Nach LAWSON setzen die Proteaceen Australiens im allgemeinen sehr schlecht an, was er auf hybridogenen Ursprung vieler Formen zurückführt, da fast immer mehr als 50% des Pollens steril ist. AGHARKAR und BANERJE fanden oft in Indien an der massenhaft vorkommenden *Eichhornia azurea* kaum Samen, was zum Teil auf dem sehr starken Überwiegen der Mittelgriffel beruht, zum Teil darauf, daß nur in der feuchten Jahreszeit überhaupt Samen ansetzen, da dazu über 90% Feuchtigkeit notwendig ist. DARLINGTON bewies, daß von 21 Arten garantiert 51 Jahre alter Samen noch 5 Arten keimten, davon eine (*Verbascum Blattaria*) zu 62%. ZAZURILLO beschrieb eingehend den Bau ornithochorer Früchte und Samen, zeigte, daß durchaus nicht immer ein besonders dickes Schutzgewebe vorhanden ist und daß eine direkte Übertragung von *Daphne altaica* durch Vögel vom Altai nach Europäisch-Rußland nicht anzunehmen sei. CHEVALIER meint,

von 60000 Arten seien nur 300 dem tropischen Afrika und Südamerika gemeinsam. Ihre Übertragung habe, abgesehen von einigen kleinsamigen Sumpfpflanzen und Meerstrandbewohnern, durch den Menschen stattgefunden. EKLUND zeigte, wie auf Grund von Fernverbreitung und starker Samenproduktion *Allium ursinum* auf Aaland Fuß faßte.

Von ökologisch besonders interessanten Typen seien die Mangroven genannt. TROLL (1) und TROLL und DRAGENDORFF hoben hervor, daß die „Atemwurzeln“ von *Sonneratia* und *Bruguiera* trotz morphologischer Verschiedenheit in erster Linie als Wurzelträger anzusehen sind, um die aktiv tätigen Seitenwurzeln immer wieder in dem sich erhöhenden, sauerstoffarmen Substrat der Oberfläche nahezubringen. Die „Nasenfunktion“ käme als zweite Aufgabe dazu, ist auch wahrscheinlich gemacht, aber noch nicht sicher bewiesen. WEBERBAUER beschreibt, wie die riesige Polsterpflanze *Pycnophyllum*, die nur an wenigen Stellen der Hochanden an der Vegetationsgrenze vorkommt, durch Stammverkrümmung und -verkürzung in den Boden hineingezogen wird. Ihre Haare wirken als Taukonsensoren. Der Samenansatz dieser diözischen Pflanze und ihre Vermehrung scheint äußerst kärglich zu sein, der Polsterwuchs sei durch Kälte, Trockenheit und Winde im Hochgebirge zum großen Teil direkt induziert. Leider physiologisch noch gänzlich problematisch sind gelbgrüne winzige Algen, die nach SCHILLER in der Adria noch bei 1200 m, im Atlantik noch bei 4000 m reichlich auftreten sollen und die natürlich unter Umständen eine recht erhebliche Rolle für den Stoffkreislauf in der Biosphäre spielen könnten.

Über das *Mykorrhizap*problem liegen, abgesehen von der hervorragenden Arbeit BURGEFFS (ausführlich erst 1932 erschienen) nur wenige Untersuchungen vor. PALM wies nach, daß auch die tropischen Vorposten der Kiefern (*P. Merkusii* in Sumatra und *P. cubensis*) *Boletus-Mykorrhiza* besitzen. CAPPELLETTI isolierte aus *Allium roseum* eine *Rhizoctonia*. Da Stoffe aus dem Kulturmedium des Pilzes bzw. seinem zerriebenen Myzel unverpilzte Pflanzen schädigten (z. B. Transpirationsanomalien), so wird angenommen, daß auch im Mykorrhizaverband der Wirt mannigfach geschädigt werde. Purinkörper und K-Ureat wirken ähnlich. Der Einfluß des Pilzes auf die Kernstruktur wird beschrieben und vermutet, daß sogar die Apomixis mit der Verpilzung in Beziehung stehe. HASSELBAUM fand bei *Empetrum* eine fakultative, endotrophe Verpilzung der Epidermiszellen mit Hinneigung zur Ekto- trophie (ähnlich Ericaceen) mit Wirts- und Verdauungszellen. Der Symbiont soll eine *Mortierella* sein, die zwar nicht freien Stickstoff assimiliert, wohl aber vielleicht schwer zugängliche N-Verbindungen aufschließt. Nach ADDOMS und MONNCE umgibt bei *Vaccinium macrocarpum* der Symbiont die Wurzeloberfläche als lockeres Netz, dringt in die Epidermis ein, wo er dichte Ballen und Knäuel bildet, durchzieht aber schließlich die ganze Pflanze, besonders die Parenchymgewebe.

Für N-Assimilation ergaben sich keinerlei Anzeichen. In den Knöllchen von *Alnus* und *Hippophae* fand BORM nur Bakterien, keine Actinomyceten oder Pilze (nach unveröffentlichten Angaben von O. LUDWIG sind aber sicher Hyphen nachzuweisen). Die Verdauung der Bakterien wird geschildert. Das aus *Alnus* isolierte Bakterium soll sehr schwach N binden können. VIRTANEN und HANSEN haben ihre Untersuchungen über Leguminosenknöllchen zusammengefaßt und insbesondere auf die schon frühzeitig eintretende Ausscheidung von N-haltigen Stoffen aus den Knöllchen ins Substrat hingewiesen (nachgewiesen z. B. auch mit Mischsaat von *Trifolium* und *Alopecurus*).

Unter den *Flechten* hat TOBLER (1) in *Chiodecton* ein sehr interessantes labiles Konsortium von Algen und Pilzen untersucht. Der Pilz kann sehr wohl allein leben und vergesellschaftet sich nur schwer mit Algen, am innigsten mit *Trentepohlia*. Der Pilz allein erzeugt in Masse einen roten kristallinen Farbstoff (Chiodectonsäure) und Ca-Oxalat. Beide Stoffe treten zurück, wo im Konsortium Algen reichlicher vorhanden sind, was durch weißliche Färbung sichtbar wird und auf enge stoffwechselfysiologische Beziehungen beider Partner hinweist. Morphologisch ist die gegenseitige Beeinflussung gering. Der Pilz, der auch in der Flechte fast stets steril bleibt, scheint für das Alleinleben nicht mehr, für den Lichenismus noch nicht recht geeignet zu sein. WALLERT kommt zur Ansicht, die Algen lebten im Flechtensthaullus unter optimalen Bedingungen, das Auftreten von Pilzhaustorien sei aber ein Beweis für Parasitennatur des Pilzes in der Flechte. Der Pilz sei direkt bezüglich der Kohlehydrate, indirekt auch bezüglich der N-Verbindungen ein Parasit. GERBER wies eine unerwartet starke Verbreitung von „Flechtenparasiten“ nach, BACHMANN starke Isidienbildung erstmals bei einer Kalkflechte (*Verrucaria horizontalis*), und ERICHSEN zeigte, daß die sonst vorwiegend trockene Gebirgsfelsen bewohnende Gattung *Staurothele* auch einen Vertreter besitzt, der für die Gezeitenzone der Unterelbe in reinem Wasser charakteristisch ist.

Von *intrazellularen Symbiosen* kann ein von RODRIGUEZ untersuchter Fall (*Zoochlorella* in *Spongilla lacustris*) Interesse beanspruchen. Allein die Choanocyten nehmen die Algen auf, sie durchwandern das Plasma, werden aber in den Verdauungszellen weder verdaut noch ausgestoßen. Nach GARDINER kommen im Seichtwasser von Korallenriffen zooxanthellenfreie Coelenteraten überhaupt nicht vor, wie auch andererseits die Bauzone der Korallen an Meerestiefen gebunden ist, in denen Photosynthese noch stattfindet. Es handelt sich vielleicht um Wegnahme der Atmungskohlensäure. PANDAZIS fand bei 20 Oligochaeten in einem bestimmten Teil der Nephridien immer die gleiche Bakterienart, die vielleicht bei der Eiweißverdauung eine Rolle spielen könnte. Die vielgenannten, zahlreich im Bindegewebe des Regenwurms vorkommenden „Bakteroiden“ sind nach BUTSCHOWITZ (Eiweiß?)-

Kristalle. In der äußeren Gallertschicht der Alge *Chalkopyxis* fand PASCHER gesetzmäßig in Hohlräumen lebende Bakterien unbekannter Physiologie. DREIDAX konnte durch Zusatz von Regenwürmer zu ungedüngten und besonders mit Strohmehl gedüngtem Boden zum Teil enorme Erhöhungen des Kornertrags feststellen. Doch erwiesen sich nicht für alle Pflanzen und alle Fälle die Regenwürmer förderlich.

Die *Blütenbiologie* erfuhr durch eine Anzahl am natürlichen Standort angestellter Vogelblumenuntersuchungen eine wesentliche Bereicherung. DOCTERS VAN LEEUWEN stellte an 6 Erythrinaarten Javas 27 Vogelarten als zum Teil regelmäßige und massenhaft erscheinende Blütenbesucher fest. Die grellrot und orange gefärbten, allein durch Turgor sehr kräftig und elastisch gebauten Blüten (nur an besonders gefährdeten Stellen ist die Epidermis durch verstärkte Papillen geschützt) erzeugen in den Morgenstunden massenhaft (z. B. 0,5 ccm je Blüte) zum Teil sehr süßen, zum Teil etwas bitteren Honig, der sich im Blütengrund sammelt. Trotzdem ist er meist leicht für die Besucher, deren wichtigste Stargröße haben, zugänglich. Hauptbesuchszeit sind die Stunden von 8—10. Nur eine der Arten hat resupinierte Blüten, doch stehen die Blüten infolge der Lage der Zweige verschieden im Raum, meist mit mehr oder minder aufrechter Fahne, wobei eine typische Anflugfläche fehlt. Die Besucher lassen sich irgendwo auf dem Blütenstand nieder und beuten den Honig in verschiedenster Stellung aus, wobei die größeren Arten regelmäßig die Bestäubung vollziehen. Nektariniden spielen nicht die Hauptrolle. Auch sie genießen sitzend, nicht im Schwirrflug „stehend“, den Honig, wobei manche Arten regelmäßig seitlich einbrechen. Die normalen Gäste, unter denen sich zahlreiche Frucht- und Tierfresser befinden, besuchen die Blüten um des Nektars willen, in erster Linie wohl um ihren Durst zu stillen, zumal während der Blütezeit andere Trinkstellen kaum vorhanden sind. Das hat Verfasser auf verschiedene Weise exakt festgestellt. Wieweit der Zuckergehalt als Nahrungsmittel eine Rolle spielt, steht dahin. Auch Eichhörnchen können die Blüten ohne Beschädigung ausbeuten, doch sind sie meist Zerstörer, ihre Bedeutung als Bestäuber ist gering. PORSCH (1), der die Zahl regelmäßig blütenbesuchender Vögel auf mehr als 2000 Arten schätzt, hebt die Bedeutung des Grellrot als Kontrastfarbe besonders morgens und abends hervor, insbesondere als Fernsignal, um so mehr, als die Blumenvögel eine gesteigerte Rotempfindlichkeit besitzen dürften. Doch fehlt gerade bei höchst entwickelten Vogelblütigen das grelle Reinrot zuweilen, bzw. ist durch Purpur usw. ersetzt. MOLLER (2) beobachtete in Costa Rica zahlreiche Kolibriarten beim Blütenbesuch und fand, daß die Neigung dazu nach Art und Stimmung des Individuums schwankt. Sie beuten den Honig in mannigfacher Stellung aus, meist aber doch mit fast vertikalem Rumpf schwirrend vor der Blüte „stehend“. Der Schnabel wird ganz in die Blüte eingeführt, wobei die Zunge wie

ein Pumpenkolben wirkt. Ein Blütenbesuch dauert nur 1—7 Sekunden. Die Zuckervögel sind weniger wichtig und offenbar im Übergang von Frucht- zu Honignahrung. Sie klammern sich meist in bizarren Stellungen fest und brechen, wie übrigens auch die Kolibris, oft seitlich ein. Im Magen wurde reichlich Honig und nur wenige Insekten gefunden. MOLLER (1) stellte in eingehenden anatomischen Untersuchungen ausgesprochene Konvergenzen für Blütenbesuch im Kopfbau von Vögeln verschiedenster Verwandtschaftskreise (Kolibris, Honigsauger, Zuckervogel) fest. PORSCH (2) teilt mit, daß ein indischer Beobachter an *Erythrina indica* 43 Vogelarten als Besucher fand. Die Lebensgemeinschaft zwischen Blüte und Vogel, nach ihm mindestens ebenso eng wie zwischen Blüte und Insekt, wird von den Eingeborenen längst ausgenutzt, indem sie Blütenstände als Köder bei der Vogeljagd in oft höchst sinnreicher Weise benützen. Die endemischen Kleidervögel Hawais stehen in enger Beziehung zu ebenfalls endemischen Baumlobelien und Myrtaceen.

Es kann heute als gesichert gelten, daß in den Tropen vielfach Vögel die Insekten als Bestäuber weitgehend vertreten und daß sie wegen des Nektars die Blüten besuchen.

PORSCH (3) beobachtete an den hängenden, nach Kohlrabi duftenden Blüten von *Crescentia* in Costa Rica (Nachtblüher) sehr häufig die Krallenspuren von Fledermäusen und konnte dann überaus zahlreichen nächtlichen Besuch durch einen Vampir feststellen, der blitzschnell von Blüte zu Blüte eilt und normal die Bestäubung vollziehen kann, da Blütenbau und Tierkörper gut zusammen passen.

KUGLER (1) wies das ausgezeichnete Farbunterscheidungsvermögen der Hummeln nach, das sich im Gegensatz zu Bienen auch über den Rotteil erstreckt. Er zeigt, daß die Saftmale im allgemeinen bei radiären Blüten entbehrlich sind, wo schon die Gestalt der Blüte hinreicht, die Hummeln den Eingang richtig finden zu lassen. Große Bedeutung scheint den Saftmalen bei Blüten ohne deutlichen oder sehr exzentrischen Eingang zuzukommen, die aber selten sind. Er (2) machte sehr wahrscheinlich, daß die oft scheinbar mangelnde Bindung an bestimmte Blütenfarben durch gleichzeitige Bindung der Hummeln an zwei verschiedene Farben zustande kommt, also nicht ein primitives, sondern ein besonders hochentwickeltes Farbsehen darstellt. GOETZE zeigte, daß der völlig selbststerile Rotklee derart an Hummeln angepaßt ist, daß durch Rückgang der Erdhummeln infolge Bodenkultur der Samenanatz oft leidet. Unter gewissen Umständen können aber Bienen den Nektar erreichen, so daß Einstellen von Bienenkörben in Kleeschlägen den Samenertrag verdreifacht, wenn nur in der Umgebung sonst wenig honigreiche Pflanzen vorhanden sind. Züchterische Aufgabe ist deshalb, Sorten mit sehr reichem Nektarertrag, aber kurzer Röhre, zu erzielen, die dann auch leicht von Bienen bestäubt werden können.

PHILLIPS fand, daß in einem Wald des Kaplandes von 63 Bäumen und Sträuchern 52 fast ausschließlich durch Bienen bestäubt werden.

Nach H. TROLL war von 25 untersuchten Grasarten keine völlig selbststeril, während andererseits nur einzelne Individuen voll selbstfertil erschienen. Individuelle Schwankungen sind häufig und groß. Nach MUTH ist *Vicia sepium* physiologisch selbststeril und auf Hummeln angewiesen, die oft irregulär einbrechen. Bei ihr wie bei *Lathyrus pratensis* ist der Samenansatz oft gering. Nach FIDEL und TRISTAN erzeugt *Secchium edule* am natürlichen Standort männliche Blüten eigentlich allzu reichlich, denn sie werden vom Hauptbesucher, einer sozialen Biene, derart bevorzugt, daß der Besuch der weiblichen Blüten leidet und Wegschneiden eines Teiles der ersteren die Samenproduktion hebt.

SCHMUCKER zeigte, daß die höchst auffällige Bevorzugung von links bzw. rechts durch Hummeln bei deren Einbruch in Salviablüten durch Asymmetrie des Tieres bedingt ist. Es ist von Interesse, daß BELIAJEFF bei *Drosophila* eine Mutation mit stets rechts gedrehtem Abdomen fand, was die Möglichkeit derartiger bestimmter Asymmetrien bei Insekten beweist. DAUMANN (2) wies nach, daß an Opuntia Blüten gleichzeitig zwei Scharen von Bienen gebunden sein können, deren eine nur die extrafloralen Nektarien besucht (Bindung wohl im Knospens stadium), während die andere Pollen sammelt. POHL (2) untersuchte das Bewegungsgewebe von *Philodendron Selloum* und zeigte, daß hier der Pollenkitt aus rasch spröde werdender plasmartiger Masse besteht. Durch Balsam, der aus aufbrechenden Harzgängen der Spathainnenseite hervorquillt, werden offenbar die Insektenextremitäten klebrig, so daß trotzdem indirekt für das Anhaften des Pollens gesorgt ist. In einer anderen Arbeit zeigte POHL (1), daß *Viscum album* vorzugsweise insektenblütig ist (vorwiegend kleine Fliegen), daß aber Bienen nur die nektarlosen männlichen Blüten pollensammelnd besuchen. *Viscum* wurde von HEINRICHER für vorwiegend windblütig gehalten.

MANSFELD wies nach, daß bei *Catasetum* die Auslösung der Pollinienabschleuderung durch mechanisch übertragene Zerrung bei Antennenverbiegung erfolgen kann, aber nicht, wie er will, daß überhaupt keine Reizleitung möglich ist, und gerade diese ist das physiologisch interessanteste. Die mechanische Auslösung bei antennenlosen Arten hat GUTTENBERG beschrieben. BERGDOLT lehnt die bekannten Ansichten GÜNTHARTS über die Zweckmäßigkeit der Anthesevorgänge bei *Alyssum* im Dienste einer schließlichen Autogamie ab.

Nach PASSECKER sind Äpfel-, Birn- und Kirscharten gewöhnlich selbststeril, meist auf Grund morphologischer Verhältnisse oder Minderwertigkeit der Geschlechtszellen. Bei Steinobst kommt auch echte physiologische Selbststerilität vor. Bei Pollenkeimversuchen in Zuckermischung wirkt, entgegen den Befunden von BRANSCHIEDT, Zugabe von Narbenstückchen nicht erheblich förderlich.

In ephemeren Blüten setzt nach SCHUMACHER schon mit dem Aufblühen ein rascher Eiweißzerfall ein, der manchmal geradezu explosiv wird und die kurze Lebensdauer verständlich macht. Bei langblühenden Orchideenblüten beginnt dieser Abbau kurz nach der Bestäubung. Ephemere Blüten hat RIMBACH nachgewiesen bei der *Iridacee Calydorea* (Uruguay), die nur einmal von Mittag bis zum folgenden Morgen blüht, und KUIJPER bei *Hibiscus mutabilis*, die sich um 4 Uhr weiß öffnen, ab 9 Uhr allmählich rot werden und um 17 Uhr welken. Die merkwürdige Tatsache, daß *Enhalus acoroides* nur zu Zeiten des Springniedrigwassers in Massen blüht, führt TROLL (2) auf die dann stattfindende Temperaturerhöhung in den restierenden Ebbetümpeln zurück, das Einfangen der männlichen Blüten auf die Unbenetzbarkeit der Petalen der weiblichen Blüten. Das oft annähernd tagesperiodische Öffnen und Schließen der Blüten von *Silene Saxifraga* hängt weitgehend von den Feuchtigkeitsverhältnissen (Hydratur) der Pflanze ab (nach HALKET). STOMPS sah im Gegensatz zu Angaben von SIGMOND Oenotheraknospen im Dauerdunkel noch nach einer Woche sich „zeitgerecht“ öffnen und spricht von einem vererbten Rhythmus, ohne die sicher bedeutungsvolle Nachwirkung zu erwähnen.

Nach BODMER-SCHOCH wachsen im Griffel des heterostylen *Fagopyrum* die Pollenschläuche nach illegitimer Bestäubung zwar anfangs ebenso rasch wie nach legitimer, stellen aber bald ihr Wachstum ein, weil in der basalen Griffelzone Hemmungsstoffe vorhanden sind. SIGMOND wies nach, daß die Trennungsgewebe für das Abwerfen der Blütenkrone bei Efeu, wildem Wein und Rizinus sehr frühzeitig angelegt werden, sich mit Reservestoffen füllen und dann durch deren Mobilisation unter Turgorerhöhung und Zuhilfenahme einer Dimorphie der Gewebezellen das Ablösen bewirken. Nach RIMBACH (1) liegt der Fruchtknoten der Amaryllidee *Haylockia* ohne Rücksicht der Tiefenlage der Zwiebel stets 1,5 cm unter der Erdoberfläche. Mit dem Reifen der Kapsel erfolgt ein ungeheures Wachstum des Stiels, der die Kapsel bis 10 cm über den Boden hebt. GORCZYNSKI fand bei *Cardamine chenopodifolia* kleistogame Blüten sowohl über wie unter der Erdoberfläche. Besonders in letzteren, die dicht geschlossen bleiben, lösen sich die Antherenwände während der Anthese partiell auf. Die unterirdischen Blüten entwickeln normale Samen, aber viel weniger als die oberirdischen je Frucht.

Nach ROHRHOFER kommen nur bei zwei Bignoniaceengattungen Metastaminodien vor, alle übrigen haben nur Apostaminodien; nach DAUMANN (3) sind die Staminodien bei *Stratiotes* umgewandelte Staubblätter mit allen Übergangsstufen auch hinsichtlich der Nektarproduktion. DAUMANN (1) hat auch gezeigt, daß die sehr mannigfachen Blütennektarien von *Nepenthes* wie die Drüsen der Kanne ein peptisches Enzym produzieren. Auf die Arbeiten über Chemie des Nektars (BEUT-

LER grundlegend, NIETHAMMER) und die Chemie des Pollens von ELSER und GANZMÜLLER (*Alnus*, *Pinus*, *Corylus*) kann hier nur hingewiesen werden. Anhangsweise sei erwähnt, daß nach M. MÜLLER die Wollbiene *Anthidium* die Wolle für den Nestbau von *Ballota*, *Melissa* und *Stachys* sammelt.

Literatur.

- ADDOMS, R., u. F. C. MONNCE: *Plant phys.* 6 (1931). — AGHARKAR, S. P., u. J. BANERJE: *Agricult. J. India* 25 (1930). — AHONEN, J.: *Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo* 15 (1931).
- BACHMANN, E.: *Ber. dtsh. bot. Ges.* 49 (1931). — BAVENDAMM, W.: (1) *Ber. dtsh. bot. Ges.* 49 (1931). — (2) *Ebenda.* — BELIAJEFF, N. K.: *Biol. Zbl.* 51 (1931). — BERGDOLT, E.: *Flora (Jena)* 25 (1931). — BEUTLER, R.: *Z. vergl. Physiol.* 12 (1930). — BODMER-SCHOCH, H.: *Ber. schweiz. bot. Ges.* 39 (1930). — BORM, L.: *Bot. Archiv* 31 (1931). — BRAARUD, T., u. B. FOYN: *Avh. norsk. vidensk. akad. I. Oslo.* 1930. — BRANSCHIEDT, P.: *Gartenbauwiss.* 4 (1931). — BURGEFF, H.: *Saprophytismus und Symbiose.* Jena 1932. — BUTSCHOWITZ, T.: *Biol. Zbl.* 51 (1931).
- CAPELLETTI, C.: *Ann. di Bot.* 19 (1931). — CHEVALIER, A.: *Rev. bot. appl.* 11 (1931).
- DARLINGTON, H. T.: *Amer. J. Bot.* 18 (1931). — DAUMANN, E.: (1) *Bot. Zbl.* I 47, *Beih.* (1930). — (2) *Biol. generalis (Wien)* 6 (1930). — (3) *Planta (Berl.)* 14 (1931). — DEXTER, S. T., u. Mitarbeiter: *Plant Phys.* 5 (1930). — DOCTERS VAN LEEUWEN, W. M.: *Ann. Jard. bot. Buitenzorg* 42 (1931).
- EKLUND, O.: *Mem. soc. pro Fauna et Flora Fenn.* 5 (1930). — ELSER, E., u. F. GANZMÜLLER: *Z. physiol. Chem.* 194 (1930). — ERICHSEN, C.: *Bot. Ver. Hamburg* 7 (1931).
- FENTON, E. W. (1) *Ann. appl. Biol.* 18 (1931). — (2) *J. Ecology* 19 (1931). — FIDEL, J., u. E. TRISTAN: *Biol. generalis (Wien)* 7 (1931). — FRITSCH, F. E.: *J. Ecology* 19 (1931).
- GARDINER, J. ST.: (1) *Coral reefs and atolls.* London 1931. — (2) *Nature (Lond.)* 1931. — GERBER, K.: *Arch. Protistenkunde* 74 (1931). — GÖTZE, G.: *Züchter* 3 (1931). — GORCZYNSKI, T.: *Acta soc. Bot. Pol.* 7 (1930). — GUTTENBERG, H.: *Planta (Berl.)* 11 (1930).
- HALKET, A. C.: *Ann. of Bot.* 45 (1931). — HASSELBAUM, G.: *Bot. Archiv* 31 (1931). — HEINRICHER, E.: *Beitr. Biol. Pflanz.* 19 (1931).
- KARCHER, H.: *Planta (Berl.)* 14 (1931). — KISSER, J., u. A. LESSER: *Biol. generalis (Wien)* 7 (1931). — KRASOVSKAJA, J.: *Trudy prikl. Bot. i. pr. (russ.)* 25 (1931). — KUGLER, H.: (1) *Planta (Berl.)* 10 (1930). — (2) *Ber. dtsh. bot. Ges.* 49 (1931).
- LAWSON, A.: *Proc. Linnean Soc. N. S. Wales* 55 (1930).
- MANSFELD, R.: *Ber. dtsh. bot. Ges.* 49 (1931). — MERKER, E.: *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Phys.* 49 (1931). — MOLLER, W.: (1) *Biol. generalis (Wien)* 6 (1930). — (2) *Ebenda* 7 (1931). — MÜLLER, M.: *Z. Insektenbiol.* 26 (1931). — MUTH, H.: *Z. Züchtg. A* 16 (1931).
- NIETHAMMER, A.: *Gartenbauwiss.* 4 (1931).
- PALM, B.: *Sv. bot. Tidskr.* 24 (1930). — PANDAZIS, G.: *Zbl. Bakt. I* 120 (1931). — PASCHER, A.: *Ebenda* II 83 (1931). — PASSECKER, F.: *Biol. generalis (Wien)* 7 (1931). — POHL, F.: (1) *Bot. Zbl. I* 47, *Beih.* (1931). — (2) *Planta (Berl.)* 15 (1931). — PORSCH, O.: (1) *Biol. generalis (Wien)* 7 (1931). — (2) *Ebenda* 8 (1932). — (3) *Österr. Bot. Z.* 80 (1931).

RIMBACH, A.: (1) Ber. dtsh. bot. Ges. 48 (1930). — (2) Ebenda 49 (1931). — ROBERG, M.: Jb. Bot. 72 (1930). — RODRIGUEZ, G. C.: Ann. Soc. roy. zool. Belg. 61 (1931). — ROHRHOFER, J.: Österr. Bot. Z. 80 (1931). — RUTTNER, F.: Arch. Hydrobiol. Suppl. 8 (1931).

SAASTAMOINEN, S.: Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo 13 (1931). — SAXTON, W. T.: Trans. roy. Soc. S. Africa 19 (1931). — SCHILLER, J.: Biol. Zb. 51 (1931). — SCHMUCKER, TH.: Ebenda 51 (1931). — SCHUMACHER: Jb. Bot. 75 (1931). — SIGMOND, H.: Bot. Zbl. I 48, Beih. (1931). — STOMPS, TH. J.: Ber. dtsh. bot. Ges. 49 (1931).

TOBLER, F.: Ber. dtsh. bot. Ges. 49 (1931). — TROLL, H. J.: Z. Züchtg. A. 16 (1931). — TROLL, W.: (1) Ber. dtsh. bot. Ges. 48 (1930). — (2) Flora (Jena) 25 (1931). — TROLL, W., u. O. DRAGENDORFF: Planta (Berl.) 13 (1931). — TUMANOW, J. J.: Phytopathol. Z. 3 (1931). — TRUBRIZ, J.: Wiener Landw. Ztg. 81 (1931).

VIRTANEN, A., u. S. HANSEN: Biochem. Z. 232 (1932).

WALLERT, K.: Bot. Archiv 33 (1931). — WEBERBAUER, A.: Ber. dtsh. bot. Ges. 49 (1931).

ZAZURILLO: Z. russk. bot. Obsz. 16 (1931). — ZSCHOKKE, A.: Das Weinland. Wien 1931.

Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Von Dr. **S. Kostytschew**, ord. Mitglied der Russischen Akademie der Wissenschaften, Professor der Universität Leningrad. In zwei Bänden.

Band I: **Chemische Physiologie.** Mit 44 Textabbildungen. VII, 567 Seiten. 1925. RM 27.—; gebunden RM 28.50*

Band II: **Stoffaufnahme, Stoffwanderung, Wachstum und Bewegungen.** Unter Mitwirkung von Dr. **F. A. F. C. Went**, Professor an der Universität Utrecht. Mit 72 Textabbildungen. VI, 459 Seiten. 1931. RM 28.—; gebunden RM 29.80

Lehrbuch der Pflanzenphysiologie auf physikalisch-chemischer Grundlage. Von Dr. **W. Lepeschkin**, früher o. ö. Professor der Pflanzenphysiologie an der Universität Kasan, jetzt Professor in Prag. Mit 141 Abbildungen. VI, 297 Seiten. 1925. RM 15.—; gebunden RM 16.50*

Pflanzenatmung. Von Dr. **S. Kostytschew**, ord. Mitglied der Russischen Akademie der Wissenschaften, Professor der Universität Leningrad. Mit 10 Abbildungen. VI, 152 Seiten. 1924. RM 6.60*
Bildet Band VIII der „Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere“.

Die physikalische Komponente der pflanzlichen Transpiration. Von **A. Seybold**. Mit 65 Abbildungen. X, 214 Seiten. 1929. RM 26.—*
Bildet Band II der „Monographien aus dem Gesamtgebiet der wissenschaftlichen Botanik“.

Elektrophysiologie der Pflanzen. Von Dr. **Kurt Stern**, Frankfurt a. M. Mit 32 Abbildungen. VII, 219 Seiten. 1924. RM 11.—; gebunden RM 12.—*
Bildet Band IV der „Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere“.

Die Regulationen der Pflanzen. Ein System der ganzheitbezogenen Vorgänge bei den Pflanzen. Von Professor Dr. **E. Ungerer**, Privatdozent an der Technischen Hochschule Karlsruhe. Zweite, erweiterte Auflage. XXIV, 364 Seiten. 1926. RM 22.80; gebunden RM 24.—*
Bildet Band X der „Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere“.

Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Von Dozent Dr. **J. Braun-Blanquet**, Montpellier. Mit 168 Abbildungen. X, 330 Seiten. 1928. RM 18.—; gebunden RM 19.40*
Bildet Band VII der „Biologischen Studienbücher“.

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik. Unter Mitwirkung von W. Benecke, Münster, A. Ernst, Zürich, H. v. Guttenberg, Rostock, K. Linsbauer, Graz, E. Pringsheim, Prag, G. Tischler, Kiel, F. v. Wettstein, München. Herausgegeben von Wilhelm Ruhland, Leipzig, und Hans Winkler, Hamburg. (Abteilung E der „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie“.)
Jährlich erscheinen 2 bis 3 Bände zu je 4 Heften. Bis Ende 1932 erschienen 17 Bände. Preis des Bandes etwa RM 110.— bis RM 120.—

* Auf die Preise der vor dem 1. Juli 1931 erschienenen Bücher wird ein Notnachlaß von 10% gewährt.

Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte.

Von Dr. **Wilhelm Troll**, Privatdozent an der Universität München. Mit 312 Abbildungen. XIII, 413 Seiten. 1928. RM 39.—*

Bildet Band I der „Monographien aus dem Gesamtgebiet der wissenschaftlichen Botanik“.

Biologie der Blütenpflanzen. Eine Einführung an der Hand mikroskopischer Übungen von Professor Dr. **Walther Schoenichen**. Mit 306 Originalabbildungen. 216 Seiten. 1924. RM 6.60; gebunden RM 8.—*
Bildet Band II der „Biologischen Studienbücher“.

Biologie der Früchte und Samen (Karpobiologie).

Von Professor Dr. **E. Ulbrich**, Kustos am Botanischen Museum der Universität Berlin-Dahlem. Mit 51 Abbildungen. VIII, 230 Seiten. 1928. RM 12.—; gebunden RM 13.20*

Bildet Band VI der „Biologischen Studienbücher“.

Selbststerilität und Kreuzungssterilität im Pflanzenreich und Tierreich. Von Dr. **Friedrich Brieger**, Privatdozent an der Universität Berlin. Mit 118 Abbildungen. XI, 395 Seiten. 1930. RM 32.—; gebunden RM 33.80*

Bildet Band XXI der „Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere“.

Das Problem der Zellteilung, physiologisch betrachtet. Von Professor Dr. **Alexander Gurwitsch**, Institut für Experimentelle Medizin in Leningrad. Unter Mitwirkung von Lydia Gurwitsch. Mit 74 Abbildungen. VIII, 222 Seiten. 1926. RM 16.50*

Die mitogenetische Strahlung. Zugleich zweiter Band der „Probleme der Zellteilung“. Von Professor Dr. **Alexander Gurwitsch**, Institut für Experimentelle Medizin in Leningrad. Unter Mitwirkung von Lydia Gurwitsch. Mit 70 Abbildungen. IX, 384 Seiten. 1932. RM 32.—; gebunden RM 33.80
Bilden Band XI und XXV der „Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere“.

Methodik der wissenschaftlichen Biologie. Unter Mitarbeit zahlreicher Fachgelehrter herausgegeben von Professor Dr. **T. Péterfi**, Berlin. Zwei Bände. Zusammen RM 188.—; gebunden RM 198.—*

Band I: **Allgemeine Morphologie.** Mit 493 Abbildungen und einer farbigen Tafel. XIV, 1425 Seiten. 1928.

Band II: **Allgemeine Physiologie.** Mit 358 Abbildungen. X, 1219 Seiten. 1928.

Österreichische Botanische Zeitschrift. Herausgegeben von Professor Dr. **Richard Wettstein**, Wien. Unter redaktioneller Mitarbeit von Professor Dr. **Erwin Janchen**, Wien, und Professor Dr. **Gustav Klein**, Mannheim.

Erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften, die jährlich zu einem Band von etwa 320 Seiten vereinigt werden. 4 Hefte bilden einen Band. Bis Ende 1932 erschienen 81 Bände. Preis des Bandes etwa RM 35.— bis RM 45.—.
