

# Beihefte

zum

# Botanischen Centralblatt.

2151  
5 - JUN 1936

---

Original-Arbeiten.

---

Herausgegeben von

Geh. Rat Uhlworm  
Bamberg,

A. Pascher  
Prag.

---

Band XLV.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Mit 3 Tafeln und 47 Abbildungen im Text.

---

1929

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

---

Alle Sendungen für die Beihefte werden erbeten an Prof. Dr. Pascher,  
Prag II viniěna 3a.

# Inhalt.

	Seite
Bodmer, H., Beiträge zur Anatomie und Physiologie von <i>Lythrum Salicaria</i> L. Mit 15 Abbildungen im Text	1—58
Pohl, F., Der einfaltige Pollen, seine Verbreitung und phylogenetische Bedeutung. Mit 1 Abbildung im Text . . . . .	59—73
Diepenbrock, F., Beitrag zur Kenntnis der Nektarien bei Hibisceen, unter besonderer Berücksichtigung der Kelchblätter. Mit 2 Abbildungen im Text .	74—82
Bihlmeier, M., Zur Kenntnis der Keimungsphysiologie einiger Labiaten und Cruciferen-Samen. Mit 1 Abbildung im Text . . . . .	83—96
Czurda, V., Morphologie und Physiologie des Algenstärkekornes. Mit 22 Abbildungen im Text . .	97—270
Fischer, M., Beiträge zur Kenntnis der Spaltenapparate an Früchten und zur Durchlüftung der Hohlfrüchte. Mit 3 Tafeln und 3 Abbildungen im Text . . .	271—389
Pascher, A., Eine neue farblose Chlorophyce. Mit 3 Abbildungen im Text . . . . .	390—400
Stephan, J., Keimungs- und Wachstumsbeschleunigung bei <i>Dicksonia antarctica</i> . . . . .	401—408



# Beiträge zur Anatomie und Physiologie von *Lythrum Salicaria* L.

Von  
Helen Bodmer.

(Mit 15 Abbildungen im Text.)

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
<b>Einleitung</b> . . . . .	2
<b>I. Kapitel. Die Entwicklungsgeschichte des Leitungssystems.</b>	
1. Ontogenie der Leitungsbahnen bei der Keimpflanze . . . . .	3
2. Ontogenie der Leitungsbahnen bei den Stengeltrieben zwei- bis mehrjähriger Pflanzen . . . . .	19
<b>II. Kapitel. Anatomie der ausgewachsenen Pflanze.</b>	
1. Aufbau des Speicherorgans . . . . .	27
2. Vergleichende Anatomie der drei Formen (Lang-, Mittel- und Kurzgriffel). . . . .	29
<b>III. Kapitel. Physiologische Anatomie.</b>	
1. Verbindung des inneren mit dem äußeren Phloem . . . . .	31
2. Die Leitfläche in den verschiedenen Organen einer Pflanze . . . .	33
3. Einfluß der Außenbedingungen auf die Entwicklung des Speicher- gewebes in Stengel und Rhizom . . . . .	39
4. Einfluß der Außenbedingungen auf Blattanatomie und Spalt- öffnungszahl . . . . .	42
5. Falsche Jahrringbildung infolge Zurückschneidens im Juni . . . .	47
6. Bildung von Zugholz unter natürlichen Bedingungen und im Biegungsexperiment . . . . .	49
<b>Allgemeine Zusammenfassung</b> . . . . .	52



### Einleitung.

*Lythrum Salicaria* L. ist schon in vielen Beziehungen eingehend studiert worden. Über die Morphologie der Vegetationsorgane finden wir Angaben bei Köhne (1884, p. 95 ff. und 1903, p. 74), Glück (1911, III. Teil „Uferflora“, p. 172) und Hegi (Bd. V<sub>2</sub>, p. 757). Glück studierte speziell die Differenzen zwischen submersen und emersen Individuen.

Über die allgemeinen anatomischen Charaktere orientieren Solereder (1899, p. 416 ff. und 1908, p. 149 ff.) und Günther (1905, p. 6 ff.). Herbst (1894, p. 354) beschreibt speziell die Markstrahlen, Eberlein (1904, p. 11 und 12) die Blattanatomie, Gin (1909, p. 58 und 59, Fig. 10 und Tafel IV, Fig. 2, 3 und 4) Blatt- und Stengel-anatomie. — Das intraxyläre Phloem der Lythraceen wird von zahlreichen Forschern besprochen; in einem speziellen Kapitel soll auf die diesbezüglichen Fragen näher eingegangen werden. — Über das Polyderm von *Lythrum Salicaria* liegen Untersuchungen von Mylius vor (1913, Tafel IV, Fig. 29). An emersen Trieben bildet sich lakunöses Polyderm, sog. Aerenchym, dessen Entstehung sehr genau von Lewakoffski (1873) und Schenck (1889, p. 543 ff. und Tafel XXV, Fig. 16—18) studiert worden ist. — Bei submersen Individuen kommt kein Aerenchym vor, bei emersen dagegen bildet es bis an die Wasseroberfläche einen dichten Mantel um Stengel und Rhizome. — Schenck gelangte durch seine Versuche zu der Auffassung, daß das Aerenchym einen Luftspeicher darstellt und daß seine Entstehung auf Sauerstoffmangel zurückzuführen ist, was von Wieler (1898, p. 522) bestritten wird. Ernould (1921) konnte jedoch nachweisen, daß es Sauerstoffmangel ist, der (bei *Livistonia*) die Bildung von Atemwurzeln hervorruft.

*Lythrum Salicaria* ist außerordentlich anpassungsfähig an verschiedenen Wassergehalt des Substrates. In wasserdurchtränktem Boden gedeiht es jedoch bekanntlich am besten (vgl. auch Glück 1911, p. 176).

Über die chemischen Bestandteile von *Lythrum* finden wir Angaben bei Zellner (1921).

Auf die vielfach bearbeiteten biologischen und genetischen Fragen soll hier nicht eingegangen werden.

Meine eigenen Untersuchungen betreffen vor allem die Entwicklungsgeschichte der vegetativen Organe und einige Fragen physiologisch-anatomischer Natur.

## I. Kapitel.

**Die Entwicklungsgeschichte des Leitungssystems.****1. Ontogenie der Leitungsbahnen bei der Keimpflanze.**

Die physiologischen Probleme der Keimung von *Lythrum Salicaria* sind in eingehender Weise von Lehmann und seinen Schülern (1912, 1924, 1925) studiert worden. Es hat sich ergeben, daß das Licht und zwar die Lichtmenge für die Keimung der Samen von maßgebender Bedeutung ist.

Die Anatomie des Embryos ist von Souèges (1925) beschrieben worden.

Die vorliegenden Untersuchungen sollen vor allem Aufschluß geben

1. über die Frage nach dem Übergang von der alternierenden in die opponierte Gefäßbündelstruktur,
2. über die Blattspurfrage, in Verbindung mit dem Problem der „basifugen Beschleunigung“ bei der Gefäßentwicklung und schließlich
3. über die Frage der Rhizomentwicklung.

Seit dem Erscheinen von Chauveauds grundlegender Arbeit, betreffend den Übergang von der alternierenden in die opponierte (superponierte) Gefäßbündelstruktur (1911), ist die Ontogenie der Leitungsbahnen, besonders in der französischen Fachliteratur, ein Gegenstand lebhafter Diskussion. — In einer weiteren größeren Arbeit hat dann Chauveaud (1921) seine „Phyllorhizen-Theorie“ niedergelegt. Nach dieser Theorie sollen sich die Gefäßpflanzen aus miteinander verbundenen Elementarorganen aufbauen, von denen jedes aus einem Blatt (phylle) und einer Wurzel (rhize) bestehen soll. Bei den Dikotylen wären nun die Mittelstücke (caules) zwischen Blatt und Wurzel, sowie auch die Primärwurzeln selber zu einer einzigen Achse verschmolzen (p. 73). Ferner lassen sich nach Chauveaud die Gefäßbündel der Blätter alle bis in die Hauptwurzel verfolgen (p. 102). — Eine im Jahre 1920 erschienene Arbeit von Lenoir, die sich auf äußerst sorgfältige Untersuchungen stützt, widerlegt für eine gewisse Anzahl von Spezies die Ansicht Chauveauds betreffend die „relais successifs“, d. h. die Ablösung der alternierenden durch intermediäre und opponierte Leitungselemente. Lenoir beobachtete nämlich an Serienschnitten Kontinuität der ersten Xylem- und Phloemelemente, wobei die Phloemstränge im Stiele des Kolyledos eine Drehung erfahren. Das Resultat ist dann, daß in einem und demselben Kolyledo an der Basis alternierende, weiter oben intermediäre und dann opponierte Stellung von Xylem und Phloem gefunden wird. Ferner kann außerdem unter Einwirkung von Teilungen des Zentralzylinderparenchyms eine radiale Gefäßreihe des Kolyledos tangentielle Anordnung

annehmen (p. 95). Die Anzahl der Phloemelemente vermehrt sich im oberen Teil des Kotyledos häufig rascher als weiter unten und in Hypokotyl und Wurzel (p. 105). Die hier erwähnten Beobachtungen Lenoirs beziehen sich vor allem auf die Gattung *Veronica*. — An Längsschnitten konnte er unter anderem feststellen, daß ganz junge Spiralgefäße immer enggewundene Spiralgänge bilden und daß die Ringgefäße sowie die Gefäße mit lockeren Spiralwindungen stets aus enggewundenen hervorgehen. Lenoir ist überdies der Ansicht, daß die primären Gefäße nicht resorbiert werden (wie Chauveaud annimmt), sondern nur zerreißen.

Lehmberg (1924) hat bei Keimpflanzen von *Helianthus annuus* die Entstehung des Gefäßbündelsystems verfolgt. Außer den Querschnitten untersuchte er auch aufgehellte Längshälften der jungen Pflanzen. Lehmbergs Befunde bestätigen für *Helianthus* die Theorie der Relais successifs (p. 230). Sie scheinen jedoch keine Stütze zu sein für die Chauveaudsche Phyllo-rhizentheorie, da die Xylemprimanen der Wurzel wurzeleigen sind und die Blattspuren nur wenige Internodien durchlaufen, wobei sie mit ihren „blinden“ Enden seitlich an andere, tiefer herabführende Gefäße anlegen (p. 231). — Im Hypokotyl beobachtete Lehmberg basipetale Entwicklung der Spiral- und akropetale Entwicklung der Tüpfelgefäße (p. 212). Betreffend Spiral- und Ringgefäße macht er genau dieselben Angaben wie Lenoir.

Von anderen Autoren, die zu den Chauveaudschen Theorien Stellung nehmen, seien noch Becquerel (1913), Bouvrain (1922, 1924), Bugnon (1921, 1922, 1923), Danila (1925), Dauphiné (1921, 1925), Gravis (1919), Maillefer (1919) und Tronchet (1925) genannt. — Verzeichnisse der älteren Arbeiten findet man bei Chauveaud (1911) und Lehmberg (1924).

Bei *Lythrum Salicaria* trifft man in den ersten Stadien der Entwicklung in vielen Beziehungen ähnliche Verhältnisse an, wie sie Lenoir für *Veronica*-Arten beschreibt, in mancher Hinsicht findet man auch Parallelen zu Lehmbergs Beschreibungen.

U n t e r s u c h u n g s m a t e r i a l: Junge Pflanzen im Alter von 5–90 Tagen, die von Anfang Mai an aus letztjährigem Samen in einem Tonteller mit dunkler Gartenerde im Freien kultiviert wurden, in gut gegossenem, aber nicht wasserdurchtränkten Boden.

M e t h o d e n: 1. Das ganze Pflänzchen wird mit Javellewasser ausgezogen und mit Safranin so gefärbt, daß nur die Xylemelemente stark rot erscheinen, das übrige Gewebe aber fast farblos bleibt (Montierung in Kanadabalsam).

2. Querschnitte, zum Teil Serienschnitte durch die verschiedenen Teile der jungen Pflanzen, werden auf dem Objektträger mit Javellewasser behandelt und entweder (nach Zusatz eines Tropfens Glycerin) sofort gezeichnet oder sie werden ausgewaschen, gefärbt (mit Safranin und Hämatoxylin) und montiert.

Die Zeichnungen sind alle mit dem Leitzschen Zeichenokular bei einer Tubusneigung von 45° und mit den Leitzschen

Objektiven 3 und 7 und den Mikrosummarern 24 mm und 42 mm ausgeführt worden (Vergrößerungen resp. 63, 380, 33 und 15). Durch die Reproduktion wurden sie auf die Hälfte verkleinert.

Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die Größenverhältnisse der untersuchten Entwicklungsstadien:

Stadium	Alter Tage	Blatt- paare Anzahl	Länge der ganzen Pflanze in Millimeter	Hypokotyl	Kotyle- donen	Stengel
				Länge in Millimeter		
I.	6	—	ca. 3	1	0,8	—
II.	10	—	„ 10	2	1,5	—
III.	15	—	„ 20	3	3	—
IV.	20	—	„ 40	3—4	3—4	—
V.	25	1	sehr lange Wurzeln	3—4	3—4	1—2
VI.	30	2	„	3—4	3—4	4—5
VII.	90	4	„	3—4	3—4	15—20

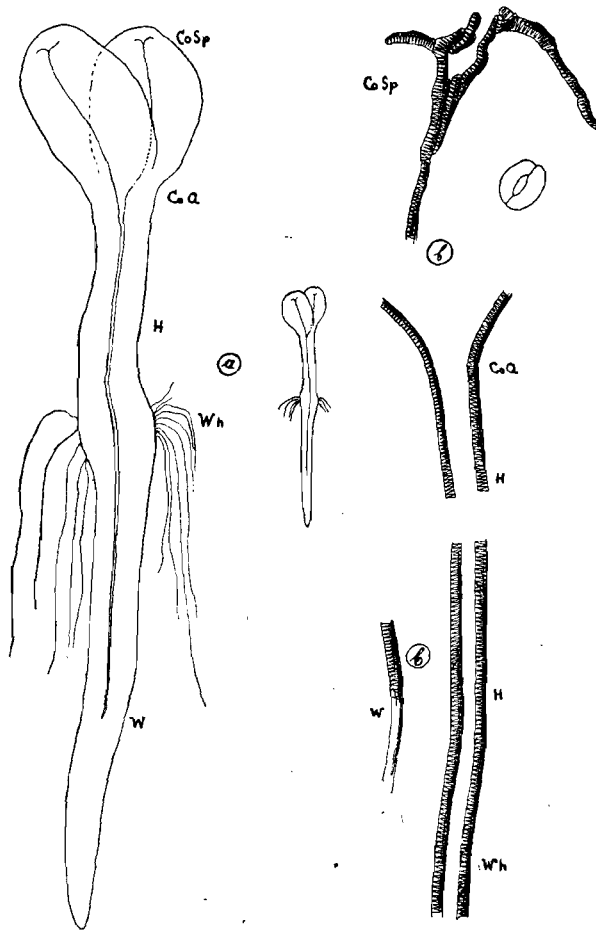
Die Tabelle zeigt, daß das Längenwachstum von Hypokotyl und Kotyledonen sehr früh aufhört.

#### Anatomische Verhältnisse der einzelnen Stadien:

**Stadium I.** Die Kotyledonen haben sich noch nicht ausgebreitet (Fig. 1 a). Es sind aber schon Spaltöffnungen vorhanden. — Mit Objektiv 3 läßt die durchsichtig gemachte Pflanze 2 getrennte, ununterbrochene Tracheidenstränge erkennen, die etwas unterhalb der Wurzelmitte beginnen, in Wurzel, Wurzelhals und Hypokotyl parallel und nahe nebeneinander verlaufen und sich an der Basis der Kotyledonen trennen, so daß in jeden Kotyledo ein Strang einmündet und sich bis an dessen Spitze fortsetzt und sich dort gabelt (Fig. 1 b). Die beiden ersten Xylemelemente der Pflanze sind also Blattspuren (vgl. Lenoir 1920, p. 102, 107, 110). Die Spiralverdickungen dieser Wasserleitungselemente sind eng gewunden; gegen die Wurzelspitze zu sind sie natürlich noch nicht ausgebildet.

**Stadium II** (Fig. 2 a). Die Kotyledonen haben sich ausgebreitet und zeigen auf beiden Seiten eine größere Zahl von Spaltöffnungen, die an der Basis der Kotyledonen später zur Entwicklung kommen als weiter oben (Fig. 2 d). In der Wurzel und im unteren Hypokotyl hat sich die Zahl der Xylemelemente noch nicht vermehrt. Von der Mitte des Hypokotyls an aufwärts erscheint aber jetzt ein dritter Tracheidenstrang, der an einen der beiden andern anschließt (Fig. 2 b *H Mi*). Auch in den Kotyledonen bildet sich je ein neuer Tracheidenstrang, der an den primären ebenfalls seitlich anschließt und im oberen Teil des

Hypokotyls endigt (Fig. 2 b, *Co A*). — Weiter oben im Kotyledo ist oft schon ein dritter Strang vorhanden, der bei der Abzweigung der inzwischen entstandenen Seitennerven aufhört (Fig. 2 b, *Co Mi*). In der Achse verwandeln sich die Tracheidenstränge bald in



Figur 1. Stadium I.

- a) Gesamtansicht (Objektiv 3 und Mikrosumar 42 mm).  
 b) Die beiden ununterbrochenen, getrennt verlaufenden Tracheidenstränge in Wurzel (*W*), Wurzelhals (*Wh*), Hypokotyl (*H*), Kotyledonenansatz (*Co A*) und Kotyledospitze (*Co Sp*), (Obj. 7).

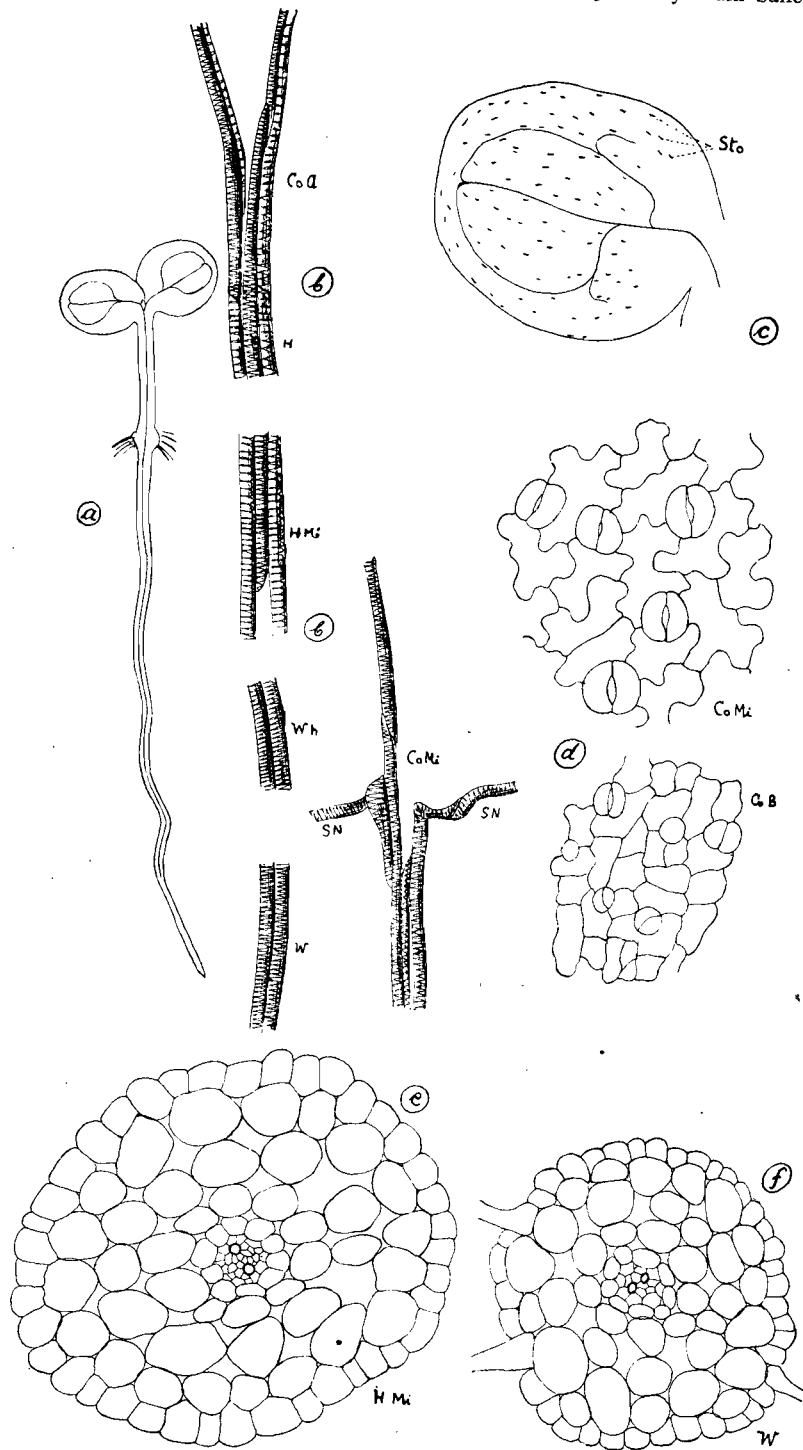
Gefäße, in den Kotyledonen (und Blättern) dagegen nicht. — Die neu hinzukommenden spiralig verdickten Xylemelemente zeigen nicht mehr die gleiche morphologische Kontinuität wie die allerersten; eine physiologische Kontinuität wird natürlich durch den seitlichen Anschluß gewahrt. — Die makroskopisch sichtbare

Längsstreckung von Hypokotyl und Kotyledonen ist auch mikroskopisch an der Ausstreckung der Spiralen der primären Gefäße erkennbar. (Die neu hinzukommenden haben natürlich enggewundene Spiralen; vgl. auch L e n o i r.) Die Verlängerung der Wurzel dagegen erfolgt meist nur durch Spitzenwachstum: dort, wo schon Wasserleitungselemente ausgebildet sind, findet häufig kein Streckungswachstum mehr statt, was an der Spiraldichte deutlich zu erkennen ist (Fig. 2 b *Wh*). Die eben beschriebene „basifuge Beschleunigung“ in der Gefäßentwicklung ist physiologisch zu erklären durch die Verkleinerung der „Leitfläche“ in den oberen Teilen der Pflanze infolge Ausstreckung der primären Leitungselemente, während der Durchmesser der primären Wurzelgefäße sich nur wenig oder gar nicht verändert. Die Spiralf Gefäße der Wurzel und des unteren Hypokotyls gehen später in Treppen- oder Tüpfelgefäße über (vgl. S c h e r e r 1903 und A l e x a n d r o v 1926).

Die Querschnitte von Hypokotyl und Wurzel im Stadium II (Fig. 2 e und f) zeigen eine dünnwandige Epidermis, lockeres Rindengewebe und einen kleinen Zentralzylinder mit scharf abgegrenzter Endodermis. Im Meristem des Zentralzylinders treten die beiden getrennten Gefäße deutlich hervor. Phloemelemente sind noch nicht ausgebildet. L a m o u n e t t e (1890), der ebenfalls junge *Lythrum*-Pflänzchen untersucht hat, kommt auch zu der Feststellung, daß das Xylem vor dem Phloem entsteht. (Auf Tafel XI, Fig. 19 bringt er einen Querschnitt durch das junge Hypokotyl). Im Querschnitt des Kotyledos findet man Spaltöffnungen vom *Helleborus*-Typus, und zwischen großlumigen Epidermiszellen ein noch schwach differenziertes Mesophyll aus 3—4 Zellschichten, dann das Gefäßbündel mit 2 Xylemelementen, ebenfalls noch ohne Phloem.

S t a d i u m III (Fig. 3 a). Die Kotyledonen haben fast ihre definitive Größe erreicht und neue Seitennerven ausgebildet. Die ersten Blatthöcker werden deutlich, sind aber noch ganz meristematisch. Das Hypokotyl hat sich weiter gestreckt. Man kann berechnen, daß die ersten Gefäße hier und in den Kotyledonen auf das 3—4fache ihrer ursprünglichen Länge (im Stadium I) ausgezogen worden sind und der Durchmesser sich um ca. 15—20 % verkleinert hat. — In der Wurzel haben sich nun aber auch neue Gefäße gebildet, namentlich im Wurzelhals. Hier ist außerdem die erste Seitenwurzel entstanden, mit 2 Tracheidensträngen, die mit kurzen Treppentracheiden an das Leitungssystem der Hauptwurzel anschließen (Fig. 3 b).

Wesentlich für den Übergang von Stadium II zu III ist das Auftreten von P h l o e m in allen Organen der Pflanze. In Wurzel und Hypokotyl findet man 2 alternierende Xylem- und Phloemgruppen (oder 1 zentrale Xylemgruppe mit 2 Phloemgruppen). Eine Schnittserie vom oberen Hypokotyl an aufwärts läßt eine Spaltung des Phloems beim Kotyledonenansatz erkennen (Fig. 3 c). Im unteren Teil des Kotyledos finden wir also, wie dies C h a u v e a u d (1911) für eine sehr große Zahl von Pflanzen



Figur 2. Stadium II.

beschrieben hat: eine Xylemgruppe mit zwei seitlichen Phloemgruppen, den sog. „convergeant“ *Chaveauds*. — Diese Phloemgruppen drehen aber nun weiter oben in eine dem Xylem opponierte Stellung. Sie können sich dann zu einer einzigen Gruppe vereinigen (Fig. 3 c, *Co Sp u*) oder auch getrennt weiter verlaufen. Wesentlich ist dabei, daß schon an der Basis der Kotyledospreite (vor der Abzweigung des untersten Seitennervs) die alternierende Stellung von Xylem und Phloem in eine opponierte übergeht, ganz wie es *Lenoir* (1920, p. 60) für *Veronica* beschreibt. — Die gegenseitige Verlagerung der Tracheidenreihen (im Kotyledo von *Lythrum* sind es keine Gefäße) aus einer radialen in eine mehr tangentialen Reihe, geschieht in der Weise, daß die unteren Tracheiden sich weiter oben zum Teil etwas gegeneinander verschieben, zum Teil durch andere Tracheiden abgelöst werden, die nicht gradlinig, sondern seitlich an die unteren ansetzen (Fig. 3 c). — Da solche seitliche Anschlüsse von Tracheiden oder Gefäßgliedern in allen Teilen der jungen Pflanze zu finden sind (vgl. auch Fig. 4 d), so halte ich es bei *Lythrum Salicaria* nicht für angezeigt, von besonderen „vaisseaux intermédiaires“ der Kotyledonen zu reden. Im Kotyledo werden übrigens nur primäre Leitungselemente ausgebildet. — Die gegenseitige Verlagerung der Xylemelemente im Kotyledostiel ist nicht immer so stark ausgeprägt wie in den beigegebenen Figuren. Manchmal scheint auch die tangentialen Anordnung vorwiegend durch Drehung zustande zu kommen. Diese Verlagerung steht wohl in Zusammenhang mit der Abzweigung der Seitennerven, deren Prokambien sehr frühzeitig angelegt werden und wahrscheinlich auf die Ausbildung der Leitungselemente des Hauptnerven mitbestimmend einwirken. Außerdem wäre der Anschluß der Nebennerven bei alternierender Stellung von Xylem und Phloem gar nicht denkbar, denn der Nebennerv müßte in diesem Fall durch die Phloemgruppen des Hauptnerven hindurchgehen.

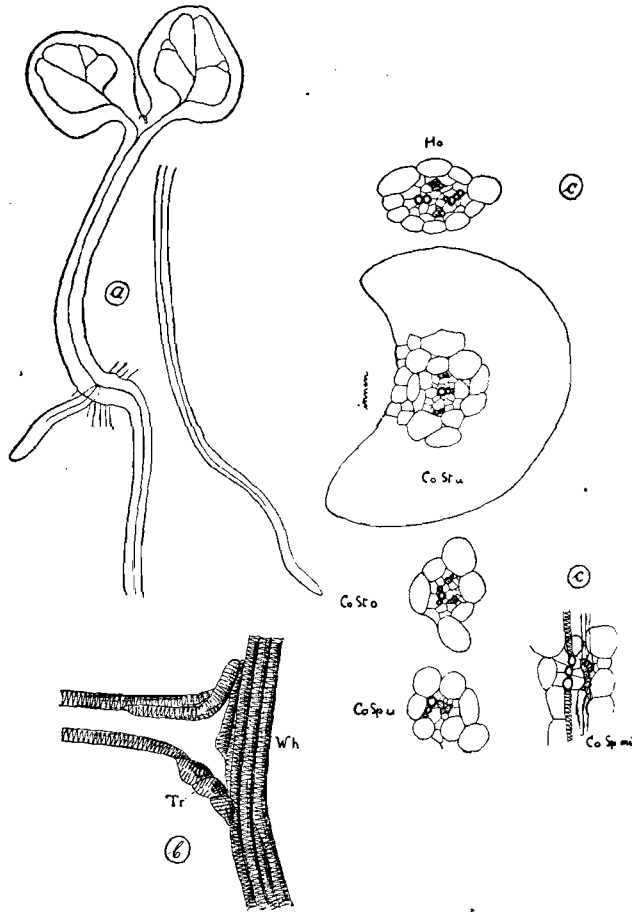
Stadium IV. Die Kotyledonen vergrößern sich nicht mehr (Fig. 4 a), die Anzahl der Xylemelemente kann aber an ihrer Basis bis auf 9 steigen, außerdem entstehen mehrere Seitennerven. Das Streckungswachstum des Hypokotyls hört ebenfalls fast auf. Es bilden sich nunmehr, zuerst im Wurzelhals, dann von dort aus aufwärts bis ins mittlere Hypokotyl und abwärts im oberen Teil der Hauptwurzel die ersten *Treppengefäße* (vgl. *Lehmborg* 1924, p. 212). Im ersten Blattpaar, das

#### Erklärung zu Figur 2.

- a) Gesamtansicht (Mikrosom. 42 mm).
- b) Die Tracheidenstränge derselben Pflanze in Wurzel (*W*), Wurzelhals (*Wh*), Hypokotyl-Mitte (*H Mi*), beim Kotyledonen-Ansatz (*Co A*) und in der Mitte des Kotyledus (*Co Mi*). (Obj. 7.) *SN* = Xylem des Seitennervs.
- c) Oberseite des Kotyledus mit Spaltöffnungen (*Sto*). (Obj. 3.)
- d) Spaltöffnungen in der Mitte des Kotyledus (*Co Mi*) und an der Basis desselben (*Co B*). (Obj. 7.)
- e) Querschnitt durch ein Hypokotyl.
- f) Querschnitt durch die Wurzel derselben Pflanze wie sub e) (Obj. 7.).



jetzt makroskopisch deutlich sichtbar wird, entstehen die ersten Xylemelemente, und zwar je 1 Tracheidenstrang (Fig. 4 d), der sich bis in den oberen Teil des Hypokotyls verfolgen läßt und

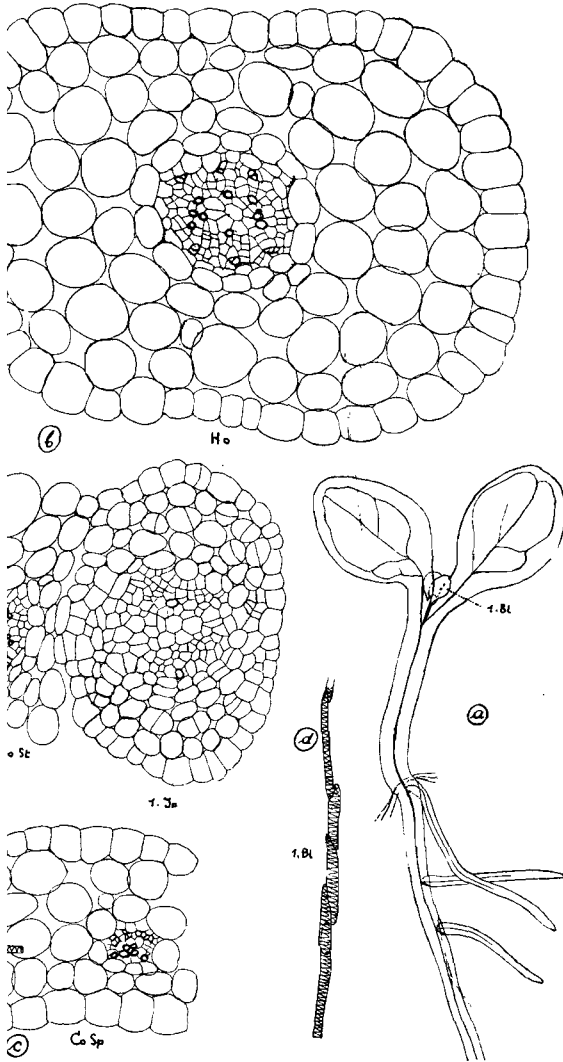


Figur 3. Stadium III.

- a) Gesamtansicht (Mikrosum. 42 mm).
- b) Ansatzstelle der 1. Nebenwurzel: *Tr* = Treppentracheiden; Detail von a (Obj. 7).
- c) Spaltung und Drehung des Phloems; sukzessive Querschnitte derselben Pflanze: *Ho* = oberer Teil des Hypokotyls, *Co Stu* = Basis des Kotyledo-Stiels, *Co Sto* = Oberes Ende des Kotyledo-Stiels, *Co Sp u* = unterer Teil der Kotyledo-Spreite, *Co Sp mi* = Mitte der Kotyledo-Spreite, mit den Seitennerven (Obj. 7).

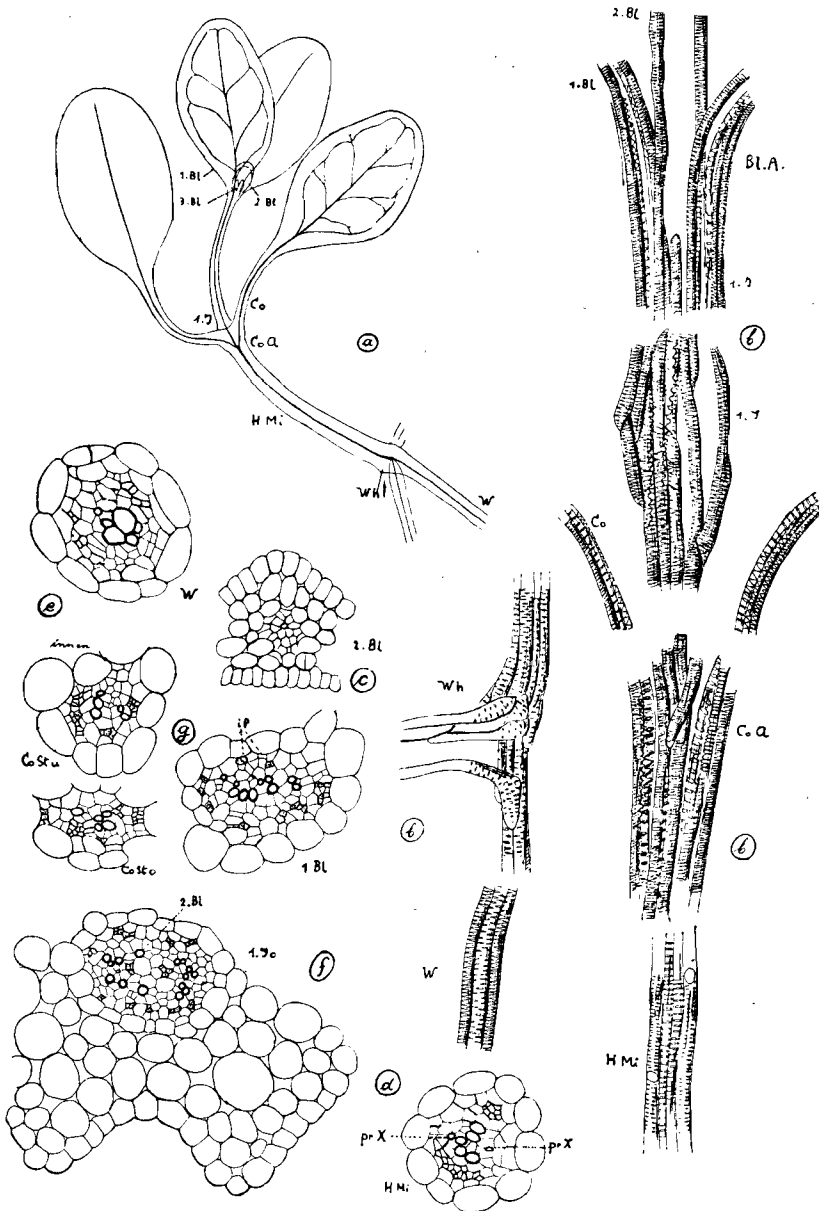
dort endigt (Fig. 4 b, *Ho*). Ein Querschnitt durch den obersten Teil eines Hypokotyls zeigt die beiden Kotyledonarspuren und die beiden Blattspuren. In einem weiteren, etwas höher ausgeführten Querschnitt derselben Pflanze sieht man den Ansatz

stiels und die Basis des ersten, noch ungestreckten (Fig. 4 b, 1. *In*). Die in der Figur sichtbaren mittgruppen des oberen Hypokotyls endigen auf dieser stufe offenbar oben blind und finden erst später ng ins erste Blattpaar.



Figur 4. Stadium IV.

amantansicht (Mikrosum. 42 mm).  
 pokotyl in seinem obersten Teil (*Ho*) und Basis des  
 nternodiums bei derselben Pflanze: 1. *In* = 1. Inter-  
 nodium, *Co St* = Basis des Kotyledo-Stiels.  
 yledospreite im Querschnitt.  
 tracheidenstrang eines 1. Blattes (b—d mit Obi. 7.)



Figur 5. Stadium V.

Zusammenfassend kann man sagen, daß mit Stadium IV eine neue Entwicklungsphase beginnt:

1. Bildung der ersten Xylemelemente des ersten Blattpaares.
2. Anlage von Treppengefäßen, und zwar zuerst im Wurzelhals (es handelt sich hier um *re u* entstandene Treppengefäße; die Umwandlung der Spiralfäße der Wurzel und des unteren Hypokotyls erfolgt erst später).
3. Die Kotyledonen haben fast ihre definitive Länge erreicht.
4. Das Gleiche gilt für das Hypokotyl.

**Stadium V** (Fig. 5 a). Die Kotyledonen sind etwas dicker geworden und zeigen kurze, aber deutliche Palisaden. Das erste Blattpaar ist schon fast so groß wie die Kotyledonen, hat ein verzweigtes Nervensystem mit äußerem und auch schon in *n e r e m* Phloem, während in den Kotyledonen kein inneres Phloem auftritt (Fig. 5 g, *Co Sto*). *L a m o u n e t t e* (1890, p. 233 und 245) stellte für *Oenothera* ein genau gleiches Verhalten fest. Auch dort wird im Kotyledo kein inneres Phloem gebildet (Tafel XI, Fig. 22). — Die Drehung des Phloems im Kotyledostiel ist auch auf dieser Stufe noch kenntlich. Im Xylem ist eine Unterscheidung von alternierenden, intermediären und opponierten Gefäßen nicht durchführbar. Ein Kambium wird im Kotyledo nicht gebildet, während die Primärblätter deutliche kambiale Teilungen zeigen, wenn auch nicht in großer Zahl (Fig. 5 g, 1. *Bl*). Das zweite Blattpaar steht jetzt auf derselben Entwicklungsstufe wie das erste im Stadium IV (Fig. 5 c).

Das erste *I n t e r n o d i u m* hat sich gestreckt, in seinem oberen Teil zeigt es 2 Xylemgruppen und äußeres sowie inneres Phloem, letzteres setzt sich bis ins obere Hypokotyl fort und endigt dort blind (s. das Kapitel „inneres Phloem“). Das Kambium entsteht in den Internodien sehr früh, und zwar schon vor der Bildung des äußeren Phloems; letzteres kommt übrigens immer früher als das innere Phloem zur Ausbildung (Fig. 4 b, 1. *I*).

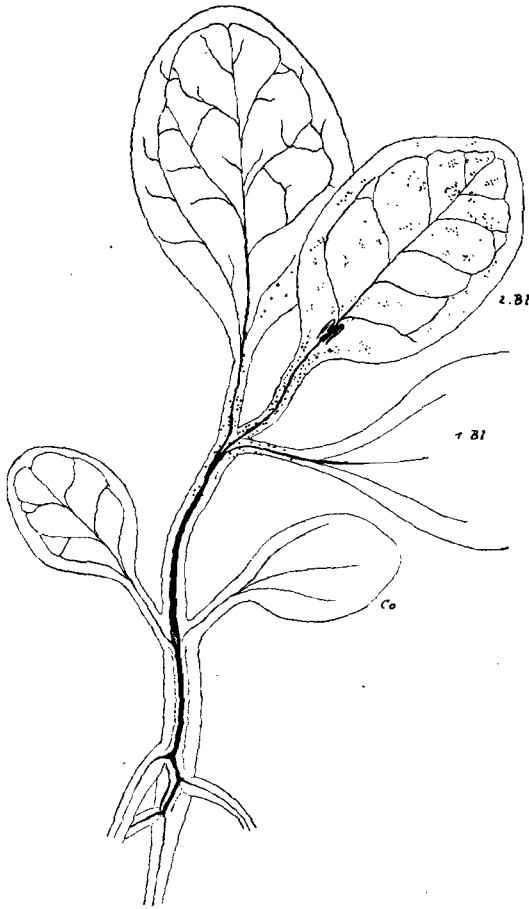
Die ersten Treppengefäße füllen in der Wurzel (Fig. 5 e) und im unteren Hypokotyl (Fig. 5 d) häufig den Raum zwischen den beiden primären Xylemgruppen aus, bald tritt jedoch Kambium-

#### Erklärung zu Figur 5.

- a) Gesamtansicht (Mikrosom. 42 mm).
- b) Verlauf des Xylems in derselben Pflanze: *W* = Wurzel, *Wh* = Wurzelhals, *H Mi* = Hypokotyl-Mitte, *Co A* = Kotyledonen-Ansatz, *Co* = Kotyledonarnerven, 1. *I* = 1. Internodium, *Bl A* = Ansatzstelle des 1. Blattpaares, 1. *Bl* und 2. *Bl* = 1. und 2. Blattpaar. (Obj. 7.)
- c) 2. Blatt an der Ansatzstelle, Querschnitt (Obj. 7).
- d) Querschnitt durch ein Hypokotyl: *pr X* = primäres Xylem.
- e) Querschnitt durch eine Wurzel.
- f) Querschnitt durch ein 1. Internodium in seinem obersten Teil: 2. *Bl* = Blattspur des 2. Blattpaares.
- g) Drehung des Phloems im Kotyledo-Stiel: *Co Stu* = unterer Teil des Kotyledo-Stiels, *Co Sto* = oberer Teil desselben. — 1. *Bl* = Querschnitt durch die Basis des 1. Blattpaares, mit innerem und äußerem Phloem und Kambium (b—g mit Obj. 7).

bildung ein und die weitere Gefäßbildung erfolgt dann natürlich vom Kambium aus.

Fig. 5 b zeigt den Verlauf des Xylems einer Pflanze in ihren verschiedenen Teilen; im oberen Hypokotyl sind noch keine



Figur 6. Stadium VI.

Gesamtansicht (Mikrosum. 42 mm); im zweiten Internodium und Blattpaar haben sich eine große Menge von Oxalat-Drusen gebildet.

Co = Kotyledo, 1. Bl = 1. Blattpaar, 2. Bl = 2. Blattpaar.

Treppengefäße vorhanden. Die Anzahl der Gefäße vermehrt sich sehr stark gegen oben zu und ein Teil des oberen Hypokotylxylems zweigt dann in die Kotyledonen ab, der Rest setzt sich in das erste Internodium fort. In diesem sind die beiden ersten jetzt stark ausgezogenen Spiralgefäße noch gut erkennbar. —

Weiter oben sieht man die Xylemabzweigung ins erste Blattpaar und die beiden ersten Tracheidenstränge des zweiten Blattpaares (Fig. 5 b, 2. Bl.). In allen Teilen findet man „blinde“ Endigungen, die den anderen Gefäßen seitlich aufsitzen.

Stadium VI (Fig. 6). Das erste Blattpaar ist schon doppelt so lang wie die Kotyledonen, das zweite wenig kleiner, ein drittes wird angelegt, wieder mit je 1 Tracheidenstrang. Die Kotyledonen sind etwa  $1\frac{1}{2}$ mal so dick wie die Primärblätter, ihre Gefäßbündel sind aber kleiner. — Fig. 7 d zeigt einen Querschnitt durch ein erstes Internodium einer Pflanze, Fig. 7 c und e Querschnitte durch Hypokotyl und zweites Internodium einer anderen Pflanze: im Hypokotyl ist die Kambiumtätigkeit schon sehr fortgeschritten, und hier sowie im oberen Teil der Hauptwurzel setzt die Bildung der Casparyschen Streifen ein (Fig. 7 b). — Treppengefäße lassen sich jetzt bis in die Mitte des ersten Internodiums verfolgen. Im oberen Hypokotyl sind innen Spiral-, außen Treppengefäße, in den oberen Wurzelteilen dagegen haben sich schon alle Spiral- in Treppengefäße verwandelt. — Beim Kotyledonenansatz erweitert sich das unten zusammenschließende Xylem zum Xylmring des Stengels.

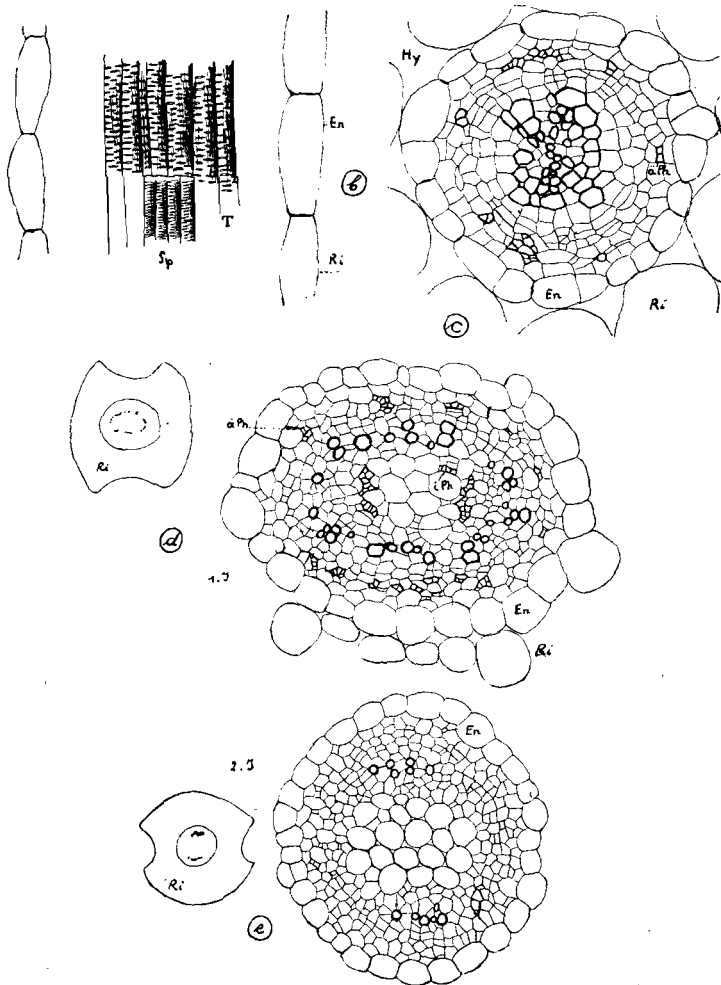
Mit Stadium VI setzt nun die Bildung des Rhizoms aus dem Hypokotyl ein, indem hier in der Folge nun hauptsächlich Speicherzellen aus dem Kambium gebildet werden.

Stadium VII (Fig. 13 h, 3 Monate alt). Die Kotyledonen sind oft schon abgefallen und in ihrer Achsel haben sich Triebknospen ausgebildet (die bei günstigen Bedingungen noch im ersten Sommer austreiben können). — Es sind jetzt etwa 4—5 Blattpaare vorhanden. Das Hypokotyl, der obere Teil der Hauptwurzel, häufig auch schon der untere Teil des ersten Internodiums, haben sich zum Speicherorgan entwickelt: die Bildung von Leitungsgewebe hat hier fast aufgehört und es sind Speicherzellen in Form von Holzparenchym, kurzen Fasern oder längeren gekammerten Fasern entstanden (je nach der Intensität des Streckungswachstums, d. h. je nach den Außenbedingungen, sind die Speicherzellen kürzer oder länger). Zwischen den Speicherzellen, die mit Stärkekörnern dicht gefüllt sind, werden vereinzelt Treppengefäße ausgebildet (Fig. 13 b). Im Stengel sind auch Speicherelemente vorhanden, aber in viel geringerer Anzahl als im Rhizom. — Polyderm (vgl. diesbezüglich Mylius 1913) ist ebenfalls schon gebildet worden. — Im Hypokotylrhizom zählte ich in einem Fall z. B. 15 Xylemzellen in einer Radialreihe und 5 Polydermzellen, im ersten Internodium derselben Pflanze 6—8 Xylem- und 1—3 Polydermzellen.

#### Diskussion und Zusammenfassung.

Im Keimling, der eben die Samenschale abstößt, sind schon Prokambiumstränge erkennbar. — Die jungen Pflanzen wurden in verschiedenen Entwicklungsstadien, und zwar am 6., 10., 15., 20., 25., 30. und 90. Tage nach der Aussaat untersucht.

Zuerst findet man 2 kontinuierliche Stränge aus Spiraltracheiden, die etwas unterhalb der Wurzelmitte beginnen, das Hypokotyl durchlaufen und in die Kotyledonen



Figur 7.

- b) Längsansicht des Hypokotyls. *En* = Endodermis mit Casparischen Streifen; *Sp* = Spiralgefäße, *T* = Tüpfelgefäße.  
 c) Hypokotyl im Querschnitt (*Hy*).  
 d) 1. Internodium im Querschnitt (1. I.). Mikroskop. 24 mm und Obj. 7.  
 e) 2. Internodium im Querschnitt (gleiche Pflanze wie sub c).  
*αPh* und *iPh* = äußeres und inneres Phloem, *Ri* = primäre Rinde.

abzweigen. Diese ersten Xylemelemente der Achse sind also Blattspuren. Bald kommen neue Tracheidenstränge hinzu, die später, in der Achse, in Gefäße übergehen. Diese durchziehen nun aber nicht mehr die ganze Pflanze, sondern schließen

seitlich mit blinden Enden an die vorhergebildeten Elemente an, wodurch die physiologische Kontinuität des Wasserleitungssystems gewahrt wird.

Im oberen Teil des Hypokotyls und in den Kotyledonen vermehrt sich die Anzahl der Xylemelemente rascher als weiter unten. In den Kotyledonen treten bald auch Nebenerven auf.

Zwischen dem 10. und 15. Tage wird das äußere Phloem nun deutlich erkennbar. Hypokotyl und Wurzel zeigen im Querschnitt 2 Xylemgruppen und 2 mit diesen alternierende Phloemgruppen. Letztere spalten an der Ansatzstelle der Kotyledonen auf, so daß wir im unteren Teil des Kotyledostiels 1 Xylemgruppe mit 2 seitlichen, also alternierenden Phloemgruppen finden; diese Phloemstränge drehen weiter oben und können sich zu einer einzigen Gruppe vereinigen; manchmal bleiben sie auch getrennt, — in allen Fällen nehmen sie aber eine dem Xylem opponierte Stellung an. — Wir finden also in einem und demselben Kotyledo in der Basis des Stiels alternierende, weiter oben intermediäre und an der Basis der Spreite schon opponierte Stellung, genau wie es Lenoir für *Veronica* beschreibt. — Ich vermute, daß diese Drehung der Phloemstränge sowie auch die gleichzeitige Drehung der Xylemelemente des Kotyledos (aus einer Radial- in eine Tangentialreihe) in Zusammenhang steht mit der Abzweigung der Seitenerven, die schon vor dem 10. Tage der Keimung im Kotyledo sichtbar werden. Bei alternierender Stellung von Xylem und Phloem wäre ein direkter Anschluß der Seitenerven an den Hauptnerv gar nicht denkbar, die Gefäßverbindung müßte nämlich direkt durch die (alternierenden) Phloemstränge hindurch erfolgen.

Die ersten Spiralgefäße erfahren im oberen Hypokotyl und in den Kotyledonen sowie in den später erscheinenden Blättern und Internodien eine beträchtliche „Ausstreckung“, ohne im eigentlichen Sinne resorbiert zu werden. Im unteren Hypokotyl und in der Wurzel dagegen werden die Spiralgefäße meist nicht ausgezogen, sondern gehen allmählich in Treppengefäße über. Noch bevor diese Wandlung vollzogen ist, erscheinen aber auch neue Treppengefäße, und zwar zuerst im Wurzelhals und von da aus aufwärts im Hypokotyl und abwärts in der Wurzel. Die ersten Treppengefäße in Wurzel und Hypokotyl füllen meist den Raum zwischen den primären Gefäßen aus, sie repräsentieren somit das Metaxylem.

Ziemlich früh, zwischen dem 20. und 25. Tage der Entwicklung erscheint das Kambium im Hypokotyl und dem oberen Teil der Wurzel, so daß sehr bald sekundäre Bildungen auftreten. — Proto-, Meta- und sekundäres Xylem bestehen später im unteren Hypokotyl und in der Wurzel ausschließlich aus Treppen- resp. Tüpfelgefäßen, während im oberen Hypokotyl und im Stengelchen innen Spiral-, außen Tüpfelgefäße zu finden sind und in den Blättern (inklusive Kotyledonen) überhaupt nur spiralig verdickte Elemente (Tracheiden).



Die Blattpaare werden zuerst alle mit je einem Tracheidenstrang angelegt, der sich jeweils ein Stück weit in das zweituntere Internodium verfolgen läßt. Die ersten Xylemelemente sind nämlich schon ausgebildet, wenn die jungen Blätter noch ohne Internodium zwischen dem nächstunteren Blattpaar eingefügt erscheinen. Das Internodium entsteht dann bekanntlich durch Streckung der vereinigten Blattbasen. In den allerersten Phasen dieser Streckung tritt im Internodium schon ein Kambium auf, noch bevor das äußere Phloem erscheint. — Die Xylemelemente des Stengels, die sich sehr rasch vermehren, sind also von einem sehr frühen Stadium an als sekundäre Bildungen anzusprechen. — Das äußere Phloem wird immer vor dem inneren angelegt sowohl im Stengel wie in den Blättern. — In Stengel und Blättern ist das äußere Phloem von Anfang an dem Xylem opponiert.

In den Kotyledonen bildet sich weder ein Kambium noch ein inneres Phloem. — Die Xylemelemente des Kotyledos sind sämtlich als primäre Bildungen zu betrachten. — Nach zwei bis drei Monaten fallen die Kotyledonen ab.

Da die Xylemelemente der Blätter (also die Blattspuren) sich nur ein Stück weit in den Stengel hinab fortsetzen und, mit Ausnahme der allerersten Gefäße der Kotyledonen, sich überhaupt nicht bis in die Wurzel verfolgen lassen, findet man in allen Teilen des Stengels blinde Gefäß- (oder Tracheiden-) Endigungen, die seitlich an andere Gefäße anschließen. Es ist anzunehmen, daß sich das Phloem hierin gleich verhält, da sich die Anzahl der Phloemelemente im Hypokotyl durchaus nicht in dem Maße vermehrt, wie in den jungen Blättern und Internodien neue Phloemgruppen hinzukommen (Lenoir zeigte schon für *Veronica*, daß z. B. im Kotyledo die Anzahl der Phloemelemente oben größer ist als weiter unten). Diese raschere Vermehrung der Leitungselemente in den oberen Teilen der jungen Pflanze muß mit der „Verstreckung“ der ersten Leitungsbahnen in Zusammenhang gebracht werden, denn im unteren Hypokotyl und in der Wurzel ist diese Erscheinung nicht zu beobachten (s. auch Kapitel „Leitfläche“).

Jedenfalls haben wir es bei *Lythrum Salicaria* nicht mit „Phyllorhizen“ im Chauveaudschen Sinne zu tun, da sich die Blattbündel nicht bis in die Hauptwurzel verlängern.

Aus dem Hypokotyl und dem oberen Teil der Hauptwurzel, oft auch noch aus dem ersten Internodium und der ersten Nebenwurzel, entsteht das primäre Speicherorgan, indem hier das Kambium von einem sehr frühen Zeitpunkt an nach innen fast nur noch Speichergewebe erzeugt. Besonders das Hypokotyl, das nach ca. 20 Tagen schon sein Längenwachstum einstellt, wächst sehr rasch in die Dicke, wenn die Außenbedingungen günstig sind.

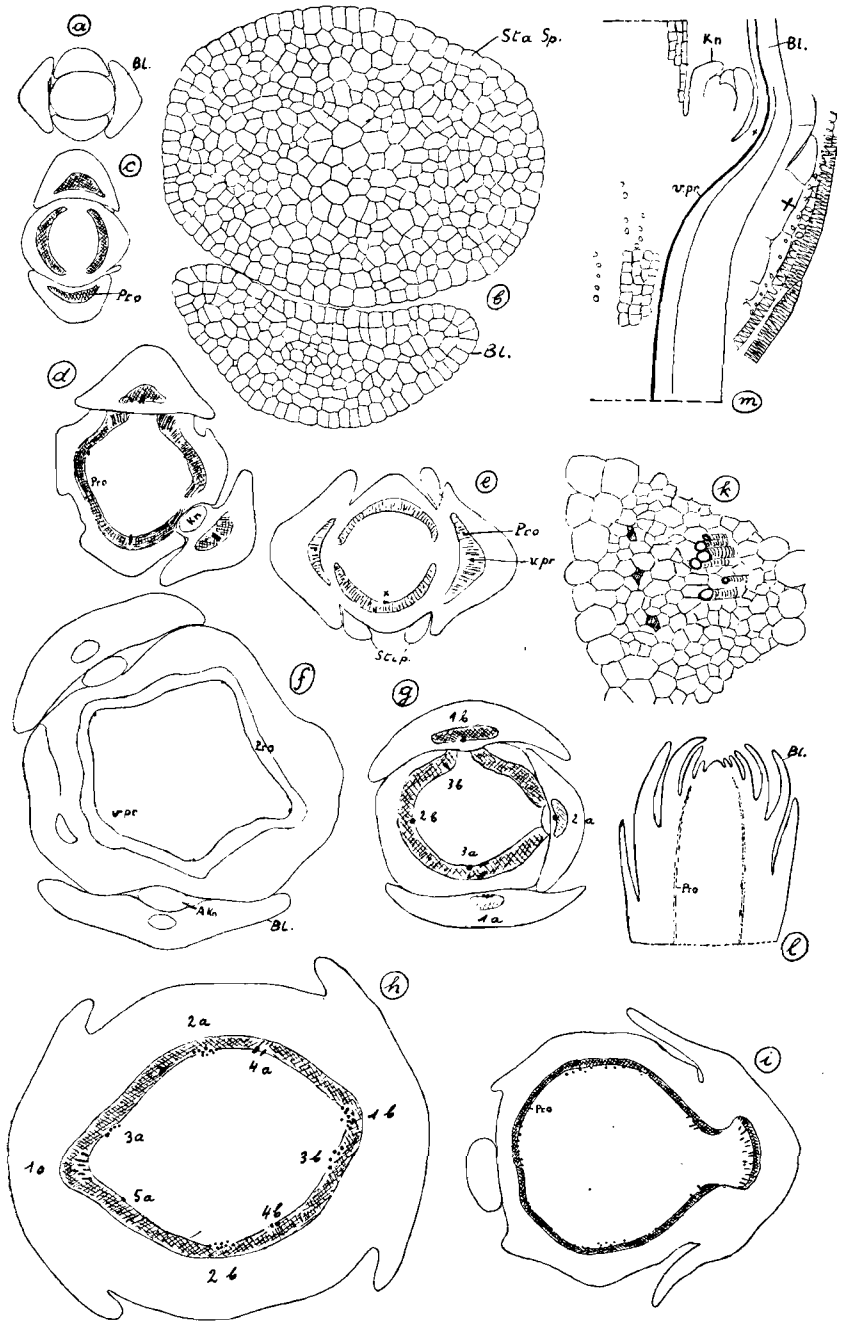
Sehr häufig krümmt sich der untere Teil des Stengels, das Hypokotyl und die Hauptwurzel schwach S-förmig, besonders bei rasch wachsenden Exemplaren (Fig. 13 g). Die Ursachen

für diese Krümmungen habe ich bis jetzt nicht ermitteln können. — Bei kräftigen jungen Pflanzen hört mit dem 4. oder 5. Blattpaare die Bildung von (kurzen, vorne abgerundeten) Primärblättern auf, und es entstehen die bedeutend längeren, zugespitzten Blätter der „Landform“ von *Lythrum*. Submerse Individuen bilden bekanntlich nur „Primärblätter“ aus.

## 2. Ontogenie der Leitungsbahnen bei den Stengeltrieben zwei- bis mehrjähriger Pflanzen.

In den letzten Jahren ist in der entwicklungsgeschichtlichen Anatomie die Blattspurfrage und damit in Zusammenhang die Frage der stamm eigenen Bildungen wieder aufgeworfen worden. Kostytschew (1924) hat die Entstehung des Prokambiumrings bei einer großen Anzahl von Arten untersucht: er kommt zu dem Resultat, daß bei Pflanzen mit kontinuierlichem Holzbastring dieser stets aus einem kontinuierlichen, stamm eigenen Prokambiumring hervorgeht. Seite 307 schreibt er über *Lythrum Salicaria*: „Der primäre Prokambiumring erzeugt bald das Reihenkambium und verwandelt sich in einen Ring von Bast und Holz. Der Ring hat eine ovale Form; an steileren Kurven sind die primären Gefäße etwas dichter angehäuft, in der Folge wird aber diese kleine Unregelmäßigkeit bald aufgehoben und es bildet sich ein kontinuierlicher Ring von Holz und Bast ohne deutliche Blattspuren (von mir gesperrt).“ — Bis zu welchem Grade die Tatsachen mit Kostytschews Beschreibung übereinstimmen, soll in diesem Kapitel besprochen werden. — Danila (1925) hat die Kostytschewsche Theorie für *Tilia* (Laubtriebe) nachgeprüft, konnte sie aber nicht bestätigen. Bei *Tilia* entstehen die ersten Prokambiumbündel gleichzeitig in Blättern und Achse (p. 31), wo sie sich bis an die Basis der Knospe verfolgen lassen und sich dort zu einem Prokambiumring zusammensetzen (zuerst erscheinen die Prokambiumbündel scharf voneinander getrennt). Jegliche Gefäßbildung im Stengel steht, auch später, in Zusammenhang mit Gefäßbildung in Blättern. Danila sieht in seinen Befunden eine Bestätigung der Chauveaudschen Phyllorhizentheorie, die er hier auf Triebe, die aus Knospen mehrjähriger Zweige entstanden sind, überträgt. — (Ältere Literatur bei Kostytschew und Danila.)

Die vorliegenden Studien wurden an Triebknospen vorgenommen, die an zwei- bis mehrjährigen Rhizomen entstehen und zwar endogen, aus den subpolydermalen Schichten des Stengelrhizoms. Diese Knospen sind schon im September mehrere Millimeter lang und an ihrer Basis 2 bis 5 mm dick. Die jungen Blätter sind schuppenförmig, jedoch nicht hart. Die Knospen lassen sich, nach Fixierung in 70 % Alkohol, gut schneiden. Es wurden sowohl Quer- (zum Teil Serien) wie Längsschnitte in größerer Zahl hergestellt, mit Safranin und Hämatoxylin gefärbt (nach Ausziehen mit Javellewasser) und in Kanadabalsam montiert. —



Figur 8.

Es kam Material zur Untersuchung, das ich im Februar, März und April 1926 in verschiedenen Stadien der Entwicklung fixiert hatte (Beginn des Austreibens im März).

Ein Längsschnitt durch die Basis einer Knospe zeigt, daß das Xylem mit breitem, gegen oben steil auskeilendem Ansatz an das Rhizomxylem anschließt. Bis auf einen schmalen Kranz von Spiralgefäßen an seiner Innengrenze besteht dieses Xylem ausschließlich aus Speichergewebe (Holzparenchym- und Markstrahlzellen) mit dicken Wänden. Nur die Gefäße (resp. Tracheidenstränge) setzen sich in den oberen Teil der Knospe dort bis in die Blattanlagen. Polyderm ist an der Basis der Knospe auf dieser Stufe auch schon entwickelt. Kambium, äußeres und inneres Phloem lassen sich bis ziemlich weit hinauf verfolgen.

Zum Studium der Blattspurfrage wurden Querschnitte in basipetaler Reihenfolge untersucht. — Die Blattstellung ist meist dekussiert, wobei die Blätter eines Paares häufig nicht ganz genau auf gleicher Höhe inseriert sind.  $\frac{2}{5}$ -Stellung und 3gliedrige Wirtel kommen auch ziemlich oft vor; sie liefern gutes Vergleichsmaterial für die Blattspurfrage (Fig. 8 d und f). In den ganz jungen Blattanlagen sind kleine keulenförmige Stipulae erkennbar (Fig. 8 e). Blattachselknospen erscheinen schon außerordentlich frühzeitig (Fig. 8 m, 9a).

Direkt unterhalb der Triebspitze (Fig. 8 l) haben sowohl Stengel wie Blätter noch gar kein Prokambium (Fig. 8 a und b). Etwas tiefer resp. später erscheinen in Blättern und Stengelchen die Prokambiumbündel, d. h. im Urmeristem des Vegetationskegels und der Blätter, die aus ihm hervorgehen, differenzieren sich gleichzeitig Prokambiumstränge. In den Blättern sind sie breit und sichelförmig (an der Basis) und gehen unten in das Prokambium des Stengels über. Die Blattspurprokambien des Stengels schließen schon unterhalb des weiten Blattpaares, das überhaupt schon Prokambium gebildet hat, zu einem Ring zusammen (Fig. 8 f und g). — Am Innenrand des Prokambiums treten bald die ersten Xylem-elemente (Tracheidenstränge) auf und zwar dann, wenn die Blättchen etwa

#### Erklärung zu Figur 8.

- a) Querschnitt in der Nähe der Sproßspitze, noch ohne Prokambium (Obj. 3).
  - b) Detail von a (Obj. 7).
  - c) Ein etwas tiefer ausgeführter Querschnitt desselben Triebes, mit Prokambiumbündeln in Blättern und Stengel (Obj. 3).
  - d) Querschnitte von Trieben mit verschiedener Blattstellung: dreigliedrige Wirtel,  $\frac{2}{5}$ -Stellung und dekussierte Stellung. Die ersten Xylemelemente sind Blattspur-Xylem (Mikrosom. 24 mm).
  - e) Querschnitte durch etwas ältere Internodien, die Ablenkung der oberen Blattspuren zeigend (Mikrosom. 24 mm).
  - f) Austrittsstelle eines jungen Blattnervs (Obj. 7).
  - g) Längsschnitt durch eine Knospenspitze (Mikrosom. 24 mm).
  - h) Verlauf des Xylems in Blatt und Blattspur (Mikrosom. 24 mm und Obj. 7).
- v pr* = Vasalprimanen, *Bl* = Blatt, *Pro* = Prokambium, *Stip* = Nebenblätter, *Kn* = Knospen.

1,5 mm lang sind. Zuerst durchzieht 1 Tracheidenstrang das ganze Blättchen von oben bis unten. -- Quer- und Längsschnitte durch das Stengelchen lassen die ersten Xylemelemente desselben deutlich als Blattspuren erkennen (Fig. 8 d—k, m und 10 a—f). Die Anzahl der Xylemelemente nimmt in den Blättern sehr rasch zu (Fig. 8 h—k).

Anzahl der Tracheidenstränge in den Blättern von je einer Orthostiche des Stengels:

I. Februar: 0, 1, 2, 3, 4. II. März: 0, 2, 5, 8, 10, 12.

Durch das Hinzukommen neuer Blattspurprokambien erweitert sich der Prokambiumring des Stengels. Ich glaube nicht, daß ein eigentliches stammeigenes Prokambium vorhanden ist. Die Summe aller Blattprokambien oberhalb eines beliebigen Stengelquerschnittes ist nicht kleiner als der Prokambiumring des Stengels. — An einem und demselben Trieb wurden Quer-

#### Vergleich von Blattbasis- und Stengelprokambien.

Internodium	Blätter Anzahl	Summe der Xylemelemente der Blätter	Prokambien-Summe der Blätter	Umfang des Prokambium- rings des Stengels
I.	4	0	$4 \times 6 = 24$	23
III.	8	4	$4 \times 6 + 4 \times 8 = 56$	56
IV.	10	8	$4 \times 6 + 4 \times 8 + 2 \times 10 = 76$	77
V.	12	14	$4 \times 6 + 4 \times 8 + 4 \times 10 = 96$	93

schnitte in verschiedenen Niveaux ausgeführt, die Breite der Bündel beim Ansatz der Blätter gemessen und der Umfang des Prokambiumrings des Stengels. Mit der Zunahme der Blattgröße vergrößert sich natürlich auch das Prokambiumbündel des Blattes.

Die Blattspuren erfahren, da die Blattstellung meist dekussiert ist, auf ihrem Verlaufe abwärts an dem nächst unteren Blattansatz eine Ablenkung oder Spaltung (Fig. 8 g—i). Die Beschreibung De Barys (1877, p. 253) für den Bündelverlauf bei dekussierter Blattstellung gilt also auch für *Lythrum Salicaria*. — Die dekussierte Stellung der Blätter zeigt meist eine geringe Tendenz zu spiraliger Anordnung, in Anlehnung an die  $\frac{2}{5}$ -Stellung.

Die oft diskutierte Frage, ob sich alle Blattspurxyleme bis an die Stengelbasis verfolgen lassen, veranlaßte mich dazu, einen Vergleich anzustellen zwischen der Summe aller Xylemelemente eines Querschnitts der Stengelbasis einerseits und der Summe der Xylemelemente aller Blätter oberhalb dieses Querschnitts andererseits. — Zur Untersuchung gelangten zwei ruhende und

zwei austreibende Knospen (Februar und März). Die Blätter wurden mit Chloralhydrat aufgehellt.

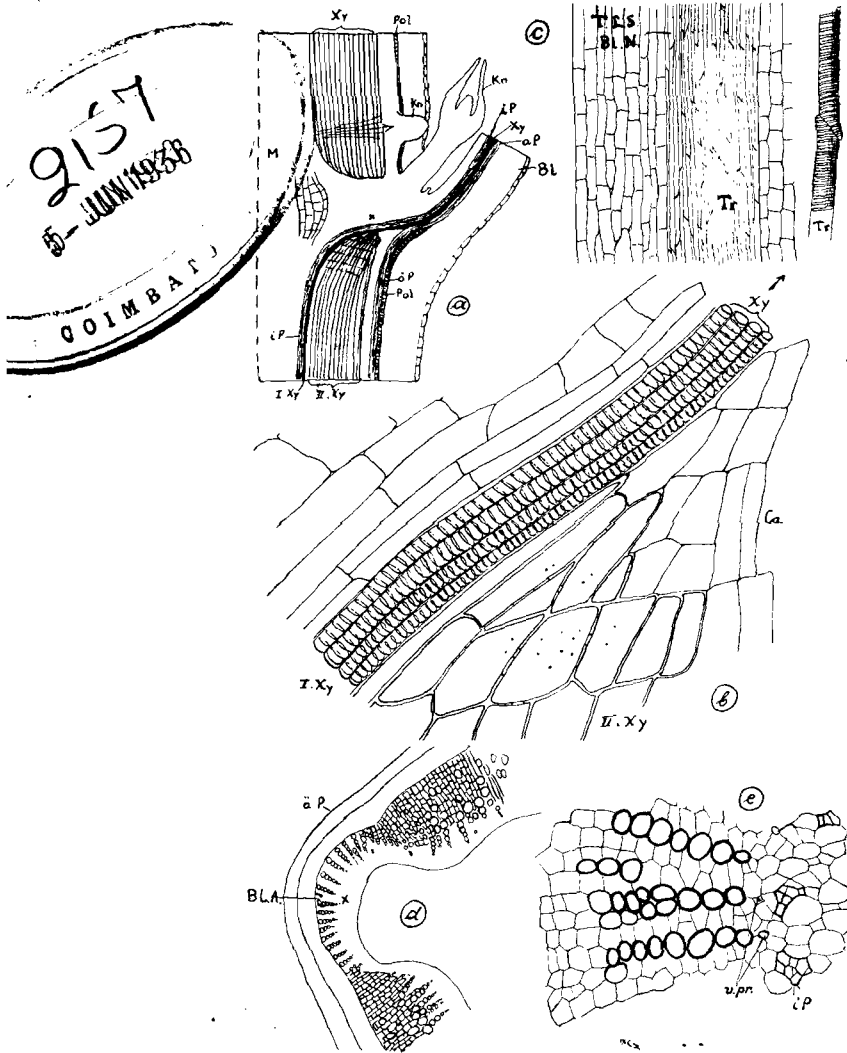
In ruhenden Knospen (Februar) lassen sich also die sämtlichen Blattspurxyleme bis an die Stengelbasis verfolgen; sobald aber die Knospe auszutreiben beginnt und sich die Anzahl der Xylemelemente in alten und neuen Blättern vermehrt, so setzen sich die Blattspuren nun nicht mehr alle bis an die Basis des Stengels fort. Es ist anzunehmen, daß die Wasserleitungselemente der oberen Blätter an diejenigen der unteren seitlich anschließen, wie dies auch bei den Blattspuren der Keimpflanze der Fall ist.

Die Triebe vom Februar zeigen unten, wie schon erwähnt, bereits einen Kambiumring (4—5 Zellen in einer Radial-

**Anzahl der Xylemelemente in Blättern und Stengel.**

	Länge des Triebs in Millimet.	Durchmesser des Triebes an der Basis in Millimeter	Anzahl der Blätter mit Xylem	Summe der Xylemelemente aller Blätter	Summe der 1. Xylemel. des Stengels (Spiralfäße)
Februar	7	1,2	24	$4 \times (6+5+4+3+2+1)$ = 84	88
	7	1,3	16	$4 \times (4+3+2+1) = 40$	54
März	20	1,4	28	$4 \times (12+11+9+7+5+2+1)$ = 184	78
	10	1,2	28	$4 \times (14+12+10+8+5+2+1)$ = 208	112

reihe), ferner einen Ring von äußerem Phloem und kleine Gruppen von innerem Phloem. Die untersten Blätter haben hier ebenfalls 4—5reihige Kambien sowie äußeres und inneres Phloem. — Im März beginnt unten im Trieb schon das sekundäre Dickenwachstum des Xylems: es entstehen hier Treppengefäße mit ziemlich großem Durchmesser (Fig. 10 g, h), auch Fasern und Speicherzellen bilden sich sehr früh. Der Trieb vom März (I.) z. B. hat neben den 78 Spiralfäßen schon 15 Treppengefäße an der Stengelbasis. — Durch das Hinzukommen von Treppengefäßen wird wahrscheinlich die Leitfläche des Stengels im gleichen Tempo vergrößert wie in den Blättern die Summe der Querschnitte aller Xylemelemente. Wir haben hier ein Analogon zur Entwicklung des Wasserleitungssystems der Keimpflanze: im oberen Teil vermehrt sich die Anzahl der spiraligverdickten Elemente sehr rasch; von der Stengelbasis an gegen oben fortschreitend, entstehen dagegen stammeigene



Figur 9.

- a) Austritt eines Blattnervs, im Längsschnitt (1. Jahr) (Mikrosom. 24 mm).
- b) Detail von a) mit Obj. 7.
- c) Tangentialer Längsschnitt durch den Blattnerve eines ausgewachsenen Blattes einer mehrjährigen Pflanze, mit sekundären Tracheiden (Obj. 3 und 7).
- d) Querschnitt durch einen Stengelknoten: Austritt des Blatt-Xylems (Mikrosommar 42 mm).
- e) Detail von d): Basis des Blattnervs (Obj. 7).

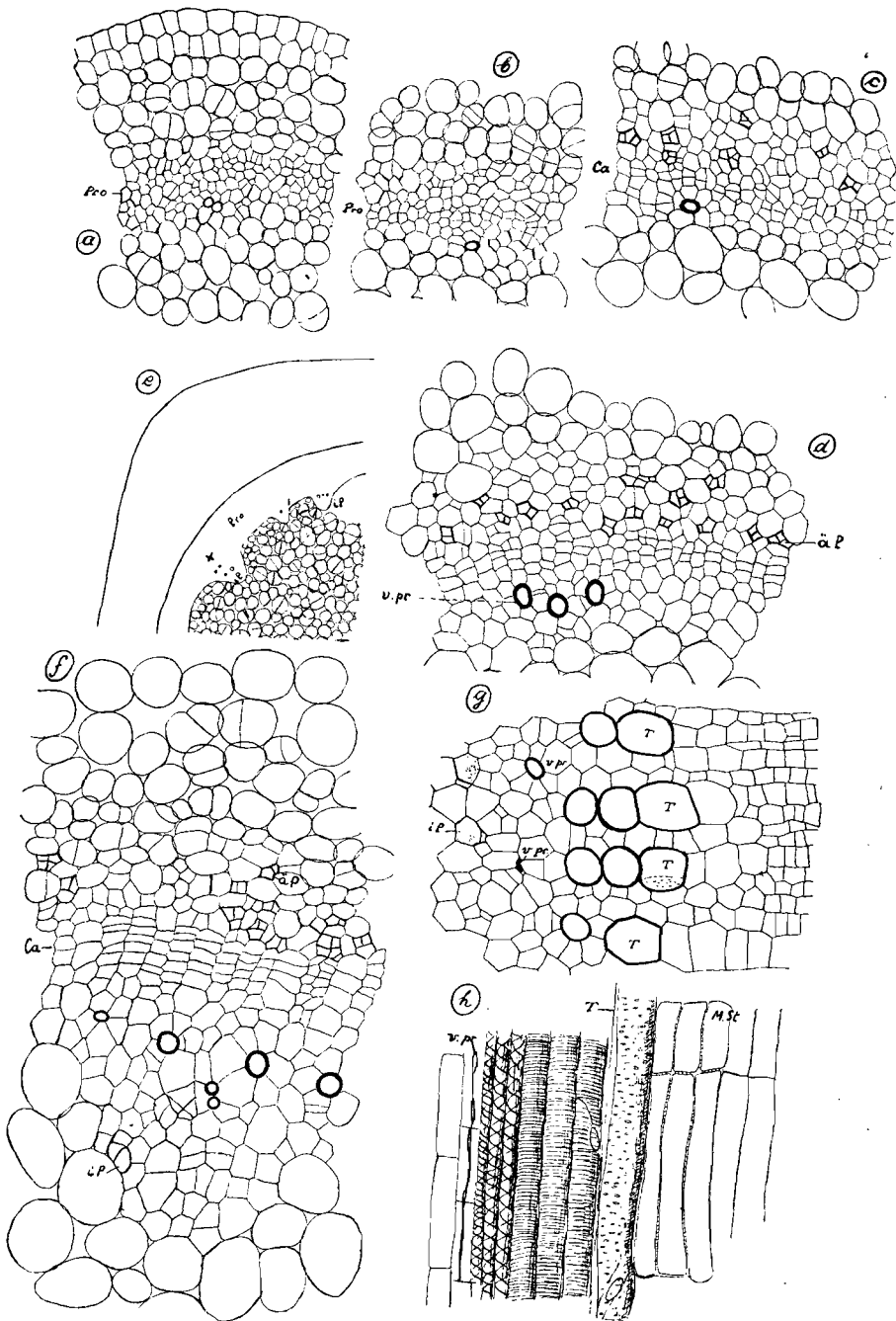
I. und II. Xy = I. und II. Xylem, v pr = Vasalprimanen, Ca = Kambium, a P und i P = äußeres und inneres Phloem, M = Mark, Pol = Polyderm, Kn = Knospen.

Leitungselemente, nämlich Gefäße mit engen Spiralen und Tüpfelgefäße (Fig. 10 g und h). — Zu Beginn der Kambiumbildung also erfolgen in Stengel und Blattbasen die Teilungen im gleichen Tempo. Sehr bald aber findet im Stengel eine Beschleunigung in der Entwicklung der sekundären Xylemelemente statt und von jetzt an bildet sich im Blatt blatteigenes und im Stengel stammeigenes (sekundäres) Xylem. Nur die primären Tracheidenstränge sind also Blättern und Stengel gemeinsam. Die Figuren, welche Querschnitte und Längsschnitte beim Blattansatz wiedergeben, zeigen das zur Genüge (Fig. 9 a, b, d, e). In den Blättern werden überhaupt nur Tracheidenstränge und keine Gefäße ausgebildet (Fig. 9 c). Die allerersten Elemente des äußeren und des inneren Phloems entstehen gleichzeitig in Stengel und Blättern. Das äußere Phloem bildet sich aber nicht gruppenweise, sondern ringsum gleichmäßig aus, und zwar schon dann, wenn das Xylem noch ausgesprochenes Blattspurxylem ist (Fig. 10 d). Dagegen entsteht das innere Phloem in Gruppen (Fig. 10 e und f), die sukzessive mit dem Erscheinen neuer Blätter auftreten. Zwischen dem Xylem und dem inneren Phloem bildet sich bekanntlich kein Kambium. Das innere Phloem scheint also ausschließlich Blattspurphloem zu sein (vgl. auch Weiß 1883, p. 413).

#### Zusammenfassung.

Das Prokambium entsteht nahe unterhalb der Spitze des Sprosses gleichzeitig in den Blattanlagen und im Stengelchen. Die sichelförmigen Prokambiumbündel der meist dekussierten Blätter schließen bei den Blattansätzen zum Prokambiumring des Stengels zusammen. Obwohl die Blätter in vier geraden Reihen am Stengel inseriert sind, erleiden die Blattspuren am nächstunteren Internodium eine seitliche Ablenkung oder Spaltung. — Aus Querschnitten durch die Knoten geht mit aller Deutlichkeit hervor, daß die Blattprokambien an ihrer Basis gleichsam als Teilstücke des Stengel-Prokambiumrings aufzufassen sind. Berücksichtigt man alle Blattprokambien oberhalb eines jungen Stengelquerschnittes, so ergibt ihre Summe einen Ring von der Größe des Stengelprokambiums des betreffenden Querschnittes. — Die ersten Xylemelemente des Stengels sind ausgesprochene Blattspuren. Das Xylem entsteht zuerst, dann folgt das Kambium, hierauf das äußere und zuletzt das innere Phloem. Letzteres ist wahrscheinlich nur Blattspurphloem, während schon sehr früh stammeigenes äußeres Phloem gebildet wird. — In ruhenden Knospen gehen alle Xylemelemente der Blätter bis an die Stengelbasis. Schon im März aber ist an schwach austreibenden Knospen die Anzahl der spiraligverdickten Xylemelemente in der Stengelbasis nur halb so groß wie in der Summe aller Blattbasen. Dagegen erscheinen jetzt schon an der Stengelbasis stammeigene sekundäre Xylembildungen: nämlich Tüpfelgefäße und etwas später





Figur 10.

Fasern und Speichergewebe, alles Elemente, welche in den Blättern überhaupt nicht gebildet werden. — Die Blätter besitzen, auch im ausgewachsenen Zustande, nur Spiraltracheiden, von denen ein Teil aus dem Blattkambium entsteht und blatt-eigen ist.

## II. Kapitel.

### Anatomie der ausgewachsenen Pflanze.

#### 1. Aufbau des Speicherorganes.

Wie ich einleitend erwähnte, ist die allgemeine Anatomie der oberirdischen Organe (Blätter und Stengel) schon mehrfach untersucht worden (Schenck, Eberlein, Günther, Solereder, Gin). — Über die äußere Morphologie des Speicherorganes von *Lythrum* finden wir einige Angaben bei Köhne (1884, p. 95). Für die Rhizome anderer Spezies haben Blumenthal (1917) und Flamm (1922) gezeigt, daß sie ein hohes Alter erreichen können. Vöchting (1900) stellte bei *Boussingaultia* und *Oxalis* fest, daß sehr verschiedene Pflanzenteile die Fähigkeit besitzen, knollige Verdickungen zu erzeugen, die als Reservespeicher funktionieren. Constantin (1883) hat bei vielen Pflanzenarten die Struktur der oberirdischen Stengel mit denen der unterirdischen (Rhizome) verglichen. Er fand bei den letzteren (p. 165 und 166):

1. Reduktion des mechanischen Systems,
2. mächtige Entwicklung der Rinde,
3. schwächere Verholzung als im oberirdischen Stengel,
4. Bildung von Speichergewebe,
5. starke Entwicklung des Schutzgewebes.

Eine eingehende Untersuchung über den Aufbau des Speicherorganes von *Lythrum* besteht meines Wissens noch nicht. Constantins Punkte 1, 4 und 5 gelten auch für *Lythrum Salicaria*. Die Verholzung des Xylems ist im Rhizom jedoch nicht geringer als im oberirdischen Stengel.

Im 1. Kapitel wurde die Entstehung des jungen Speicherorganes beschrieben: es bildet sich vom Ende des ersten Monats an aus dem Hypokotyl und dem oberen Teil der Wurzel. Die schon erwähnte S-förmige Krümmung bewirkt in den meisten Fällen, daß es vollständig vom Boden bedeckt wird. — Die Abhängigkeit der Rhizomdicke von äußeren Bedingungen soll in

#### Erklärung zu Figur 10.

- a—f) Querschnitte in verschiedenen Niveaux desselben Triebes (im Februar): die Entstehung der Xylem- und Phloemelemente zeigend; f ist ein Detail von e. (e mit Obj. 3, die übrigen mit Obj. 7.)
- g) Querschnitt eines Triebes im April: Bildung von sekundären Xylemelementen (Obj. 7).
- h) Längsschnitt durch denselben Trieb, etwas tiefer als g (Obj. 7).
- Pro* = Prokambiumring, *i P* und *ä P* = inneres und äußeres Phloem, *v pr* = Vasalprimanen, *T* = Tüpfelgefäße, *Ca* = Kambium, *M St* = Markstrahl.

einem späteren Kapitel besprochen werden. Hier möchte ich nur auf die allgemeinen Bauprinzipien der älteren Speicherorgane eingehen. Individuen, die mit ihren basalen Teilen in wasserdurchtränktem Boden wachsen, verhalten sich nicht prinzipiell verschieden von in durchlüftetem Boden wachsenden Pflanzen. Erstere sind im allgemeinen nur etwas kräftiger entwickelt, werden höher und der Bau der Achse, speziell des Holzkörpers, zeigt eine etwas weitlumigere Struktur als bei trockener wachsenden Individuen.

Vom 2. Jahre an nehmen auch die unteren Partien der Stengel an der Rhizombildung teil; außerdem kommen meist neue große, rübenförmige Wurzeln hinzu, die als Speicherorgane dienen. Namentlich an kräftigen Pflanzen treten solche Speicherwurzeln in großer Zahl auf. — Fig. 12 g zeigt eine sehr schwach entwickelte Pflanze am Ende der zweiten Vegetationsperiode: der Trieb 1924 ist abgestorben und aus den Knospen, die sich in den Achseln der Kotyledonen gebildet haben, sind die beiden Stengeltriebe des Jahres 1925 entstanden; das Hypokotylrhizom hat sich weiter verdickt, ebenso die beiden Speicherwurzeln (des Vorjahres). — Fig. 12 f stellt ein Individuum dar mit 4 aufeinanderfolgenden Jahrestrieben, die jedesmal aus einer Blattachselknospe des Vorjahres entstanden sind. Dabei nimmt die Stengelbasis der älteren Triebe jeweils an der Rhizombildung teil, während die oberen Stengelteile absterben. Der obere Teil des Rhizoms ragt aus der Erde heraus. Nachträgliche Niveauänderungen von zwei- bis mehrjährigen Rhizomen habe ich nie beobachtet.

Querschnitte in verschiedenen Teilen des Rhizoms und der Speicherwurzeln lassen im Xylem zwei bis mehrere deutlich abgegrenzte Jahrringe erkennen. Oft ist ein Jahrring nur einseitig entwickelt, wenn sich nämlich die Jahrestriebe sympodial zusammensetzen (Fig. 12 h). Manchmal fault die Basis der Triebe im Herbst ab (Fig. 12 h). Überhaupt sind bei älteren Rhizomen oft größere Teile des Rhizomes verfault. Durch unter dem Boden kriechende Triebe (vgl. auch Köhne 1884, p. 95) kann sich die Pflanze wie durch Ausläufer vermehren. Später faulen diese Horizontalsprosse dann oft durch und es entstehen selbständige Tochterindividuen. Auf diese Art können größere Pflanzengruppen mit derselben Blütenform zustande kommen. — Den Querschnitt der Speicherwurzeln kann man von demjenigen der Rhizome sofort an dem Mangel eines Markes unterscheiden. Die Speicherwurzel ist zudem bedeutend lockerer und weitlumiger gebaut; sie bildet sehr wenige Gefäße und ihre Markstrahlen sind außerordentlich breit. Triebknospen entstehen, soweit meine Beobachtungen reichen, immer nur an den Rhizomen, nie an den Speicherwurzeln, wahrscheinlich weil letztere kein Mark und kein inneres Phloem besitzen. — Querschnitte durch die Ansatzstellen der Triebknospen zeigen, daß sie sich stets dort bilden, wo früher Blätter gesessen haben, sie müssen nämlich immer in Verbindung stehen mit dem Mark, was nur bei Blattansätzen möglich ist. — Alle diese Knospen entstehen, wie schon erwähnt, *endogen* aus subpolydermalen Schichten. Die unteren Stengelpartien und

die älteren Wurzeln bekleiden sich nämlich mit dem (teilweise verkorkten) Polyderm und werfen die primäre Rinde früh ab (vgl. auch Schenck 1889 und Mylius 1913). In sehr vielen Fällen, besonders bei kräftigen Pflanzen, brechen die Triebe aus einer zentralen Anschwellung hervor, die aus dem Hypokotyl und der Basis des ersten Stengels entstanden ist und nach unten zahlreiche rübenförmige Speicherwurzeln bildet. Das Zentralrhizom wird immer knorriger und knollenähnlicher. Man kann ein Individuum durch Zersägen des Speichersystems in mehrere Teile zerlegen, die sämtlich wieder austreiben, sofern sie ein Stückchen (Stengel-) Rhizom mitbekommen. *Lythrum Salicaria* ist in dieser Hinsicht außerordentlich zäh und ausschlagsfähig. Alle lebenden Teile des Speicherorganes sind im Winter dicht mit Stärke gefüllt. — Die Blütenbildung erfolgt bekanntlich meist nicht im ersten Jahre. Durch sehr frühe Aussaat (Februar, im Gewächshaus) und nachträgliches Pikieren ins Freiland brachte ich jedoch sämtliche so behandelte (30) Individuen Ende August bis Anfang September 1922 zum blühen.

#### Zusammenfassung.

Das Speicherorgan von *Lythrum Salicaria* setzt sich aus Hypokotyl-, Stengel- und Wurzelteilen zusammen, deren Xylem vorwiegend aus Speichergewebe besteht, das Stärkekörner in großen Mengen enthält. — Bei isolierten Speicherwurzelstücken habe ich nie Triebknospenbildung beobachtet.

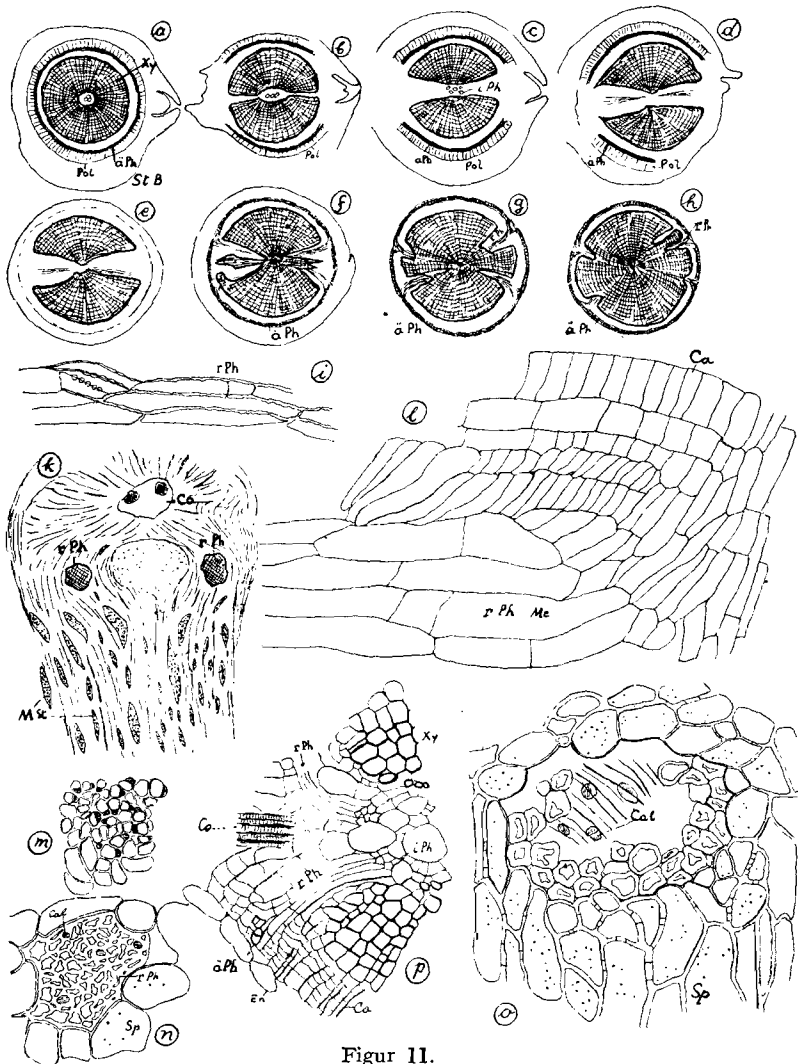
## 2. Vergleichende Anatomie der 3 Formen (Lang-, Mittel- und Kurzgriffel).

Schon aus den Untersuchungen an zahlreichen jungen Pflanzen und jungen Stengeltrieben (Kapitel I) geht hervor, daß in bezug auf den anatomischen Bau der 3 Formen keine merkbaren Unterschiede aufzufinden sind. — Bei ausgewachsenen Individuen sind die Dimensionen der Vegetationsorgane und der anatomische Bau je nach dem Standort (submers, emers oder trocken) derart variabel, daß zwei Individuen mit verschiedener Blütenform anatomisch viel ähnlicher sein können als zwei Pflanzen derselben Form, die an verschiedenen Standorten wachsen.

Der Sicherheit halber wurden noch von je 7 Lang-, Mittel- und Kurzgriffeln Quer- und Längsschnitte durch Stengel und mehrjährige Teile des Speicherorgans hergestellt. Alle Pflanzen stammen aus meinen Beetkulturen und wurden im September gleichzeitig fixiert.

Ich habe bis jetzt keine formkonstanten anatomischen Unterscheidungsmerkmale gefunden.

Die Blätter zeigen große individuelle morphologische Differenzen (am gleichen Standort), die aber mit der Blütenform (Lang-, Mittel- oder Kurzgriffel) in keinem Zusammenhang stehen. In ihrer Anatomie ergaben sich ebenfalls keine formkonstanten Unterschiede.



Figur 11.

- a-h) Übergang vom Stengel ins Rhizom (Schnittserie) (Mikrosom. 24 mm).  
 i) Siebröhren mit Siebplatten, Kalli und verquollenen Wänden (Obj. 7).  
 k) Tangentialer Längsschnitt durch ein Rhizom, im Herbst der ersten Vegetationsperiode: mit der Kotyledonar-Knospenspur und den beiden radialen Phloemsträngen im Querschnitt (Mikrosom. 24 mm).  
 l) Meristem eines radialen Phloemstranges (Obj. 7).  
 m) Querschnitt durch das radiale Phloem im Juli: mit Siebröhren und Geleitzellen (Obj. 7).  
 n) und o) Querschnitte im September: verquollene Wände und Kallusplatten, bei o) Siebröhren z. T. herausgerissen (Obj. 7).  
 p) Entstehung der radialen Phloemverbindungen aus dem Kambium (2 Monate alte Pflanze) (Obj. 7).  
*r Ph* = radiale Phloemverbindungen, *i Ph* und *ä Ph* = inneres und äußeres Phloem, *Ca* = Kambium, *r Ph Me* = Meristem der Phloemverbindungen, *Co* = Nerv der Kotyledonarknospe, *Cal* = Kallus, *Sp* = Speicher- gewebe, *M St* = Markstrahl, *Ky* = Xylem, *Pol* = Polyderm, *En* = Endodermis.

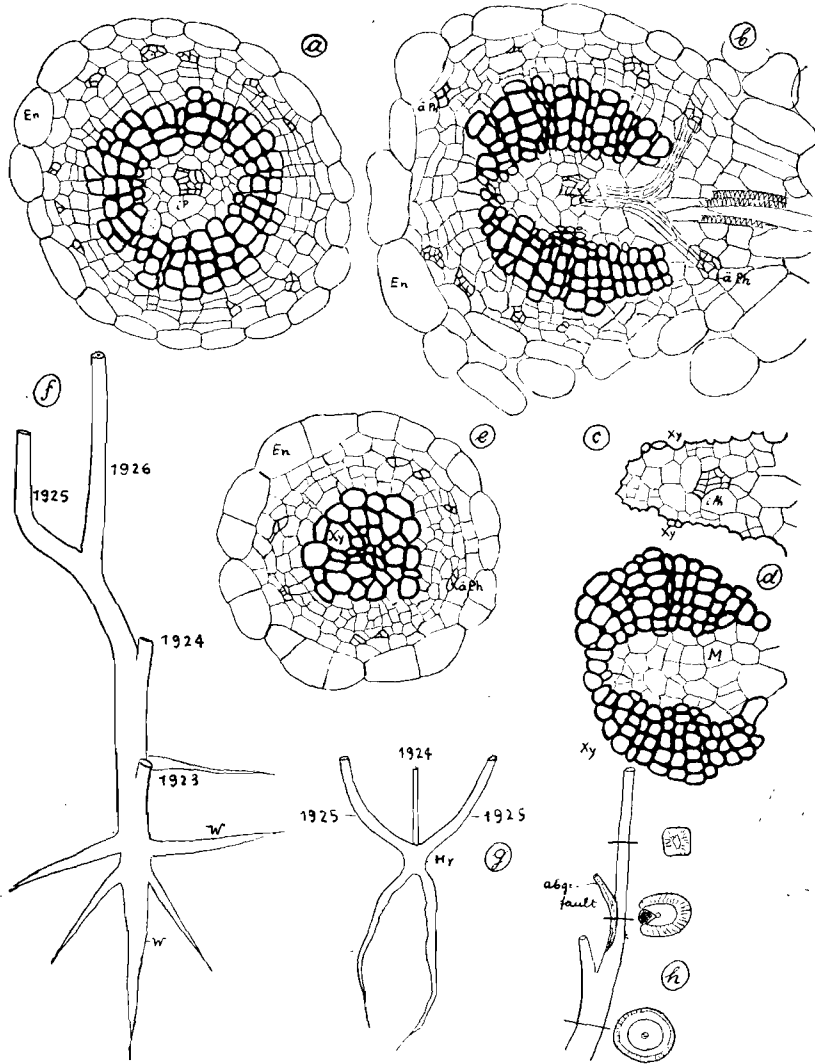
## III. Kapitel.

## Physiologische Anatomie.

## 1. Verbindung des inneren mit dem äußeren Phloem.

Bei der Besprechung der Entwicklung des Leitungssystems wurde schon erwähnt, daß das Phloem später entsteht als das primäre Xylem; und zwar bildet sich zuerst das äußere, dann das innere Phloem (vgl. auch Lamourette 1890, p. 235). Perrot (1899, p. 33, Fig. 16) bringt eine Abbildung eines jungen Stengelquerschnittes von *Lythrum Salicaria*, die den Entstehungsmodus der Siebröhren zeigt: sie bilden sich hier gruppenweise, d. h. zu mehreren aus einer Initialzelle des Prokambiums. — Das Vorkommen von innerem Phloem ist bei den *Lythraceen* sehr früh beschrieben worden (Literatur bei Solereder 1899, p. 416 ff. und 1908, p. 149 ff. und Petersen 1882, Tafel V, Fig. 13). Lamourette (1890, p. 235 und 277) behauptet, daß das innere Phloem in den verschiedenen Teilen der Pflanzen unabhängig voneinander entsteht, während Weiß (1883, p. 413), Scott (1890, p. 174), Viret (1904, p. 70) und andere beobachtet haben, daß bei den meisten Familien mit intraxylärem Phloem dieses im Stengel als Blattspurphloem anzusehen ist. Da in den Wurzeln häufig kein intraxyläres Phloem entwickelt ist (Scott und Brebner 1891), so findet man „blinde“ Endigungen von innerem Phloem im Hypokotyl, die durch markstrahlständige Phloemstränge mit dem äußeren Phloem in Verbindung treten. Diese Stränge gehen zum Teil transversal, zum Teil schräg durch das Xylem hindurch. Ein solches Verhalten fanden Gerard (1881) und Tswett (1899) bei *Solanaceen*, Scott und Brebner (1890 und 1891) bei *Apocynaceen*, *Asclepiadaceen*, *Cucurbitaceen* und *Gentianaceen*; Wordsdell (1915) studierte ebenfalls einige *Cucurbitaceen*. Nach Tswett entstehen diese radialen Verbindungen aus Markstrahlgewebe. — Im Wurzelholze von *Lythrum Salicaria* sollen nach Frémont (1891, p. 448) Gruppen von interxylärem Phloem vorkommen (vgl. auch Solereder 1899, p. 420 und 1908, p. 152). Im Wurzelholz von *Lythrum Graefferi* fanden Scott und Brebner (1891) kein interxyläres Phloem.

Ich selber konnte auch bei *Lythrum Salicaria* bis jetzt keinerlei inneres Phloem in der Wurzel feststellen. — Dagegen treten hier regelmäßig radiale Phloemverbindungen im Hypokotyl auf: das „blinde“ Ende des intraxylären Phloems im oberen Hypokotyl ist durch vier transversale Phloemstränge mit dem äußeren Phloem resp. dem Kambium verbunden (Fig. 11 a—h, p, Fig. 12 b). Diese Stränge entstehen schon am Ende des ersten Monats, sobald sich das Kambium gebildet hat, aus 4 Meristemstreifen, die zum Kambiumring gehören und dort zur Ausbildung gelangen, wo der marklose Xylemkomplex des Hypokotyls sich spaltet in Kotyledonen- und Stengelxylem (Fig. 11 p, 12 a—e). Meist sind nicht alle 4 Phloemstränge genau auf dem gleichen Niveau.



Figur 12.

a—e) Übergang vom Stengel ins Hypokotyl: sukzessive Querschnitte desselben Individuums (Obj. 7).

- a) Stengelbasis.
- b) Übergangszone mit zwei der Phloemverbindungen.
- c) Blindes Ende des inneren Phloems im Hypokotyl.
- d) Hypokotyl mit Mark ohne inneres Phloem, direkt unterhalb c).
- e) Markloser Hypokotylquerschnitt etwas tiefer.
- f) Rhizom mit sukzessiven Trieben.
- g) Schwach entwickelte Pflanze im 2. Jahre: die beiden Triebe des 2. Jahres sind aus den Achselknospen der Kotyledonen entstanden.
- h) Jahrringbildung im Stengelrhizom in 3 aufeinanderfolgenden Jahren.

Xy = Xylem, En = Endodermis, M = Mark, Hy = Hypokotyl, W = Speicherwurzel.

1923—1926 = sukzessive Triebe der Jahre 1923 bis 1926.

Untersucht wurden Querschnitte (größtenteils Serien) von 10 Pflanzen. Die Phloemelemente dieser Stränge sind radial gestreckt. Während der Holzkörper durch Kambiumtätigkeit in die Dicke wächst, verlängert sich das Radialphloem synchron durch tangential Teilungen seiner Meristeme (Fig. 11 l, p, 12 b). Auf tangentialen Längsschnitten einjähriger Hypokotyle treten die Phloemstränge unterhalb der Kotyledonarspuren als je zwei dunkle Punkte (im Xylem) hervor (Fig. 11 k: *r Ph*), die schon von bloßem Auge sichtbar sind. (Es wurden Längsschnitte von 12 Pflanzen untersucht.) Im Juli läßt der Querschnitt des Stranges deutliche Siebröhren und Geleitzellen erkennen (Fig. 11 m), später, im September, verquellen die Wandungen in der für das Phloem charakteristischen Weise (Fig. 11 n, o). Es werden auch Kalli auf den Siebplatten gebildet (Fig. 11 i, o). — Im zweiten und in den folgenden Jahren kann sich die Anzahl der radialen Phloemstränge durch Gabelung der vier ursprünglichen vermehren, indem von ihrem Meristem aus echte Xylemelemente in die Phloemstreifen eingefügt werden.

In den übrigen Teilen der Pflanze habe ich keine Radialverbindungen aus sekundärem Gewebe gefunden. — Die Verbindung des inneren Phloems von Stengel und Blatt ist ihrer Entstehung nach primärer Natur.

#### Zusammenfassung.

Im oberen Hypokotyl tritt das innere (intraxyläre) Phloem mit dem äußeren Phloem in Verbindung durch vier transversale Phloemstränge, die durch Kambiumtätigkeit erzeugt werden und sich beim Dickenwachstum des Holzkörpers radial verlängern. „Topographisch“ sind diese radialen Phloemstränge ein Teil des Xylems insofern, als sie vom Kambium aus nach innen abgeschieden werden.

Möglicherweise kommt ihnen die Aufgabe zu, die von den Blättern abwärts geleiteten Assimilate dem Kambium des Rhizoms zuzuführen, wo diese dann vorwiegend zur Bildung von Speicherewebe verwendet würden. — Nach neueren Ringelungsversuchen an Pflanzen mit innerem Phloem, die ebenfalls solche Verbindungen im Hypokotyl besitzen (*Solanaceen*), scheint es jedoch wieder zweifelhaft, ob das Phloem überhaupt als Leitungsgewebe für organische Stoffe in Betracht kommt (Kastens 1924).

## 2. Die Leitfläche in den verschiedenen Organen einer Pflanze.

Im ersten Kapitel wurde die basifuge Beschleunigung in der Entwicklung der Spiralgefäße beschrieben und ihr Zusammenhang mit der Ausstreckung der Gefäße, die nur in diesen oberen Teilen der jungen Pflanze stattfindet. Während also die Spiralgefäße (resp. Tracheidenstränge) im oberen Hypokotyl, in den Kotyledonen und im Stengel eine Verminderung ihres Durchmessers erfahren oder sogar völlig „verstreckt“ werden und zerreißen,



verändern die Wurzel- und unteren Hypokotylgefäße ihren Durchmesser nur wenig oder gar nicht, bleiben funktionstüchtig und gehen in Tüpfelgefäße über. In den oberen Teilen der Pflanze entstehen anfänglich nur Spiralgefäße, dagegen bilden sich in Wurzel und unterem Hypokotyl früh relativ weitlumige

### Keimpflanzen: Anzahl der Xylemelemente.

A. Längsansichten durchsichtig gemachte Pflanzen).

Stadium	Wurzelhals	Hypok.	Hypok.	Kotyl.	1. Internod.		1. Blatt-	2. Int.	2. Bl.	3. Bl.
		Mitte	oben	Basis	Mitte	oben	paar Basis	Mitte		
I { Pfl.)	2	2	2	1+1	—	—	—	—	—	—
II a)	2	2	3	2+2	—	—	—	—	—	—
b)	2	3	4	2+2	—	—	—	—	—	—
III	4 (Spir)	3 (Spir)	4 (Spir)	3+3	—	—	—	—	—	—
IV a)	3 (Trep) 2 (Spir)	1 (Trep) 3 (Spir)	6 (Spir)	4+4	—	—	1+1	—	—	—
b)	4 (Trep) 1 (Spir)	1 (Trep) 3 (Spir)	9 (Spir)	4+4	6	4	2+3	—	—	—
V a)	4 (Trep)	2 (Trep) 2 (Spir)	9 (Spir)	4+4	12	8	4+5	—	1+1	—
b)	2 (Trep) 2 (Spir)	2 (Trep) 2 (Spir)	10 (Spir)	7+7	10	6	8+8	—	1+1	—
VI	nicht zählbar			6+6	34	—	11+11	10	5+6	1+1

### B. Querschnitte.

Pflanze	Hypokotyl	Kotyledonen	1. Internod.	1. Blattpaar	2. Internod.	2. Blattpaar
	Mitte	Basis	Mitte	Basis	Mitte	Basis
5 E	7	5+6	6	—	—	—
5 A	10	4+5	7	7+8	—	—
5 C	18	6+7	11	5+5	—	1+1
5 B	19	6+5	14	8+9	—	1+1
6 H	30	5+6	33	?	?	?
6 C	42	7+8	25	6+7	12	?

(Die Schnittserien sind nicht alle vollständig.)

**Tüpfelgefäße.** — Die größere Zahl von Wasserleitungselementen im oberen Teil erklärt sich in physiologischer Hinsicht durch die Notwendigkeit einer Vergrößerung der „Leitfläche“, da das Wasser bei seinem Aufstieg durch engere Bahnen infolge größerer Reibungswiderstände seine Strömungsgeschwindigkeit verlangsamen muß. — Daß bei Verminderung des Durchmessers der Leitungselemente sowie bei Änderung der Strömungsrichtung eine Verlangsamung der Strömungsgeschwindigkeit eintritt, hat Jaccard für *Picea* (1915, p. 336) und *Betula* (1919, p. 61 ff.) gezeigt. Diese Verlangsamung wird kompensiert durch die Vergrößerung der Leitfläche der betreffenden Teile des Individuums.

Man kann natürlich die für Bäume gültigen Gesetze nicht ohne weiteres auf Stauden anwenden. Immerhin lassen sich Parallelen ziehen.

Zuerst wurde bei den Keimpflanzen die Anzahl der Gefäße (resp. Tracheidenstränge) in den verschiedenen Organen eines Individuums ermittelt, und zwar für die ersten Stadien an durchsichtig gemachten vollständigen Pflänzchen, für die späteren an Querschnitten in verschiedenen Niveaus.

Die Tabelle zeigt deutlich die „basifuge Beschleunigung“ in der Gefäßbildung in den ersten Stadien. Sobald aber im Hypokotyl ein Kambium entstanden ist (zwischen Stadium 5 und 6), beginnt hier eine sehr rasche Vermehrung der Xylemelemente. Bei Pflanze 6 C der Tabelle sind aber außer zahlreichen Gefäßen auch schon Speicherzellen zur Ausbildung gekommen.

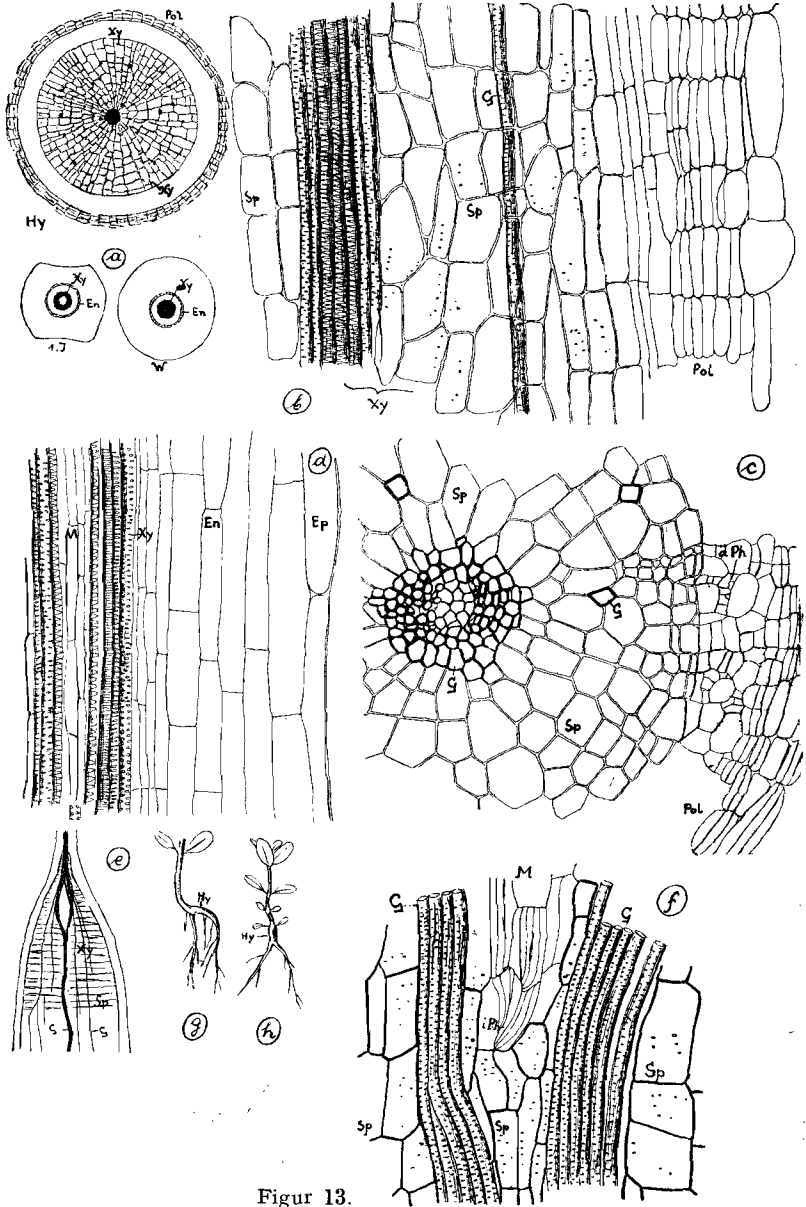
Allmählich wird der Unterschied zwischen der Gefäßzahl des Hypokotyls und derjenigen des ersten Internodiums immer kleiner: das erste Internodium streckt sich nicht weiter und bildet nun ebenfalls weitlumige Tüpfelgefäße. Die primären Xylemelemente sind hier zum größten Teil ausgezogen und im Querschnitt kaum mehr erkennbar. Ihre Funktion wird offenbar durch die weitlumigen sekundären Gefäße übernommen, die dann in allen Teilen der Achse ungefähr den gleichen Durchmesser haben.

Im folgenden sollen zwei Beispiele von 3 Monate alten Pflanzen erörtert werden, die im Gewächshaus bei verlängerter Belichtungsdauer aufgezogen wurden und ein außerordentlich dickes Rhizom entwickelt hatten (Fig. 13 a—e).

Der Querschnitt des Xylems dieser Rhizome ist im dicksten Teile derselben bis zu 300 mal größer als der Querschnitt des Xylems im ersten Internodium. Dagegen ist die Anzahl der Gefäße im Hypokotyl ungefähr gleich groß wie in der Hauptwurzel und im ersten Internodium. (Das Rhizom bestand bei diesen Pflanzen ausschließlich aus dem verdickten Hypokotyl, das hier über der Erde lag, Seitenwurzeln hatten sich erst unterhalb gebildet. Fig. 13 e.) Das Leitungsgewebe des Rhizoms liegt zum größten Teil im Zentrum desselben, im Speichergewebe sind nur vereinzelte Gefäße eingestreut (Fig. 13 a, b, c, e).

Es wurde dann noch bei etwas älteren Pflanzen mit nur einem Stengel (ohne Blüten), die im Freiland in Beeten gewachsen waren, am Ende des vierten Monats und Ende September (also

im ausgewachsenen Stengelchen) die Leitfläche und das Verhältnis von Leitungs- und Speichergewebe in Stengel und Rhizom



Figur 13.

bestimmt. — Der Stengel bildet später ebenfalls Speicherezellen und zwar vorwiegend Kammerfasern.

Das Leitflächenprozent des Stengels bewegt sich also so um 10 % herum, dasjenige des Rhizoms schwankt zwischen viel

größeren Grenzen, je nach der Größe des Rhizomquerschnittes. Die Leitflächenbestimmungen sind im Rhizom ziemlich schwierig, da es hier beim Querschnitt oft kaum möglich ist, im Speichergewebe eingestreute Gefäße von Speicherzellen zu unterscheiden

**Pflanzen mit relativ sehr dicken Rhizomen.**  
Anzahl der Gefäße.

Pflanze	Hauptwurzel (Ansatz)	Rhizom (= Hypokotyl) (Mitte)	1. Internodium (Basis)
7 D	104	72 (zentral) + ca. 20 (peripher)	95
7 C	61	40 (zentral) + ca. 20 (peripher)	60

Verhältnis der Xylemquerschnitte.

Pflanze	Hauptwurzel	Rhizom	1. Internodium
7 D	9	: 2200	: 10
7 C	4,5	: 500	: 5

ad die Messungen bei 63facher Vergrößerung überhaupt nur approximative Werte geben. Immerhin erhielt ich bei den Leitflächenbestimmungen in Stengel und Rhizom Werte von der gleichen Größenordnung.

Zusammenfassung.

In der Gefäßbildung zeigt sich anfänglich eine „basifuge Beschleunigung“, wobei aber die Wasserleitungskapazität

Erklärung zu Figur 13.

- a) Querschnitte von Wurzel (*W*), Hypokotyl (*Hy*) (Rhizom) und erstem Internodium (1. *I*) einer und derselben Pflanze (3 Monate alt, bei künstlich verlängerter Belichtung aufgezogen. Wasserleitungsgewebe schwarz, Obj. 3).
- b) Längsschnitt durch ein Hypokotyl (Rhizom) (Obj. 7).
- c) Querschnitt durch ein Hypokotyl (Rhizom) (Obj. 7).
- d) Längsschnitt durch ein Stengelchen (Obj. 7).
- e) Übergang von Stengel in Rhizom (Mikrosum. 24 mm).
- f) „Blindes“ Ende des Phloems im oberen Rhizom (Obj. 7).  
*Xy* = Xylem, *G* = Gefäße, *Sp* = Speichergewebe, *iPh* = inneres Phloem, *Pol* = Polyderm, *M* = Mark, *Ep* = Epidermis, *En* = Endodermis.
- g) Beetpflanze im Juni mit S-förmiger Krümmung.
- h) drei Monate alte Kulturen mit Hypokotyl-Rhizom (1/2 natürlicher Größe).

wahrscheinlich in den verschiedenen Teilen einer Pflanze überall ungefähr gleich groß bleibt. In den oberen Teilen, die ihre Gefäßzahl zuerst rascher vermehren als Hypokotyl und Wurzel, findet

### Beetpflanzen in der ersten Vegetationsperiode, Juli und September.

(Bei 63facher Vergrößerung auf Millimeterpapier gezeichnet und dann ausgemessen.)

		Rhizom-Xylem (Stelle größten Durchmessers)	Stengel-Xylem (I. Internod. Basis)	Verhältnis
Septbr.	1. Gesamtfläche . . . . .	31 100 mm <sup>2</sup>	1750 mm <sup>2</sup>	18 : 1
	Leitfläche . . . . .	110 mm <sup>2</sup>	180 mm <sup>2</sup>	—
	In Prozent der Gesamtfläche . . . . .	1/3 %	10 %	—
2.	Gesamtfläche . . . . .	23 700 mm <sup>2</sup>	2200 mm <sup>2</sup>	10 : 1
	Leitfläche . . . . .	240 mm <sup>2</sup>	210 mm <sup>2</sup>	—
	In Prozent der Gesamtfläche . . . . .	1 %	10 %	—
Juli	1. Gesamtfläche . . . . .	7100 mm <sup>2</sup>	2600 mm <sup>2</sup>	2,7 : 1
	Leitfläche . . . . .	170 mm <sup>2</sup>	200 mm <sup>2</sup>	—
	In Prozent der Gesamtfläche . . . . .	2,5 %	7,5 %	—
2.	Gesamtfläche . . . . .	5100 mm <sup>2</sup>	3200 mm <sup>2</sup>	1,6 : 1
	Leitfläche . . . . .	290 mm <sup>2</sup>	380 mm <sup>2</sup>	—
	In Prozent der Gesamtfläche . . . . .	5,8 %	11,5 %	—

### Bestimmungen bei den Rhizomen allein.

Septbr.	Gesamtfläche des Xylems	Leit- fläche	In Prozent	Wände in Prozent des Q.S.	Lumina der Speicherzellen in Prozent
3.	30 100	685	2,2 %	45 %	ca. 52 %
4.	16 500	127	3/4 %	—	—

nämlich eine Längsdehnung der Gefäße statt, wodurch ihre lichte Weite und damit ihre Leitfähigkeit kleiner wird. Mit dem Auftreten des Kambiums nimmt aber auch in Hypokotyl

und Wurzel die Zahl der Gefäße rasch zu; der Stengel stellt jetzt in seinen unteren Teilen das Längenwachstum ein und erzeugt ebenfalls weite Gefäße, die nicht mehr ausgestreckt werden. Von nun an vergrößert sich die Leitfläche in Hauptwurzel, Hypokotyl und erstem Internodium in gleichem Maße. (In den Kotyledonen, die früh abfallen, werden, wie schon erwähnt, keine sekundären Bildungen angelegt.)

### 3. Einfluß der Außenbedingungen auf die Entwicklung des Speichergewebes in Stengel und Rhizom.

Da die Bildung von Speichergewebe in hohem Maße von den Außenbedingungen abhängig ist, insbesondere vom Licht, wurden Kulturversuche bei verschiedener Belichtung vorgenommen. — Das Verhältnis des Xylemquerschnittes im 1. Internodium zum Querschnitt des Rhizomxylems (Hypokotyl) in seiner dicksten Partie kann bei gleichaltrigen Pflanzen von 1 : 1 bis 1 : 300 variieren.

Es kamen folgende Kategorien von Pflanzen zur Untersuchung :

- I. 3 parallele Kulturen, die aus Samen vom 20. April bis zum 20. September 1926 in Tontellern mit Komposterde auf der Terrasse des Institutes aufgezogen wurden:
  1. Pflanzen in wasserdurchtränktem Boden bei vollem Tageslicht.
  2. Pflanzen in mäßig feuchtem Boden bei vollem Tageslicht.
  3. Pflanzen in mäßig feuchtem Boden, ringsum von einem Schirm aus dünnem, hellgrauem Baumwollsatın umgeben.
- II. Pflanzen, die im Winter 1925/26 vom November bis Februar im Gewächshaus bei 14—18° in mäßig feuchter Komposterde bei verlängerter Belichtungsdauer (7—8<sup>h</sup> morgens und 5—6<sup>h</sup> abends, in 1 m Distanz von einer 500kerzigen Osramlampe) aufgewachsen waren. Diese Pflanzen bildeten aus dem Hypokotyl allein ein enorm dickes, oberirdisches Rhizom (vgl. auch p. 35 ff.).
- III. Pflanzen, die s u b m e r s in Blumentöpfen mit Gartenerde im Bassin der Institutsterrasse 15—20 cm tief unter der Wasseroberfläche gewachsen waren (im September untersucht).

I. Die Angaben über die drei ersten Kulturen sind vergleichbar, da die Tonteller alle die gleiche Größe besaßen und auf derselben Stelle der Terrasse aufgestellt wurden. 2 und 3 bekamen täglich gleich viel Wasser, zu 1 wurde immer soviel Wasser zugegossen, daß die Bodenoberfläche grade davon bedeckt war (diese Kultur stand in einer Glasschale mit Wasser). In allen 3 Kulturen waren die Pflanzen ziemlich e n g gesät, so daß sich die Pflänzchen ziemlich gleichmäßig (aber etwas schwächlich) entwickelten.

Die Messungen, die ich am 25. September an frischem Material vornahm, zeigen deutlich den Einfluß des L i c h t e s auf die


Stengellänge und die Rhizomdicke, während sich die Hypokotyllänge und die Anzahl der Blätter ungefähr gleich bleibt. Weiterhin ergibt sich aus der Tabelle der günstige Einfluß des wasserdurchtränkten Bodens auf die Entwicklung des Speichergewebes: erstens ist das Rhizom dicker und zweitens stärker verzweigt und länger als bei den beiden anderen Kulturen, da nämlich das erste Internodium, das zum Teil von Wasser bedeckt war, sich auch schon zum Rhizomteil entwickelt hat.

Die Querschnitte des Xylems habe ich mit Objektiv 3 und dem Leitzschen Zeichenokular auf Millimeterpapier gezeichnet und dann ausgemessen. Da es sich hier um Quadratzahlen handelt, sind die mittleren Fehler sehr groß, immerhin hat man es noch

### I. Parallele Kulturen.

(Die fettgedruckten Zahlen bedeuten die Mittelwerte aus je 25 Messungen, nur bei der Bestimmung der Blattgröße ist  $n = 50$ , d. h. es wurden von jeder Pflanze zwei Blätter des 5. bis 6. Internodiums gemessen. Die eingeklammerten Zahlen sind die mittleren Fehler der betreffenden Mittelwerte. Unter den Mittelwerten ist jedesmal die Variationsbreite angegeben. Lineare Vergrößerung überall 63fach.)

September 1926	1. Licht — Wasser	2. Licht — Trocken	3. Schatten — Trocken
Blattpaare (Anzahl) . . . . .	<b>8,1</b> (0,15) 7—11	<b>8,1</b> (0,2) 6—10	<b>7,8</b> (0,12) 7—9
Blattgröße:			
Länge . . . . .	<b>12,15</b> (0,33) mm 8—16	<b>6,26</b> (0,15) mm 4—8	<b>12,16</b> (0,26) mm 8—17
Breite . . . . .	<b>5,54</b> (0,19) mm 3—10	<b>3,1</b> (0,06) mm 2—4	<b>6,16</b> (0,15) mm 3—9
Stengel-Länge . . . . .	<b>44,5</b> (1,7) mm 25—62	<b>30,3</b> (0,75) mm 21—37	<b>75</b> (2,2) mm 60—95
Differenz		$14 \pm 1,84$	$45 \pm 2,4$ (sichergestellt)
Hypokotyl-Länge . . . . .	<b>5,8</b> (0,36) mm 4—12	<b>5,5</b> (0,15) mm 4—7	<b>5,08</b> (0,27) mm 3—7
Differenz		$0,3 \pm 0,39$	$0,42 \pm 0,3$ (keine Differenz)
Stengel:			
1. Internodium			
Q.S. des Xylems . . . . .	<b>1970</b> (240) mm <sup>2</sup> 1000—2500	<b>275</b> (18,5) mm <sup>2</sup> 170—500	<b>230</b> (22) mm <sup>2</sup> 80—430
Differenz		$1700 \pm 245$ (sicher)	$45 \pm 28$ (keine Differenz)
2. Internodium	<b>510</b> (47) mm <sup>2</sup> 250—1200	—	—

September 1926	1. Licht — Wasser	2. Licht — Trocken	3. Schatten—Trocken
Rhizom			
Q.S. des Xylems	<b>10800</b> (1000) mm <sup>2</sup> 5900—25200	<b>5800</b> (330) mm <sup>2</sup> 2700—11000	<b>3000</b> (280) mm <sup>2</sup> 1000—6700
Differenz	5000 ± 1100	2800 ± 500	(sichergestellt)
Verhältnis der Q.S. von Rhizom- und Stengel-Xylem	<b>5,7 : 1</b> 4 : 1 bis 12 : 1	<b>20 : 1</b> 12 : 1 bis 35 : 1	<b>13 : 1</b> 3 : 1 bis 30 : 1
Rhizom zu 2. Internodium . .	27 : 1 12 : 1 bis 70 : 1		—
Speicherorgan- Aufbau . . .	Hypokotyl und immer auch noch 1—2 Wurzeln, 1. Internodium gehört schon zum Rhizom.	Hypokotyl und häufig auch 1 Wurzel. 1. Internodium ist noch unverdickt.	Hypokotyl, nur selten auch noch 1 Wurzel. 1. Internodium ist noch unverdickt.
	Rhizom nicht grün	Rhizom etwas grün	Rhizom stark grün
Phlorogluzin-Re- aktion des Rhi- zom-Xylems (bei je 10 Pflanzen)	Das ganze Xylem gibt die Reaktion (rote Färbung)	Das ganze Xylem gibt die Reaktion	Nur der innere Teil des Xylems gibt die Reaktion; Xylem- wände dünn

**II. Gewächshauskulturen.** (Verlängerte Belichtungsdauer.)  
20 Pflanzen, 3 Monate alt (Bestimmungen mit Objektiv 3).

	Stengel: 1. Internodium Querschnitt des Xylems	Rhizom, Quer- schnitt des Xylems	Verhältnis der Querschnitte
Mittelwerte . . .	51 mm	4400 mm	1 : 70
Mittl. Fehler . .	(10,8 mm)	(733 mm)	—
Variationsbreite .	16—230 mm	1260—13000 mm	1 : 18 bis 1 : 300



mit reellen Differenzen zu tun. — Die Rhizome der beschatteten Pflanzen sind bis zu innerst deutlich grün, vielleicht hängt dies mit der geringen Dicke und Verholzung der Xylemwände bei diesen Kulturen zusammen.

II. Die Gewächshauskulturen, die im Winter 1925/26 bei relativ konstanter Temperatur und verlängerter Belichtung aufwachsen, sind natürlich mit den obengenannten nicht direkt vergleichbar. — Die Tabelle soll nur einen Begriff davon geben, in welchem hohem Maße das Verhältnis von Rhizom- und Stengelxylem von äußeren Bedingungen abhängig ist.

III. Bei submersen Individuen ist äußerlich überhaupt kein Rhizom erkennbar. — (Die untersten Internodien sind hier sehr kurz.) — Querschnitte zeigen aber, daß manchmal das Hypokotyl, manchmal die untersten Stengelinternodien ein ausgeprägtes Speichergewebe bilden. Je nach der Größe der Pflanzen und ihrer Distanz von der Wasseroberfläche kann das Querschnittsverhältnis von Rhizom- und Stengelxylem alle Werte zwischen 1 : 1 und 14 : 1 annehmen (25 Pflanzen untersucht). Bei 10 daraufhin geprüften Individuen gab nur der innere Teil des Rhizomxylems eine deutliche Phlorogluzinreaktion, ganz ähnlich wie bei den beschatteten Kulturen.

In diesem Zusammenhange sei noch erwähnt, daß Pflanzen, die während dreier Monate im Zimmer unter Glasglocke (an einem Südfenster, von Mai bis Juli) aufgezogen wurden, überhaupt kein Rhizom bildeten. Hier sind also im Hypokotyl fast ausschließlich nur Gefäße vorhanden (Fig. 12 e).

#### Zusammenfassung.

Das Verhältnis der Querschnitte von Stengel (1. Internodium) und Rhizom (Mitte des Hypokotyls) bei einjährigen Pflanzen ist in erster Linie vom Licht abhängig. Begünstigt wird die Bildung von Speichergewebe (genügende Belichtung vorausgesetzt) außerdem noch durch reichliche Wasserzufuhr, ö. h. wassergetränkten Boden.

#### 4. Einfluß der Außenbedingungen auf Blattanatomie und Spaltöffnungszahl.

Angaben über den Blattbau der „Folgeblätter“ von *Lythrum Salicaria* finden wir bei Eberlein (1904, p. 11 und 12) und Gin (1909, p. 58 und Tafel IV, Fig. 2, 3 und 4). Hier in diesem Zusammenhange möchte ich auf die Unterschiede in der anatomischen Struktur von Primärblättern, Blättern submerser Individuen und Folgeblättern der Landform oder der emersen Triebe eingehen. — Untersuchungen über die äußere Morphologie von Blatt und Stengel in verschiedenem Milieu wurden bekanntlich von Göbel (1893, II. Teil 2, p. 217 ff.) und Glück (1911) ausgeführt. Über die Anatomie submerser Pflanzen verdanken wir Schenck (1886) eine eingehende Studie. — Der Einfluß

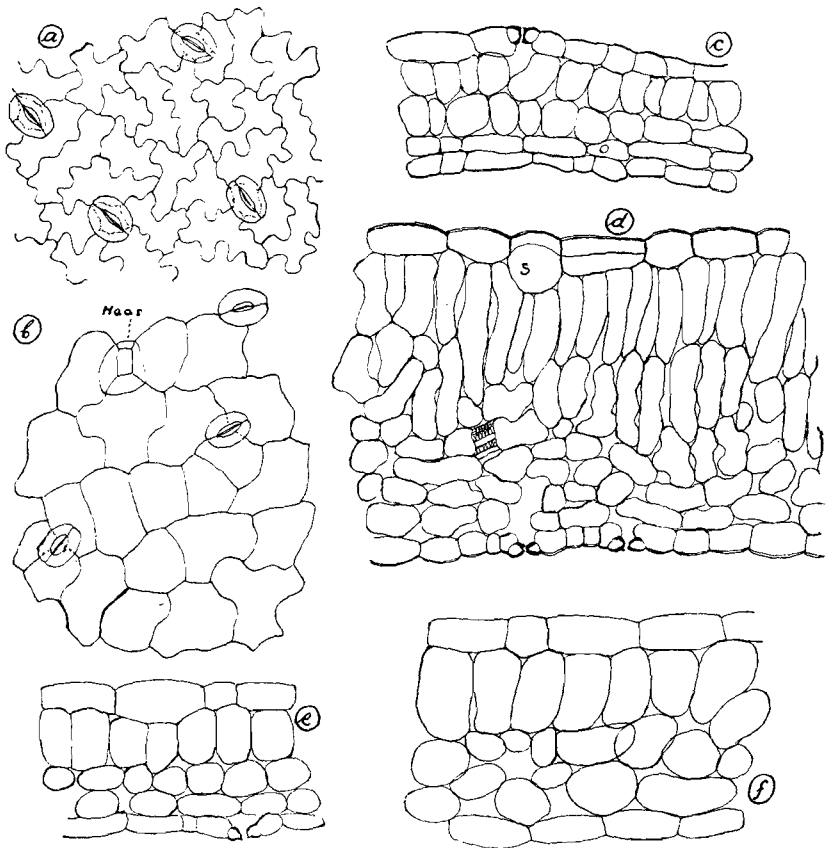
des Wassers auf die Ausbildung der Spaltöffnungen bei echten Hydrophyten sowie auch bei submers vegetierenden Landpflanzen ist schon häufig untersucht worden. Nach Weiß (1865) sollen unter Wasser kultivierte Landpflanzen gegenüber normalen Landpflanzen keine Differenzen in der Spaltöffnungszahl zeigen (p. 189), Göbel (1893, p. 237 bis 244) stellte dagegen bei amphibischen Arten große Unterschiede zwischen submersen Blättern und Luftblättern fest. Bei submersen Blättern tritt häufig eine Reduktion im Bau der Spaltöffnungen ein (Porsch 1903, Cholodny 1924). Porsch (p. 97) erklärt das Auftreten von Spaltöffnungen bei submersen Pflanzen als ein phylogenetisch zu verstehendes Moment. Die Spaltöffnungen sollen hier meist geschlossen sein (vgl. auch Cholodny 1924); offene, aber äußerst schmale Spalten fand Porsch bei *Calla*, *Menyanthes*, *Alisma* und *Sagittaria* (Tafel II, Fig. 16).

Die Wasserblätter repräsentieren eine Reduktionsform oder vielmehr eine beibehaltene Jugendform und sind bedingt durch Lichtmangel (Göbel 1908, p. 27 ff.), was von Glück (1911, p. 177) allerdings bestritten wird. Glück führt die Ausbildung von Wasserblättern auf mangelhafte Luftzufuhr zurück.

Die allgemeinen Unterschiede in der Anatomie von Kotyledonen, Primärblättern und Folgeblättern sind von Dose (1914) studiert worden (*Lythrum* kam dabei nicht zur Untersuchung). Die Kotyledonen sind meist dicker als die Primärblätter und diese manchmal dicker, manchmal dünner als die Folgeblätter. Die Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen ist die gleiche bei allen drei Blattformen (Wassermann 1924, p. 67). — Dies gilt auch für *Lythrum Salicaria*. Hier sind übrigens die Kotyledonen (Fig. 14 f) ebenfalls dicker als die Primärblätter (Fig. 14 e); die Folgeblätter (Luftblätter) haben die doppelte Dicke der Primärblätter. — Die Anzahl der Spaltöffnungen ist bei den meisten Arten auf Ober- und Unterseite des Blattes verschieden (Weiß 1865), und die Schließzellen sind häufig nicht gleich groß auf den beiden Seiten (Weiß, p. 179).

Bei *Lythrum Salicaria* sind die submersen Blätter (Fig. 14 c) modifizierte Primärblätter (ihre Spreite ist größer als die der Primärblätter der Landform). Sie sind kaum halb so dick wie die Folgeblätter der Landform oder der emersen Triebe und besitzen nur eine Schicht von kurzen Palisaden und zwei bis drei Schwammgewebsschichten; die Folgeblätter dagegen bilden zwei Schichten von langen Palisaden und drei bis vier Schwammgewebsschichten (Fig. 14 d). Durchsichtig gemachte Blätter zeigen, daß die Interzellularräume der submersen Blätter nur wenig größer sind als die der Folgeblätter. Zwischen den oberen Palisadenzellen der Folgeblätter treten direkt unter der Epidermis, große, flache Schleimzellen auf, die häufig Schwammezellen von Epidermiszellen sind (Fig. 14 d, S). Diese Schleimzellen sind bei Individuen trockener Standorte weit zahlreicher als bei emersen Pflanzen. Im übrigen unterscheiden sich

die Blätter von Individuen feuchter Standorte nicht von denen trockener Standorte (je 5 Pflanzen untersucht). Im Schwammgewebe enthalten die Luftblätter, und zwar auch die Primärblätter, sehr zahlreiche Drüsen von Kalziumoxalat, die dagegen bei submersen Individuen nur sehr spärlich oder gar nicht zur



Figur 14.

- a) Obere Epidermis eines submersen Blattes.
- b) Obere Epidermis eines Folgeblattes (emerser Trieb).
- c) Querschnitt durch ein submerses Blatt.
- d) Querschnitt durch ein Folgeblatt (emerser Trieb). S = Schleimzelle.
- e) Querschnitt durch ein Primärblatt (Landform).
- f) Querschnitt durch einen Kotyledo (ausgewachsen). Alles mit Obj. 7.

Ausbildung kommen. Wahrscheinlich steht das in Zusammenhang damit, daß bei submersen Blättern keine Transpiration, also keine merkliche Veränderung in der Konzentration der Ca-Ionen stattfindet.

Die Wände der Epidermiszellen sind bei submersen Blättern stark wellig in ihrem Verlauf (Fig. 14 a), viel weniger bei den

Primärblättern von Landpflanzen und noch weniger bei den Folgeblättern (Fig. 14 b). Bei den letzteren sind die Wände der oberen Epidermis weniger gewellt als die der unteren, während die beiden Epidermen submerser Blätter fast genau gleich aussehen. — Die Kutikula ist natürlich bei den „Wasserblättern“ bedeutend dünner als bei den „Luftblättern“.

Die folgenden Tabellen geben Aufschluß über die Spaltöffnungszahlen von:

1. Primärblättern (Landform),
  2. Luftblättern emerger Triebe,
  3. Luftblättern der Landform,
  4. submersen Blättern völlig submerser Pflanzen,
  5. submersen Blättern und Luftblättern derselben Pflanze.
- Alle Blätter wurden im September untersucht.

### Spaltöffnungszahlen.

#### I. Primärblätter

(Die Zahlen bedeuten die Anzahl der Spaltöffnungen auf 1 mm<sup>2</sup> der betreffenden Epidermis. Bei 5 Individuen wurden auf je einem Blatt je 2 mm<sup>2</sup> der Ober- und der Unterseite ausgezählt.)

Pflanze	Oberseite		Unterseite	
a)	84	86	147	152
b)	65	67	108	120
c)	80	95	131	126
d)	99	104	71	133
e)	97	117	128	120

II. Luftblätter emerger Triebe			III. Luftblätter der Landform			IV. Submerse Blätter		
Pfl.	Oberseite	Unterseite	Pfl.	Oberseite	Unterseite	Pfl.	Oberseite	Unterseite
a)	60	116	a)	9	248	a)	75	32
b)	10	214	b)	41	154	b)	53	24
c)	37	201	c)	35	156	c)	42	33
d)	48	322	d)	46	275	d)	58	50
e)	50	200	e)	0 !	234	e)	62	35

(Die Zahlen bedeuten die Anzahl der Spaltöffnungen pro mm<sup>2</sup> der betreffenden Epidermis und sind Mittelwerte aus je 5 Bestimmungen. Bei je 5 Individuen wurde je 1 Blatt untersucht.)

### V. Submerse Blätter und Luftblätter derselben Pflanze.

(Diese Pflanze hatte an ihrem Haupttrieb teils submerse, teils emerse Seitentriebe mit den zwei charakteristischen Blattformen; die submersen Blätter waren nicht einmal ganz halb so dick wie die Luftblätter! Die Zahlen bedeuten die Anzahl der Spaltöffnungen auf 1 mm<sup>2</sup> der betreffenden Epidermis. Es wurden je zwei Bestimmungen pro Blattober- und -unterseite eines Blattes vorgenommen.)

Emerse Blätter			Submerse Blätter		
Blatt	Oberseite	Unterseite	Blatt	Oberseite	Unterseite
1.	63 77	161 136	5.	68 75	135 109
2.	51 70	130 166	6.	73 79	108 118
3.	67 55	106 102	7.	75 70	122 90
4.	100 34	124 126	8.	92 93	85 79
Mittel:	65	131	Mittel:	78	106

Die emersen Blätter sind vorne zugespitzt, die submersen abgerundet, erstere sind außerdem fast doppelt so lang wie letztere, aber kaum breiter.

Die Anzahl der Spaltöffnungen variiert sehr stark. Bei völlig untergetauchten Pflanzen scheint sie etwas kleiner zu sein als bei den übrigen Kategorien. Daß die submersen Blätter überhaupt Spaltöffnungen ausbilden, läßt sich nur phylogenetisch verstehen. Ihre Anlage erfolgt nämlich schon auf einer sehr frühen Entwicklungsstufe (vgl. Kapitel I). — Die Spaltöffnungen der submersen Blätter scheinen, besonders auf der Oberseite, offen zu sein (Fig. 14 a). Ihr Bau ist fast genau der gleiche wie derjenige der „Luftblätter“; die Schließzellen enthalten bei beiden Chlorophyll- und Stärkekörner, während die übrige Epidermis chlorophyll- und stärkefrei ist. Infiltrationsversuche an frischen Blättern, nach vorherigem raschen Abtrocknen mit Filtrierpapier ergaben positive Resultate (mit Xylol und absolutem Alkohol nach Molisch 1912). Bedeckt man ein solches Blatt mit Alkohol oder Xylol und einem Deckglas, so kann man unter dem Mikroskop die sehr rapide Verdrängung der Luft aus allen Interzellularräumen beobachten. — Ich glaube, man darf annehmen, daß trotz der offenen Spalten kein Wasser in die lufteerfüllten Interzellularen eindringen kann, denn erstens sind die Spaltöffnungen außerordentlich klein und zweitens wird im Innern der Blätter infolge der Atmung und Assimilation immer eher ein Gasüberdruck herrschen.

Bei den Folgeblättern sind die Spaltöffnungszahlen auf der Unterseite meist bedeutend größer als auf der Oberseite, wo sie bisweilen sogar fehlen können.

Bei derjenigen Pflanze, deren Blätter sich teils submers, teils emers entwickelt hatten, sind wohl Blattgröße und Blattdicke sehr verschieden, nicht aber die Spaltöffnungszahlen.

Ganz allgemein sind bei *Lythrum Salicaria* die Schließzellen oberseits ein wenig größer als unterseits. —

Auch in bezug auf die Anatomie der Achse unterscheiden sich natürlich die submersen Individuen beträchtlich von den übrigen. Die Reduktion des Xylems geht aber bei *Lythrum* nicht so weit wie bei *Peplis* (vgl. Schenck 1886, p. 32 und Tafel V, Fig. 24). Es wird nämlich im Stengel ein mehrschichtiger geschlossener Xylemzylinder gebildet, im Rhizom sogar ausgeprägtes Speichergewebe (vgl. das vorhergehende Kapitel). Die Wände der Xylemelemente sind jedoch kaum halb so dick wie bei der Landform und die Verholzung ist viel schwächer. — Bei kräftigen emersen Individuen können in einer Radialreihe des Xylems an der Stengelbasis bis über 100 Zellen gezählt werden.

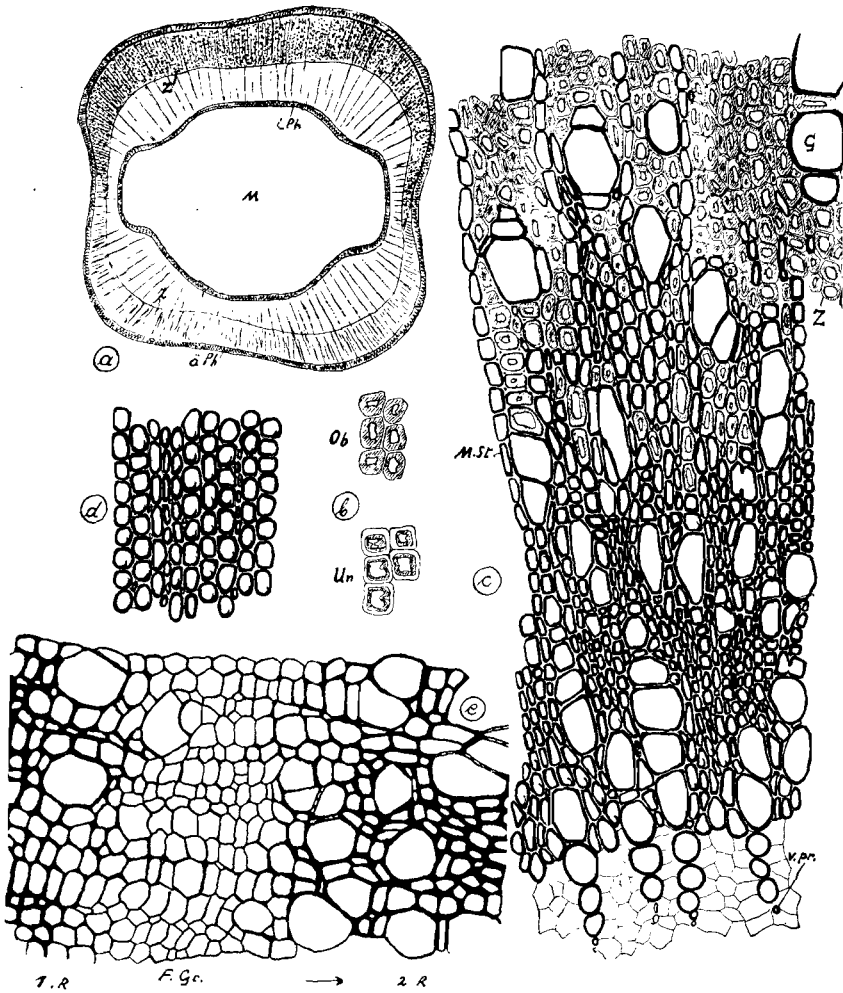
### Zusammenfassung.

Die submersen Blätter von *Lythrum Salicaria* gleichen in vielen Beziehungen den Primärblättern der Landform. — Sie sind kaum halb so dick wie die Folgeblätter der submersen Triebe und der Landform. Die Anzahl der Spaltöffnungen ist dagegen auf den submersen Blättern nicht durchwegs kleiner als auf den „Luftblättern“ (d. h. Primär- und Folgeblätter nicht-submerser Triebe). Die Schließzellen enthalten bei allen Blattformen von *Lythrum* Chlorophyll, die übrige Epidermis dagegen keines. — Nach Infiltrationsversuchen mit absolutem Alkohol und Xylol scheint es, daß die Spalten auch bei den submersen Blättern offen sein können.

### 5. Falsche Jahrringbildung infolge Zurückschneidens im Juni.

Da die perennierenden Teile der *Lythrum*-Pflanzen zahlreiche Jahrringe entwickeln, so war anzunehmen, daß es auch möglich sein würde, im Stengeltrieb doppelte Ringbildung hervorzurufen.

Die Ursachen, die zur Verdoppelung des Jahrrings führen, sind schon häufig erörtert worden. Kny (1879), Wilhelm (1883), Wieler (1887), Jost (1891), Lutz (1895), Kühns (1910), Daniel (1916) und André (1920) haben unter anderen diese Fragen bearbeitet (Zusammenstellung bei Küster 1925, S. 249 und 250). — Bei *Lythrum* erhielt ich im einjährigen Stengel zwei Ringe, wenn ich die Triebe kurz vor Beginn der Blütezeit (Anfang Juni) zurückschnitt. Die Pflanzen treiben bei genügender Bodenfeuchtigkeit sehr rasch wieder aus, und die neuen Triebe gelangen im August zu reichlicher Blütenbildung. Ende September kamen die Pflanzen zur Untersuchung. Bei allen (10) Individuen hatte sich im zurückgeschnittenen Triebe, schon direkt unter dem Ansatz der obersten neuen Triebe, ein zweiter Holzring gebildet. Dieser ist gewöhnlich dem ersten exzentrisch angelagert. Hat sich z. B. nur ein neuer Seitentrieb entwickelt, so ist der zweite Ring nur auf der einen Hälfte des ersten ausgebildet, auf der gegenüberliegenden Seite fehlt er dann



Figur 15.

- a) Querschnitt eines künstlich gebogenen Stengels: Knie der Biegung mit Zugholz-Bildung auf beiden Seiten (Mikrosum. 24 mm).
  - b) Zugholzfaser der Oberseite (*Ob*) und Unterseite (*Un*) des Querschnittes a (Obj. 7).
  - c) Übergang von Normalholz in Zugholz in einem künstlich gebogenen Stengel (Obj. 7).
  - d) Typische Druckholzbildung in einem künstlich gebogenen Stengel (Unterseite) (Obj. 7).
  - e) Falsche Jahringbildung infolge Zurückschneidens im Juni (Obj. 7).
- M* = Mark, *M St* = Markstrahl, *v pr* = Vasalprimanen, *G* = Gefäß, *Z* = Zugholz, *a Ph* und *i Ph* = äußeres und inneres Phloem; *F Gr* = Falsche Jahringgrenze, *1. R* und *2. R* = 1. und 2. Ring.

oft ganz. — Stellenweise ist der zweite Ring so breit wie der erste. Die Grenze zwischen den beiden Ringen (Fig. 15 e) ist charakterisiert durch Gefäßarmut, wellige Gefäßwände, Dünnwandigkeit und schwächere Verholzung. Diese Grenzzone besteht aus etwa 6 bis 10 Zellschichten. Sie zeigt keine radiale Verkürzung der Zellen, also keine Engholzbildung. Das Verhalten von *Lythrum* steht somit in Einklang mit den Ergebnissen, die André (1920, p 192) bei *Lantana Camara* erhielt, wenn er die Pflanze entblätterte, ringelte oder beschattete, also die Zufuhr organischer Stoffe verminderte.

Später setzt (bei *Lythrum*) rasch wieder vermehrte Gefäßbildung ein, und die normale, dem ersten Jahrring entsprechende Wanddicke wird wieder erreicht. — Auch Kühns (1910) erhielt nach Entblätterung eine künstliche Grenze, die dünnwandig und gefäßarm war, bei welliger Verbiegung der Wände (p. 46 und Tafel II, Fig. 5 b: *Sorbus Aucuparia*).

An einigen gestutzten Pflanzen konnte im ersten Trieb die Bildung von markständigen, verkehrt orientierten Gefäßbündeln beobachtet werden. Das Xylem ist hier außen, dem normalen Xylem zugewendet. Diese Bündel gehen aus einem sekundären Meristem hervor, welches aus dem Parenchym, das direkt innerhalb der Vasalprimanen liegt, seinen Ursprung nimmt. — Ähnliche Bildungen sind schon häufig für andere Familien mit intraxylärem Phloem beschrieben worden.

### Zusammenfassung.

Doppelte Ringbildung im einjährigen Stengel erhielt ich, wenn ich die Pflanzen kurz vor Beginn der Blütezeit zurückschnitt. Stutzt man die Pflanzen erst nach der Blüte, so entsteht kein zweiter Jahrring mehr, da die Reserven offenbar schon zu weitgehend aufgebraucht sind.

### 6. Bildung von Zugholz unter natürlichen Bedingungen und im Biegungsexperiment.

Für Holzpflanzen liegen zahlreiche Untersuchungen über die Bildung von Zug- und Druckholz vor (Jaccard 1917 und 1919, dort die ältere Literatur). Sie wurde sowohl bei horizontalen Ästen, als auch bei künstlich gebogenen, ursprünglich vertikalen Sprossen beobachtet. Neuerdings hat Böning (1925) gezeigt, daß auch bei einjährigen krautigen Stengeln Zug- und Druckholz auftreten kann. In der Reaktion gegenüber den mechanischen Einwirkungen zeigten sich aber Unterschiede, die in Zusammenhang stehen mit der systematischen Stellung der betreffenden Arten (p. 89). — Auch Jaccard (1917, p. 312) beschreibt einen Versuch mit einer einjährigen Pflanze, nämlich *Helianthus annuus*: wurden kräftige Stengel dieser Pflanze mehrere Wochen lang künstlich gekrümmt, so zeigten die Fasern



der konvexen Seite des Xylems eine deutliche Violettfärbung mit Chlorzinkjod.

Die Verteilung der Zugfasern ist nicht immer regelmäßig, besonders bei biegsamen Ästen (Jaccard 1917, p. 309). Übergänge zwischen Zug- und Druckholzfäsern beobachtete auch Böning (1925, p. 91). — Die für Zug- und Druckholz charakteristischen Reaktionen beschreiben Héric (1915, p. 12 ff.) und Jaccard (1917, p. 307). — Auch Phloem und Rinde reagieren auf Zug- und Druckspannungen mit verschiedener Ausbildungsweise der mechanischen Elemente (Bücher 1906, p. 302, 304 und 335 und Böning 1925, p. 96). — Die Kambiumzone ist auf der Zugseite breiter als auf der Druckseite, d. h., man findet hier eine Zone von noch lebenden, unvollkommen verholzten Elementen zwischen dem eigentlichen Kambium und dem völlig verholzten Xylem (Jaccard 1917, p. 317). Die Reaktionszeit, d. h. die Zeitspanne, die vergeht, bis das Kambium auf die mechanischen Einwirkungen reagiert, beträgt bei *Aesculus* und *Fagus* nach Jaccard (1917, p. 313) 6 bis 10 Tage, bei *Euphorbia* und *Abutilon* nach Bücher (1906, p. 292) 3 Tage.

Eigene Versuche: Am 6. Juli 1925 habe ich 12 Triebe verschiedener Individuen meiner Beetkulturen in der Phase stärksten Dickenwachstums künstlich in gekrümmter Lage befestigt. Die Pflanzen wurden nämlich in ca.  $\frac{2}{3}$  ihrer Gesamthöhe an einer Stütze festgebunden in der Weise, daß sie in  $\frac{1}{3}$  ihrer Höhe ein Knie bildeten. Die Gipfel der Pflanzen richteten sich natürlich oberhalb des Fixpunktes rasch auf.

Ein Teil der Individuen wurde schon am 30. Juli abgeschnitten und fixiert, die übrigen blieben bis Anfang September 1925 in den Beeten. Es ergab sich, daß die Zugspannung die Kambiumtätigkeit sehr rasch beeinflußt. Bei allen Versuchspflanzen war eine Wirkung feststellbar, die sich naturgemäß bei den kräftigsten Exemplaren am stärksten ausprägte. Die Stengel wurden in Stücke von 5 bis 10 cm Länge zerschnitten (je nach der Größe der betreffenden Pflanze) und auf die Verteilung des Zugholzes hin geprüft. — Die Grenze zwischen dem Normalholz (vor dem 6. Juli gebildet) und dem Zugholz ist oft sehr scharf (Fig. 15 a, c). In dem Zeitraum vom 6. bis zum 30. Juli waren stellenweise bis zu 40 Zugholzzellen pro Radialreihe entstanden. Beim Knie der Biegung ist natürlich die Zugwirkung am größten (Fig. 15 a). Von der Stengelbasis an bis etwas oberhalb des Knies der Biegung kommt auf beiden Seiten des Stengels Zugholz zur Ausbildung. Auf der Unterseite ist es jedoch weniger typisch entwickelt (Fig. 15 b, *Un*). Weiter oben tritt dann das Zugholz nur noch auf der Oberseite als sichelförmige Zone auf. In der Aufrichtungszone oberhalb des Fixpunktes wird durch die geotropische Aufwärtskrümmung die Zugwirkung völlig ausgeglichen. Typische Druckholzstruktur auf der Unterseite des gebogenen Stengelteiles wurde nur in seltenen Fällen beobachtet (Fig. 15 d).

Bei denjenigen Pflanzen, die erst im September zur Untersuchung kamen, liegt außerhalb der Zugholzzone wieder eine Zone von normalem Holz. Die Zugspannung auf das Kambium ist offenbar durch Verlängerung der Kambiumzellen nach und nach aufgehoben worden.

Die Kambiumzone ist auf der Zugseite stets breiter als auf der Druckseite: d. h. die Verholzung stellt sich hier erst später ein. Auch das Phloem ist auf der Oberseite breiter. Die Perizyklusfasern treten hier ebenfalls früher auf und geben mit Chlorzinkjod eine rötliche Färbung; auf der Unterseite färben sie sich gelb. Auch das Polymer erscheint auf der Oberseite früher und übertrifft später noch die Unterseite um 2 bis 4 Zellschichten.

Das Libriform von *Lythrum Salicaria* hat im allgemeinen eine sehr lange Lebensdauer. Vor allem konnte aber in den Zugfasern reichlicher lebender Inhalt nachgewiesen werden.

Zur Feststellung der chemischen Natur der Zugholzmembranen wurden einige mikrochemische Reaktionen vorgenommen:

		Primäre Membran	Sekundäre Membran	Tertiäre Membran
1.	Phlorogluzin und konz. HCl . . . . .	—	rot	—
2.	Rutheniumrot . . . . .	rot	—	rot
3.	Chlorzinkjod . . . . .	—	gelb	rotviolett
4.	Safranin . . . . .	—	rot	hellrot
5.	Kochen in 10 % HCl, 1/2 Stunde . . . . .	—	—	wird aufgelöst
6.	Kupferoxydammoniak	—	—	fällt als Ganzes heraus

Die Wandung der Zugfasern hat also offenbar den folgenden Aufbau:

1. dünne Mittellamelle (Pektin),
2. dünne Ligninlamelle,
3. sehr dünne Zelluloseschicht und dicke Hemizelluloseschicht.

(Da die Hemizelluloseschicht bei Behandlung mit Kupferoxydammoniak als Ganzes herausfällt, muß zwischen ihr und der Ligninschicht noch eine dünne Zelluloselamelle sein. Die „Hemizellulose“-Schicht wird übrigens durch das Kupferoxydammoniak ebenfalls hie und da etwas angegriffen.)

An normalen Stengeln mit etwas niederliegender Basis konnte ebenfalls auf der Oberseite Zugholzbildung beobachtet werden (5 Fälle untersucht), die fast ebenso stark ausgeprägt war wie bei den künstlich gebogenen Stengeln.

### Zusammenfassung.

Zugholzbildung tritt sowohl an etwas niederliegenden, als auch an künstlich gebogenen Stengeln auf, bei letzteren streckenweise auf beiden Stengelseiten gleichzeitig. Typische Druckholzbildung ist seltener beobachtet worden.

### Allgemeine Zusammenfassung.

(Vergleiche auch die Zusammenfassungen der einzelnen Kapitel.)

1. In den jungen Keimpflanzen sind zuerst zwei kontinuierliche Tracheidenstränge erkennbar, die sich von der Wurzel bis in die Spitze der Kotyledonen verfolgen lassen. Später zeigt sich eine basifuge Beschleunigung in der Entwicklung der Spiralgefäße, gleichzeitig aber eine akropetale Entwicklung der Tüpfelgefäße, die zuerst im Wurzelhals auftreten. — Das äußere Phloem erscheint nach den ersten Xylemelementen. Die beiden ersten Phloemstränge der Achse spalten im oberen Hypokotyl und biegen paarweise in die Kotyledostiele ab. Die mit dem Xylem alternierenden Phloemstränge des Hypokotyls und der Kotyledobasis drehen im Kotyledostiel und vereinigen sich häufig zu einer, dem Xylem opponierten Gruppe. Inneres Phloem und Kambium wird im Kotyledo nicht ausgebildet, wohl aber in Stengel und Blättern.

2. Die Blattspuren der (Primär-) Blätter lassen sich nie bis in die Wurzel hinab verfolgen, sondern verlaufen nur wenige Internodien weit abwärts. Das innere Phloem der Blätter tritt gleichzeitig und in Verbindung mit dem inneren Phloem des Stengels auf.

3. Im Hypokotyl endigt das innere Phloem blind, ist aber durch vier transversale Phloemstränge mit dem äußeren Phloem und dem Kambium verbunden. Dieses radialgestreckte Phloem entsteht gleichzeitig mit dem sekundären Xylem aus dem Kambium und verlängert sich beim Dickenwachstum des Xylems ebenfalls durch Kambiumtätigkeit.

4. Die Leitfläche des Xylems ist in den ganz jungen Pflänzchen im Stengelchen anfänglich größer als in Wurzel und Hypokotyl, weil der Durchmesser der Gefäße in den oberen Teilen der Pflanze sich durch Ausstreckung verkleinert. Mit dem Auftreten von sekundären Xylemelementen findet nach und nach ein Ausgleich statt, so daß später die Leitfläche in Hauptwurzel, Hypokotyl und Stengelbasis ungefähr gleich groß ist. (Die Kotyledonen fallen früh ab.)

5. Das Speicherorgan entsteht zuerst aus dem Hypokotyl und dem oberen Teil der Hauptwurzel; später nehmen die untersten Stengelteile und größere Nebenwurzeln auch an der Speicherorganbildung teil. Die Speicherwurzeln sind viel gefäßreicher als die Rhizome und bilden breitere Markstrahlen. Die Rhizome und Speicherwurzeln können eine größere Anzahl von Jahrringen erzeugen. Aber auch im einjährigen Stengel kann durch Zurück-

schneiden der beblätterten Triebe doppelte Ringbildung hervorgerufen werden.

6. Bei den Triebknospen, die im Herbst an den Rhizomen entstehen, setzt sich der Prokambiumring der Achse aus den sehr breiten Blattspurprokambien zusammen. Sobald aber die Knospen auszutreiben beginnen, lassen sich nicht mehr alle Blattbündel bis an die Stengelbasis verfolgen. Der Stengel bildet sehr früh stammeigene Leitungselemente, und zwar Tüpfelgefäße, Fasern und Speicherzellen, alles Bildungen, die in den Blättern nicht auftreten. Das sekundäre Xylem der Blätter besteht nur aus blatt-eigenen Spiraltracheiden. — Auch ein Teil des äußeren Phloems ist stammeigen, während das innere Phloem wahrscheinlich ausschließlich Blattspurphloem darstellt.

7. Ein Vergleich der drei Formen (Lang-, Mittel- und Kurzgriffel) ergab keine formkonstanten Unterschiede in anatomischer Hinsicht.

8. Die innere und äußere Morphologie der Vegetationsorgane ist in hohem Maße vom Milieu abhängig. Je nach den Beschichtungsverhältnissen und der Wasserversorgung sind die Speicherorgane mehr oder weniger mächtig entwickelt. — Die Blätter zeigen ebenfalls eine große Plastizität. Submerse Blätter sind nur halb so dick wie die Folgeblätter der Lufttriebe. Bei beiden wurden jedoch Spaltöffnungen in nicht wesentlich verschiedener Zahl gefunden.

9. In oberirdischen Stengeln ist unter natürlichen Wachstumsbedingungen (unten niederliegende, oben aufgekrümmte Stengel) sowie auch im Biegungsexperiment sehr stark ausgeprägte Zugholzbildung beobachtet worden.

Die vorliegende Arbeit wurde in den Jahren 1925 und 1926 im pflanzenphysiologisch-anatomischen Institut der Eidgenössischen Technischen Hochschule ausgeführt. An dieser Stelle möchte ich dem Leiter des Institutes, Herrn Professor Paul Jaccard, für seine Anregungen und Unterstützung bei dieser Arbeit meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Zürich, den 6. Januar 1927.

Pflanzenphysiologisches Institut. E. T. H.

### Literaturverzeichnis.

- Alexandrov, W. G., Über die Entwicklungsfolge der Gefäßverdickungen. (Berichte d. Deutsch. botan. Ges. 1926. **44**, S. 85—93.)
- André, H., Über die Ursachen des periodischen Dickenwachstums des Stammes. (Zeitschr. f. Botan. 1920. **12**, S. 177—218.)
- BeccuereI, P., L'ontogénie vasculaire de la plantule du Lupin. Ses conséquences pour certaines théories de l'anatomie classique. (Bull. soc. botan. France. 1913. **60**, p. 177—186.)
- Blumenthal, H., Zur Kenntnis der Absterbeerscheinungen an Ausläufern und Rhizomen (Diss. Tübingen) 1917.
- Böning, K., Über den inneren Bau horizontaler und geneigter Sprosse und seine Ursachen. (Mitteilgn. Deutsch. dendrolog. Ges. 1925. **35**, S. 86 bis 102.)
- Bouvrain, G., Sur l'évolution vasculaire dans la Mercuriale. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1922. **175**, p. 380—382.)
- Sur l'accélération basifuge du développement vasculaire dans l'*Helianthus annuus* (var. uniflorus). (Bull. soc. botan. France. 1924. **71**, p. 293—296.)
- Bücher, H., Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. (Jahrbücher f. wiss. Botan. 1906. **43**, S. 271—360.)
- Bugnon, P., Sur l'hypocotyle de la Mercuriale. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1922 **174**, p. 954—957.)
- Sur la différenciation basipète pour toutes les traces foliaires chez la Mercuriale. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1922. **175**, p. 897—899.)
- Sur l'évolution du concept de phyllorhize. (Bull. soc. botan. France. 1923. **70**, p. 837—842.)
- L'organisation libéro-ligneuse des cotylédons et de l'hypocotyle expliquée par la théorie du raccord, chez la Mercuriale (*Mercurialis annua*). (Bull. Soc. Linnéenne Normandie 7me Série. 1923. T. **5**, p. 69—106.)
- Chaudeau, G., L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. (Annal. Sc. nat. 9me Série, Botan. 1911. T. **13**, p. 113—436.)
- Sur l'évolution de l'appareil conducteur dans les *Veronica*. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1913. **156** II, p. 1327—1328.)
- La constitution et l'évolution morphologique du corps chez les plantes vasculaires. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1914. **158**, p. 343—344.)
- Remarques sur une défense nouvelle de la rotation du faisceau. (Annal. Sc. nat. 10me Série Botan. 1920. T. **2**, p. LXVI—LXXI.)
- La constitution des plantes vasculaires révélée par leur ontogénie (Payot, Paris) 1921.
- Le protoxylème centripète est toujours primaire, le soi-disant protoxylème centrifuge est souvent secondaire. (Bull. soc. botan. France. 1923. **70**, p. 426—431.)
- Sur les tentatives répétées d'altération de la phyllorhize. (Bull. soc. botan. France. 1924. **71**, p. 289—292.)

Bodmer, Beiträge z. Anatomie u. Physiologie v. *Lythrum Salicaria* L. 55

Cholodny, N., Zur Frage nach der Wirkung des Wassers auf den anatomischen Bau. (Biolog. Zentralbl. 1924. 44, S. 138—144.)

Constantin, J., Etude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones. (Annal. Sc. nat. 6me Série, Botan. 1883. T. 16, p. 5—176.)

Daniel, J., Les couches concentriques ligneuses chez les Dicotylédones. (Revue gén. de botan. 1916. 28, p. 97—115, 133—147, 185—192, 204—220.)

Danila, J., Recherches sur le développement de la structure anatomique de la tige du *Tilia platyphyllos* Scop. (Buletinul Societății Române de Științe diu București, Bucarest, Thèse, Lausanne) 1925.

Dauphiné, A., Production expérimentale de l'accélération dans l'évolution de l'appareil conducteur. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. 173, p. 1111 à 1113.)

— Démonstration expérimentale du rapport vasculaire entre la feuille et la racine. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1925. 181, p. 1159—1160.)

De Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne (Engelmann, Leipzig) 1877.

Dose, W., Beiträge zur Anatomie der Kotyledonen und Primärblätter (Diss. Göttingen) 1914.

Eberlein, L., Beiträge zur anatomischen Charakteristik der Lythraceen (Diss. Erlangen) 1904.

Ernoult, Maria, Recherches anatomiques et physiologiques sur les racines respiratoires. (Mémoires publiés p. l'Acad. roy. de Belgique, classe d. Sc., 2me Série. 1921. T. 6, p. 1—52.)

Fassbender, P., Lichtkeimung und Säuresubstrat. (Beihefte botan. Zentralbl. 1925. 41 I, p. 239—286.)

Flamm, Emilie, Zur Lebensdauer und Anatomie einiger Rhizome. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. 1922. 131 I, p. 7—22.)

Frémont, Mlle A., Tubes criblés extralibériens de la racine des *Lythrum*. (Journal de Bot. 1891. p. 448.)

Gérard, R., Recherches sur le passage de la racine à la tige. (Annal. Sc. nat. 6me Série, Botan. 1881. T. 11, p. 279—430.)

Gin, A., Recherches sur les Lythracées (Thèse, Lons-le-Saunier) 1909.

Glück, H., Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. III. Teil: Die Uferflora (Fischer, Jena) 1911.

Göbel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. II. Teil 2 (Elwert, Marburg) 1893.

— Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen (Teubner, Berlin) 1908.

Gravis, A., Connections anatomiques de la tige et de la racine. (Bull. de la classe d. Sc. d. l'Acad. roy. Belgique. 1919. 4, p. 227—236.)

Günther, W., Beiträge zur Anatomie der Myrtifloren, mit besonderer Berücksichtigung der Lythraceen (Diss. Breslau) 1905.

Hegi, G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa. (Bd. V<sub>2</sub>. 1925. S. 741—761.)

Herbst, A., Beiträge zur Kenntnis der Markstrahlen dikotyler Kräuter und Stauden. (Botan. Zentralbl. 1894. 57, S. 354.)

- Heric, P. G., Zur Anatomie exzentrisch gebauter Hölzer. (Diss. Freiburg, Schweiz;) 1915.
- Jaccard, P., Neue Untersuchungen über die Ursachen des Dickenwachstums. (Nat. wiss. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtsch. 1915. 13, S. 321—359.)
- Anatomische Struktur des Druck- und Zugholzes bei wagrechten Ästen von Laubhölzern. (Vierteljahrshr. d. Naturforsch. Gesellsch. Zürich. 1917. 62, S. 303—318.)
- Nouvelles recherches sur l'accroissement en épaisseur des arbres. Essai d'une théorie de leur croissance concentrique et excentrique (Payot et Cie., Lausanne et Genève) 1919.
- Jost, L., Über Dickenwachstum und Jahrringbildung. (Botan. Zeitung. 1891. 49, S. 484.)
- Kastens, Emma, Beiträge zur Kenntnis der Funktion der Siebröhren. (Mittelgn. aus d. Institut f. allgem. Botan. Hamburg. 1924. 6, S. 33—70.)
- Kny, L., Über die Verdoppelung des Jahrrings. (Verhandlungen d. botan. Vereins Brandenburg. 1879.)
- Köhne, E., *Lythraceae* monographice describuntur. (Englers botan. Jahrbücher. 1884. 5, p. 95—132.)
- *Lythraceae*. (Engler: Pflanzenreich IV. 1903. S. 216.)
- Kostytschew, S., Der Bau und das Dickenwachstum der Dikotylenstämme. (Beihefte botan. Zentralbl. 1924. 40 I, S. 295—350.)
- Kühns, R., Die Verdoppelung des Jahrrings durch künstliche Entlaubung. (Bibliotheca botanica. 1910. Heft 70.)
- Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie. (3. Auflage. Fischer, Jena. 1925.)
- Lakshmana, R., Quantitative Untersuchungen über die Wirkung des Lichtes auf die Samenkeimung von *Lythrum Salicaria*. (Jahrbücher f. wiss. Botan. 1925. 64, S. 249—280.)
- Lamourette, B., Recherches sur l'origine morphologique du liber interne. (Annal. Sc. nat. 7me Série, Botan. 1890. T. 11, p. 192—282.)
- Lehmann, E., Über die Beeinflussung der Keimung lichtempfindlicher Samen durch die Temperatur. (Zeitschr. f. Botan. 1912. 4, S. 465—529.)
- Keimungsversuche mit Samen von *Lythrum Salicaria*. (Berichte d. Deutsch. botan. Ges. 1924. 42, S. [55]—[60].)
- Lehmborg, K., Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung der wasserleitenden Bahnen bei der Sonnenblume (*Helianthus annuus*). (Beihefte z. botan. Zentralbl. 1924 I, p. 183—236.)
- Leisering, B., Über die Entwicklungsgeschichte des interxylären Leptoms (Diss. Berlin) 1899.
- Lenoir, M., Evolution du tissu vasculaire chez quelques plantules de Dicotylédones. (Annal. Sc. nat. 10me Série Botan. 1920. 2, p. 1—123.)
- Lewakoffski, N., Über den Einfluß des Wassers auf das Wachstum der Stengel und Wurzeln einiger Pflanzen. (Gelehrte Schriften, Kaiserl. Univers. Kasan. 1873.)
- Lutz, K. G., Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. (Berichte d. Deutsch. botan. Ges. 1895. 13, S. 185—188.)
- Maillefer, A., Sur le développement de la structure anatomique de la tige d'*Impatiens Roylei*, Walpers. (Bulletin soc. vaudoise sc. nat. 1919. 52. p. 237—274.)

- Molisch, H., Das Offen- und Geschlossenein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode). (Zeitschr. f. Botan. 1912. 4, S. 106—122.)
- Mylius, G., Das Polyderm. Eine vergleichende Untersuchung über die physiologischen Scheiden Polyderm, Periderm und Endodermis (Bibliotheca botanica 1913. Heft 79).
- Perrot, E., Le tissu criblé (Lechevallier, Paris) 1899.
- Petersen, O. G., Über das Auftreten bikollateraler Gefäßbündel in verschiedenen Pflanzenfamilien und über den Wert derselben für die Systematik. (Englers botan. Jahrbücher. 1882. 3, S. 359—402.)
- Pfeiffer, H., Das abnorme Dickenwachstum. (Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie. 1926. Abt. II, Teil 2, Bd. 9.)
- Porsch, O., Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates submerser Pflanzenteile. (Sitzungsber. k. k. Akad. Wiss. Wien. 1903. 112 I, S. 97—138.)
- Schenck, H., Über Strukturänderung submers vegetierender Landpflanzen. (Berichte d. Deutsch. botan. Ges. 1884. 2, S. 481—486.)
- Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. (Bibliotheca botanica, 1886. Heft 1.)
- Über das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. (Jahrbücher f. wiss. Botan. 1889. 20, S. 526—574.)
- Scherer, E., Gefäßbündeltypen und Gefäßformen (Diss. Freiburg, Schweiz) 1903.
- Scott, D. H., On Some Points in the Anatomy of *Ipomoea versicolor* Meissn. (Annals of Botany. 1890. 5, p. 173—179.)
- Scott, D. H. und Brebner, G., On Internal Phloem in the Root and Stem of Dicotyledons. (Annals of Botany. 1891. 5, p. 259—300.)
- Solereder, H., Systematische Anatomie der Dikotyledonen 1899, und Ergänzungsband 1908 (Enke, Stuttgart).
- Souèges, R., Embryogénie des Lythracées. Développement de l'embryon chez le *Lythrum Salicaria* L. (C. R. Acad. Sc. Paris. 1925. 180, p. 1417—1418.)
- Tswett, M., Über die Verknüpfung des äußeren und des inneren Leptoms der Solanaceen durch markstrahlständige Leptombündel. (Berichte d. Deutsch. botan. Ges. 1899. 17, S. [231]—[235].)
- Viret, L., Contribution à l'étude des liaisons du phloème médullaire, péri-médullaire et interligneux avec le liber normal (Thèse, Genève) 1904.
- Vöchting, H., Zur Physiologie der Knollengewächse. (Jahrbücher f. wiss. Botan. 1900. 34, S. 1—148.)
- Wassermann, J., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie der Spaltöffnungen. (Botan. Archiv. 1924. 5 I, S. 26—69.)
- Weiß, A., Untersuchungen über die Größen- und Zahlenverhältnisse der Spaltöffnungen. (Jahrbücher f. wiss. Botan. 1865. 4, S. 125—196.)
- Weiß, J. E., Anatomie und Physiologie fleischig verdickter Wurzeln. (Flora. 1880. 63, S. 81—123.)
- Das markständige Gefäßbündelsystem einiger Dikotyledonen in seiner Beziehung zu den Blattspuren. (Botan. Zentralbl. 1883. 15, S. 280—295, 390—398, 401—415.)



58 Bodmer, Beiträge z. Anatomie u. Physiologie v. *Lythrum Salicaria* L.

Wieler, A., Beiträge zur Kenntnis der Jahrringbildung und des Dickenwachstums. (Jahrbücher f. wiss. Botan. 1887. 18, S. 70—132.)

— Die Funktion der Pneumathoden und des Aërenchyms. (Jahrbücher f. wiss. Botan. 1898. 32, S. 503—524.)

Wilhelm, K., Die Verdoppelung des Jahrringes. (Berichte d. Deutsch. botan. Ges. 1883. 1, S. 216—220.)

Wordsdell, W. C., The Origin and Meaning of Medullary (intraxylary) Phloem in the Stems of Dicotyledons. I. Cucurbitaceae. (Annals of Botany. 1915. 29, p. 567—590.)

Zellner, J., Beiträge zur vergleichenden Pflanzenchemie. I. Über *Lythrum Salicaria* L. (Sitzungsberichte Akad. Wiss. Wien. 1921. 130 II b, S. 303—308.)

# Der einfaltige Pollen, seine Verbreitung und phylogenetische Bedeutung.

Von  
Franz Pohl (Prag).

(Mit 1 Abbildung im Text.)

## 1. Einleitung.

Die äußere Morphologie des Pollenkornes wurde, soweit mir bekannt, noch nicht für die Aufschließung verwandtschaftlicher Beziehungen innerhalb größerer Reihen des Pflanzenreiches verwertet. Fischer (1890, S. 65 f.) konnte in seiner schönen und wertvollen Dissertation nur feststellen, daß bei den einzelnen Reihen des Systems vor allem die Ausgestaltung der Exine eine Fortentwicklung zeigt: Die Exine wird stärker, ihre Skulptur mannigfaltiger und gleichzeitig werden Austrittsstellen für den Pollenschlauch angelegt. Er beobachtete ferner, daß die Exine der Gymnospermen (mit wenigen Ausnahmen) einfacher gebaut ist wie die der Monocotyledonen und diese wieder einfacher wie die der Dicotyledonen. Mohl (1834) und Fischer haben bereits darauf hingewiesen, daß das Pollenkorn mit drei Längsfalten für die Dicotyledonen, und das mit einer für die Monocotyledonen charakteristisch ist. Während meiner Pollenuntersuchungen wurde es mir jedoch immer klarer, daß wir in dem einfach längsgefalteten Pollenkorn nicht nur ein Gruppenmerkmal, sondern auch ein ausgezeichnetes entwicklungsgeschichtliches Merkmal besitzen, worüber ich im folgenden berichten will<sup>1)</sup>.

Die Ausbildung der Längsfalte beruht bei den Gymnospermen und Angiospermen auf einer Zusammenziehung (Volumsverminderung) der Mikrospore infolge Austrocknung. Im Bereiche der Falten ist die Exine gewöhnlich dünner (Schacht, 1860). Wird einem ausgetrockneten Pollenkorn Gelegenheit zur Wasseraufnahme geboten, so gleicht sich die Falte wieder aus, und das im trockenen

<sup>1)</sup> Es werden hierbei verschiedene Probleme angeschnitten werden, die entweder noch nicht genügend geklärt sind oder für welche die Beobachtung von weiteren und ergänzenden Tatsachen noch notwendig sein wird. Ich werde mich in der nächsten Zeit damit noch eingehender beschäftigen.

Zustände oft längliche Pollenkorn rundet sich mehr oder weniger zu einer Kugel ab<sup>1)</sup>.

Unter den Gymnospermen gibt es eine ganze Reihe von Arten, welche mit einer Längsfalte versehene Pollenkörner zeigen: *Cycas*, *Zamia*, *Macrozamia*, *Ceratozamia*, *Ginkgo*, *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Podocarpus*, *Ephedra*<sup>2)</sup>. Diejenigen Mikrosporen, welche zwei Flugblasen tragen, haben die Längsfalte zwischen den beiden Luftsäcken. Es braucht wohl kaum erst hervorgehoben zu werden, daß die Luftsäcke bereits sekundäre Bildungen sind. Aber trotz dieser weiteren sekundären Differenzierung bleibt als Grundform doch eine Mikrospore mit nur einer Längsfalte erhalten<sup>3)</sup>. Bei *Ginkgo* ist beispielsweise ganz ähnlich wie bei den Monocotyledonen die Exine im Bereiche der Längsfalte verdünnt (S t r a s b u r g e r 1872, S. 130). Für die übrigen Gymnospermen konnte ich in dieser Richtung keine Angaben in der Literatur finden. Es dürften sich jedoch alle Pollenkörner, bei welchen sich die Falte im Wasser ausgleicht, ähnlich verhalten.<sup>4)</sup> Beim Auskeimen reißt bei den Gymnospermen die Exine, nachdem sich die Falte durch Wasseraufnahme ausgeglichen hat, in der ehemaligen Falte auf (manchmal wird die Exine gänzlich abgeworfen), und an der gleichen Stelle wächst die Intine zum Pollenschlauch aus (S t r a s b u r g e r 1872; J u r a n y i 1872; F i s c h e r 1890)<sup>5)</sup>.

<sup>1)</sup> Es scheint, daß sich nicht alle Pollenarten in der gleichen Weise verhalten. So gibt S c h a c h t (1860, S. 145) für *Zamia* und F i s c h e r (1890, S. 29) für *Macrozamia* an, daß sich die Längsfalte im Wasser nicht ausgleicht. Hingegen berichtet J u r a n y i (1872, S. 393 f.), daß sich bei *Ceratozamia longifolia* die Längsfalte im Wasser ausgleicht.

<sup>2)</sup> Ebenso wie die Längsfalte von *Zamia* und *Macrozamia* (vgl. Anm. 1, S. 60) verhalten sich die zahlreichen „Falten“ (Leisten) des G n e t a l e n - Pollens, die jedoch von der bei der Monocotyledonen-Form des Pollens auftretenden Längsfalte morphologisch verschieden sind (vgl. hierzu S t r a s b u r g e r 1872, Fig. 16 bis 21, Taf. XIV.). Neben diesen zahlreichen „Falten“ kann bei den Gnetalen das Pollenkorn im trockenen Zustande auch noch eine richtige Längsfalte besitzen, die sich im Wasser ausgleicht. So bildet S t r a s b u r g e r (l. c.) in seiner Figur 17 den Pollen von *Ephedra campylopoda* im trockenen Zustand mit einer deutlichen Längsfalte ab. Diese Längsfalte ist nur an der das „trockene“ Pollenkorn darstellenden Figur 17 zu sehen, so daß die Falte also ebenfalls durch Austrocknung zustande kommt.

(Unter „trockenem“ Pollen verstehe ich den Pollen in dem Zustande, wie er normaler Weise aus den Antheren entlassen wird. Der Gegensatz hierzu ist der gequollene Pollen.)

<sup>3)</sup> Es kann innerhalb einer Familie bei verschiedenen Arten die Zahl der Luftsäcke wechseln oder sie können bei verschiedenen Arten der gleichen Familie auch gänzlich verschwinden. Ein solches Verhalten zeigen nach P i l g e r (1926, S. 219) die P o d o c a r p a c e e n.

<sup>4)</sup> Die Angaben über die Gestalt der Pollenkörner und über die Zahl der Falten entstammen zum größten Teil den Arbeiten von M o h l (1834) und F i s c h e r (1890); teilweise auch eigenen Untersuchungen. Der Einfachheit wegen soll manchmal das Literaturzitat weggelassen werden. Angaben über kritische Arten wurden, soweit mir Material zur Verfügung stand, nachgeprüft.

<sup>5)</sup> Nach S t r a s b u r g e r (1872, S. 126) treibt der Pollen von *Pinus Pumilio* manchmal neben den beiden Flügeln zwei Schläuche. Dies scheint jedoch bei Pollenkörnern mit Luftsäcken nicht die Regel zu sein, denn in allen Figuren, welche ich sah, ist der Pollenschlauch zwischen den beiden Flügeln eingezeichnet.

## 2. Die morphologische Gleichwertigkeit der Längsfalte verschiedener Pollenarten.

Wenn die Längsfalte des Angiospermen- und Gymnospermen-Pollens als phylogenetisches Merkmal verwertet werden soll, so muß vorerst untersucht werden, ob ihre Falten überhaupt gegenseitig vergleichbar, also morphologisch gleichwertig sind. Es ist für diese Frage nur die Lage der Falte und die Ursprungsstelle des Pollenschlauches bedeutungsvoll; dagegen ist es belanglos, ob der Pollenschlauch noch bewegliche Spermatozoiden oder unbewegliche Kerne führt und so entweder noch die ursprüngliche Bedeutung eines Haustoriums (Pilger 1926, S. 68) oder bereits die eines Transportschlauches für die unbeweglichen Geschlechtskerne besitzt.

Der Angiospermen-Pollen keimt, wie man immer beobachten kann, aus den hierzu eigens präformierten Stellen, also der gefaltete Pollen aus den Falten. In Wasser gebracht, platzt der Pollen ja auch immer dort, wo bei der Keimung der Schlauch austreibt. Es erfolgt mithin die Auskeimung des einfach längsgefalteten Gymnospermen- und Angiospermen-Pollens an der gleichen, hierzu eigens vorgebildeten Stelle, in der Längsfalte. Letztere ist also der morphologisch präformierte Ort, an dem die Auskeimung erfolgt, und Pollenkörner mit einer Längsfalte besitzen dann nur eine für das Auskeimen vorgebildete Stelle.

Soll die Längsfalte der Gymnospermen-Pollenkörner der der Angiospermen- morphologisch gleichwertig sein, so muß auch ihre Lage zu den beiden Polen des Pollenkorns übereinstimmen. Auch Goebel (1923, S. 1538) betont, daß für eine morphologische Gleichwertigkeit der Pollenschläuche die gleichen Beziehungen zwischen dem Ort der Schlauchbildung und der Polarität der Mikrospore notwendig sind. Diese Beziehungen geben uns ein wichtiges Kriterium für die Beurteilung der morphologischen Gleichwertigkeit der Angiospermen- und Gymnospermen-Längsfalte in die Hand. Goebel (l. c.) nennt die Seite der Mikrospore, welche der Wand der Pollenmutterzelle zugekehrt ist „Basis“, und die den Schwesterzellen zugekehrten Teile „Spitze“. Er fand, daß bei *Pinus Pumilio* die Prothallienbildung an der „Spitze“, die Schlauchbildung an der „Basis“ erfolgt. Zur Beurteilung dieser Beziehungen bei den Angiospermen zieht Goebel eine Zeichnung Hirmers von *Maxillaria variabilis* heran, und er fügt gleichzeitig die Bemerkung hinzu: „und ebenso werden sich wohl die anderen verhalten“. Bei dieser Art verhält sich nun die Lage der Pollenkerne zur Polarität gerade umgekehrt wie bei *Pinus*: Antheridiumzelle nach außen, Schlauchzelle nach innen.

Es würden sich mithin nach Goebel<sup>1)</sup> die Beziehungen zwischen Polarität und Schlauchbildung (Lage der beiden Kerne

<sup>1)</sup> Er betont hierbei ausdrücklich, daß nicht bei allen Angiospermen der Ort der Keimung bereits vorher bestimmt ist (*Cucurbita*, *Campanula* u. a.).

in der Mikrospore) bei den Gymnospermen und Angiospermen gerade umgekehrt verhalten. Unsere Untersuchung gilt jedoch nicht der Lage der Pollenkerne, sondern der Lage der Längsfalte und dem Orte der Schlauchbildung zur Polarität der Mikrospore. Hierzu will ich schon jetzt einige Beobachtungen aus meinen Untersuchungen über die Keimung von Pollentetraden mitteilen<sup>1)</sup>, vorerst jedoch die entsprechenden Beobachtungen von S c h a c h t anführen. Bei *Fourcroya gigantea* sind nach S c h a c h t (1860, S. 139 und Taf. XIV, Fig. 10, 11) vier kugelige Pollenkörner so miteinander verwachsen, daß in der Mitte ein freier Raum bleibt. „Die Exine ist hier nach der freien Seite etwas stark verdickt, und die Austrittsstelle für den Pollenschlauch ist in einer Falte der freien Seite“ („Basis“) gelegen. Nach dem gleichen Autor keimen die aus dem „Innern eines Pollinariums“ genommenen Tetraden von *Himantoglossum hircinum* (wie auch seine Fig. 12, 13, Taf. XIV deutlich zeigen) ebenfalls an der „Basis“ aus. Obwohl diese Tetraden keine Exine besitzen, erfolgt trotzdem das Austreten des Pollenschlauches an der „Basis“.<sup>2)</sup>

Die T e t r a d e n von *Drosera capensis*, *Erica arborea*, *Rhododendron indicum* und *Luzula campestris* lassen nach meinen Beobachtungen den Schlauch ebenfalls an der freien Seite der Mikrosporen austreten. Sie besitzen ja dort bereits präformierte Austrittsstellen. Hingegen keimen die zu 16 vereinigten Pollenkörner von *Acacia alata* in den Ecken der Radialwände („Spitze“ im Sinne G o e b e l s). Dies hat aber meiner Ansicht nach hier seine Ursache wieder darin, daß die Exine an der Basis äußerst dick ist und außer Skulpturen keine richtigen Keimporen besitzt (also ähnlich wie bei den Orchideen-Pollinien), während sie an der „Spitze“ außerordentlich dünn ist<sup>3)</sup>. Bei der Keimung wird der Verband der Pollenkörner gesprengt, und man sieht die einzelnen Schläuche aus den Fugen der Pollengruppe (fälschlich „Tetrade“) hervortreten.

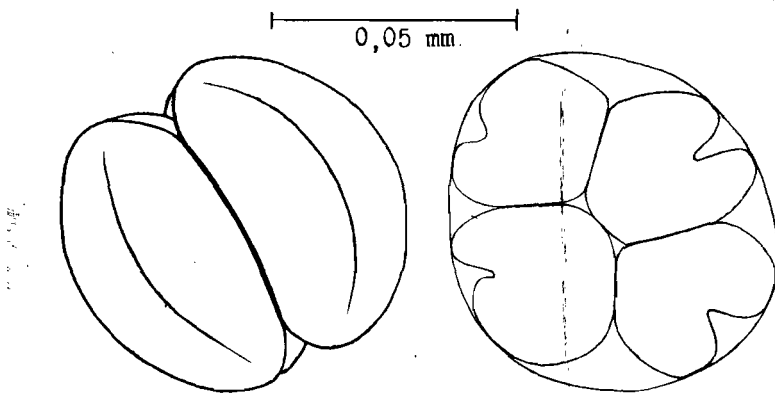
Wie liegen nun die Verhältnisse bei Pollenkörnern, bei denen die einzelnen Pollenkörner ebenfalls einmal längsgefaltet, aber frei und nicht zu Tetraden verwachsen sind? Hierzu untersuchte ich vorläufig die Amaryllidaceae *Curculigo latifolia* Ait. Querschnitte ganz junger Blütenknospen wurden in reines Anilinöl, das mit Fuchsin gefärbt wurde, gegeben und darin mehrere Stunden belassen. Dadurch wurde eine Quellung der Pollenkörner durch

<sup>1)</sup> Verschiedene noch nicht abgeschlossene Untersuchungen zur Morphologie und Ökologie des Pollens sind im Gange, über die ich später berichten werde.

<sup>2)</sup> Nach meiner Auffassung dürften nicht alle Tetraden eines Orchideenpolliniums geeignete Untersuchungsobjekte dazu sein, um die Beziehungen zwischen Polarität und Schlauchbildung klar zu stellen; denn die Massulae der meisten Orchidaceen bilden nach F i s c h e r (S. 18, 20) nur an der Außenfläche eine Exine, aber „als zusammenhängende Membran“ aus, während die verwachsenen Seitenwände überhaupt keine Exine besitzen (S c h a c h t 1860, S. 140; F i s c h e r l. c.). So werden zumindest die peripheren Tetraden schon von vornherein unter anderen Bedingungen bei der Keimung stehen und es wird ein Austritt des Pollenschlauches an der „Basis“ unmöglich werden.

<sup>3)</sup> Vgl. hierzu auch R o s a n o f f, Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklungsgeschichte des Pollens der Mimosaceae. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. IV.

Wasseraufnahme verhindert, so daß die Tetraden, wenigstens teilweise, infolge des Ausbleibens von Quellungen nicht auseinanderwichen und ihre ursprüngliche Lage, in der sie zur Ausbildung kamen, beibehielten. In der linken Figur sind die vier Schwesterzellen noch im ursprünglichen Verbände, die zwei unteren durch die beiden übergelagerten zum größten Teil verdeckt. Die Pollenmutterzellmembran ist bereits aufgelöst und die Außenseite der Pollenmembran ist im Gegensatz zum reifen Pollenkorn, bei dem sie schwach körnig erscheint, noch glatt. Der Zellinhalt erschien in dem Einschlußmedium vollkommen homogen. Nach einem leisen Druck auf das Deckglas wichen die vier Pollenkörner auseinander. Die rechte Figur zeigt ein jüngeres Stadium einer Tetrade in der Aufsicht. Die Pollenmutterzellmembran ist noch



*Curgulico latifolia.*

Noch zu Tetraden beisammenliegende Pollenkörner mit je einer an der „Basis“ angelegten Längsfalte. (Erklärung im Text.)

als zarte Haut erhalten. Die Pollenmembran selbst ist noch sehr dünn. Durch beide Figuren wird veranschaulicht, daß die Längsfalte an der „Basis“ des Pollenkornes angelegt wird. Also genau so, wie es bereits Goebel (l. c.) für die Gymnospermen bei *Pinus Pumilio* fand. Nach der Lage der Längsfalte bei den zu Tetraden verwachsenen Pollenkörnern von *Drimys* und *Foucroya* war es wohl auch für die unverwachsenen und nur mit einer Längsfalte versehenen Pollenkörner der übrigen Angiospermen nicht anders zu erwarten. Daher ist kaum anzunehmen, daß die Längsfalte bei anderen Arten nicht ebenfalls an der „Basis“ angelegt wird.

Es ist mithin die einfache Längsfalte des Angiospermen-Pollens der des Gymnospermen-Pollens morphologisch gleichwertig, denn es besteht kein Unterschied in der Lage der Falte und in der Austrittsstelle des Pollen-

schlauches zur Polarität der Mikrospore. Hingegen scheint es, daß bei Gymnospermen und Angiospermen die Lage der Kerne in der Mikrospore zur Polarität derselben in den beiden Klassen gerade umgekehrt ist. Dies beweist aber nur, daß die Lage der Längsfalte und mit ihr die Austrittsstelle für den Pollenschlauch ein Merkmal ist, das sich über die Umstellung der Kerne hinaus erhalten hat und gerade deshalb für die Aufklärung verwandtschaftlicher Beziehungen besonders wertvoll sein wird.

### 3. Die systematische Verbreitung des einfaltigen Pollenkornes.

Die systematische Verbreitung des einmal längsgefalteten Pollenkornes bei den rezenten Gymnospermen wurde bereits oben (S. 60) behandelt. Ähnlich wie der Pollen der Cycadaceen besitzen auch die Mikrosporen der ausgestorbenen Bennettitinae (Potonie — Gothan 1921, S. 271, 282) eine Längsfalte. Selbst unter den Cycadofilices zeigt z. B. *Codonothea* Sell. längliche Mikrosporen mit einer Längsfalte (Gothan 1926, S. 40 und Fig. 42 b). Ob die Falte an den Mikrosporen der ausgestorbenen Arten ebenfalls ein Homologon zur Falte rezenter Arten darstellt, ist nicht zu entscheiden. Es erscheint mir jedoch wenigstens für die Bennettitinae nicht als unwahrscheinlich.

Bei den Dicotyledonen sind im Verhältnis zu der großen Menge von Arten nur wenige Mikrosporen im trockenen Zustand nur einmal längsgefaltet. Sie sind aber, was besonders bemerkenswert ist, der Gattungszahl nach am häufigsten bei den Polycarpicae vertreten: *Drimys Winteri*, *Magnolia*, *Talauma*, *Liriodendron*, *Nymphaea* (*N. alba*, *N. candida*), *Nuphar* (*N. luteum*, *N. advena*), *Myristica*.

Sonst finden wir nach Mohl und Fischer den gleichen Pollentyp noch bei den Piperaceen: *Piper decurrens*, *P. syringae-folium*, *P. auritum* und bei der Moraceae: *Coussapoa latifolia*. Ich selbst fand ihn unter den Piperalen bei *Enckea glaucescens* Kunth., *E. unguiculata* Kunth, *Saururus cernuus* L., *Anemiopsis Ludovici Salvatoris* Willk. und bei der Moraceae *Conocephalus acuminatus* Tréc.<sup>1)</sup>

Die größte Verbreitung besitzt der Pollen mit nur einer Längsfalte bei den Monocotyledonen. Er ist zu finden unter den

<sup>1)</sup> Engler (1926, S. 28) übernimmt bei der morphologischen Einteilung der Pollenkörner die von Fischer (1890) aufgestellten Klassen. Er führt dann in der IV. Klasse, I. Gruppe (Pollenkörner mit nur einer Längsfalte) ohne weitere Erklärung auch die Limnanthaceae an. Von diesem Pollen sagt jedoch Fischer (l. c., S. 33): „Ferner sei eine Form hier erwähnt, die in keine meiner Abteilungen recht passen will... und besonders durch den dorsiventralen Bau den einfaltigen Pollenkörnern nahesteht: *Limnanthes Douglasi* ist im trockenen Zustand zweimal knieförmig gebogen, gequollen aber rundlich, nahe der concaven Seite verläuft jederseits eine feine körnig punktierte Falte“. Es sind mithin zwei Falten vorhanden. Ich kann die Angaben von Fischer nur bestätigen.

Helobiae bei: Butomaceae, Hydrocharitaceae, Aponogonaceae;

Liliiflorae bei: Liliaceae, Amaryllidaceae, Iridaceae, Philydraceae, Velloziaceae, Bromeliaceae, Hypoxideae, Dioscoreaceae;

Enantioblastae bei: Xyrideae;

Spadiciflorae bei: Araceae, Palmae, Pandanaceae;

Gynandrae bei: Orchidaceae.

Das für die Dicotyledonen charakteristische dreifaltige Pollenkorn ist nach Fischer (1890, S. 34) bei den Monocotyledonen „in einer von den übrigen sehr abweichenden Form“ nur bei drei häufig auch in Gärten gezogenen Tulpen (*Tulipa oculis solis*, *T. Gesneriana*, *T. Clusiana*) zu finden. Im Verhältnis hierzu tritt der einfaltige Pollen, wie oben aus der Zusammenstellung zu ersehen ist, bei den Dicotyledonen relativ häufig in Erscheinung und sein Auftreten verbindet hier gleichzeitig verwandtschaftlich nahe oder in Beziehung stehende Gruppen. Es überrascht dabei die teilweise weitgehende Übereinstimmung mit den phylogenetischen Ansichten von Hallier (1908) und mit dem allerdings noch nicht allgemein anerkannten serodiagnostischen Stammbaum (Mez und Ziegenspeck 1926).

#### 4. Die phylogenetischen Beziehungen.

Hierzu interessiert uns vor allem die Frage, welche Pollenform unter den rezenten Pflanzen noch die ursprünglichste sein dürfte<sup>1)</sup>. Diese wird wohl unter den Gymnospermen zu suchen sein. In dieser Gruppe ist der einfurchige Pollen nicht der einzige, heute noch vorkommende Typ; es ist jedoch die Mannigfaltigkeit der Formen keine so große wie unter den Angiospermen. Eine Anzahl von Coniferen (z. B. *Larix europaea*, *Cupressus macrocarpa*, *Taxus baccata*, *Cephalotaxus*, *Juniperus communis*, *Araucaria Bidwillii*<sup>2)</sup>) hat einen im trockenen Zustand unregelmäßig geschrumpften, aber sonst glatten Pollen, ohne Austrittsstellen, jedoch mit einer sehr stark quellbaren Intine. Dieser Pollen keimt gewöhnlich in der Weise, daß die stark quellende Intine die Exine in zwei Hälften abwirft und dann den Pollenschlauch treibt. Ob die Keimstelle auch hier in Beziehungen zur Polarität der Mikrospore steht, ist unbekannt, es wäre aber möglich.

Den, ich möchte mit einem Analogieschluß auf die Angiospermen sagen, fortgeschrittensten Pollentyp treffen wir bei der auch sonst höchst entwickelten Gymnospermenreihe, den Gnetalen. Der Pollen von *Ephedra* und *Welwitschia* ist mit mehr oder weniger zahlreichen Längsleisten versehen (vgl. auch Anm. 2, S. 60), der von *Gnetum* (Strasburger 1872, S. 156) ist oval bis rundlich ohne äußere Erhabenheiten, aber mit deutlichen Poren in der Exine.

<sup>1)</sup> Die gestellte Frage bezieht sich nur auf die äußere Morphologie des Pollenkornes, ohne hierbei seine Kern- oder Zellverhältnisse zu berücksichtigen.

<sup>2)</sup> Letzterer nach Lopriore, G., in Ber. d. d. Bot. Ges., Bd. 23, 1905, S. 335.



Bei der Diskussion über den ursprünglicheren Pollentyp kann wohl von den Gnetales abgesehen werden, so daß nur die zwei Formen: der trocken einfaltige und der unregelmäßig geschrumpfte Pollen in Betracht kommen. Es ist immer schwierig zu beurteilen, ob sich ein Organ im primitiven, pro- oder regressiven Zustand befindet. Die Entscheidung darüber wird immer mehr oder weniger subjektiv sein. In unserem Falle wird jedoch die Beantwortung der gestellten Frage dadurch erleichtert, weil auch bei den Angiospermen die gleiche konvergente Erscheinung auftritt. Meiner Auffassung nach liegt nämlich bei dem trocken unregelmäßig geschrumpften Pollen ohne präformierte Austrittsstellen bereits eine Reduktionserscheinung vor, die bei sämtlichen Klassen und Unterklassen der Angiospermen wiederkehrt. So kann Fischer in seiner II. Klasse (l. c. S. 20) mit den Coniferen Vertreter aus sämtlichen Angiospermenklassen vereinigen, selbst einige gamopetale Arten. Gründe für meine Auffassung, daß der einfaltige Pollen gegenüber dem trocken unregelmäßig geschrumpften Pollen als ursprünglicherer Typ anzusehen ist, sind aber noch mehr. Die gewiß alten Reihen der Cycadinae, Ginkgoinae und einige Bennettitinae gehören ihm an. Damit stimmt ferner auch der serodiagnostische Stammbaum (Mez und Ziegenspeck, 1926) überein, in welchem die mit einfaltigem Pollen versehenen Coniferen (*Abies*, *Picea*, *Pinus*) als ursprüngliche Gattungen am Beginn des Coniferenastes stehen, während die dem zweiten Pollentyp der Coniferen angehörenden Gattungen (mit Ausnahme von *Araucaria*) auch hier bereits abgeleitet erscheinen.

Meiner Ansicht nach weist das Vorkommen des einfach längsgefalteten Pollens bei allen Reihen der Gymnospermen darauf hin, daß sie zumindest auf ähnliche Typen, wenn nicht gar auf eine gemeinsame Wurzel zurückgehen. Wenn weiterhin auch noch die Längsfalte der Sporen der Cycadofilicine *Codonthea* der des Gymnospermenpollens homolog ist, so ist dann auch eine neue Beziehung für die Ableitung der Gymnospermen über die Cycadofilicinae gefunden.

Der einfaltige Pollentyp kehrt auf dem von den Gymnospermen aufsteigenden Aste des Stammbaumes bei verschiedenen Angiospermen wieder. Der Gattungszahl nach am häufigsten bei den Polycarpicae: *Drimys*, *Magnolia*, *Talauma*, *Liriodendron*, *Nymphaea*, *Nuphar*, *Myristica*. Also bei Gattungen, die im serodiagnostischen Stammbaum (Mez und Ziegenspeck 1926) die Brücke von den Gymnospermen zu den Angiospermen schlagen, und gleichzeitig bei derjenigen Reihe der Angiospermen, die vor allem nach Hallier (1908, S. 106) den Anschluß (über die ausgestorbenen „Drimytomagnoliaceen“) zu bennettitaceen-ähnlichen oder cycas-artigen Gymnospermen vermittelt. Jedoch an welche Reihe der Gymnospermen die Polycarpicae anzuschließen

sind, ist aus der Morphologie des Pollenkorns nicht zu entscheiden; denn der ursprüngliche Pollentyp ist bei allen Gymnospermenreihen zu finden. Es kann also danach weder die Ansicht Halliers noch die von Mez und Ziegenspeck bestätigt oder widerlegt werden.

Der Pollen der Polycarpicae gehört nicht durchwegs dem einmal gefalteten Typ an. Es breiten sich auch bereits andere Pollenformen aus (vgl. Fischer, 1890, S. 36 ff.). Schon unter den Magnoliaceen beginnt die Trennung; so zeigt der Pollen von *Illicium* und *Kadsura* bereits die typische Dicotyledonenform.

Nun besitzt auch eine Anzahl von Arten aus der Reihe der Piperalen einen einmal längsgefalteten Pollen. Wie bereits erwähnt, kommt er bei den Gattungen *Piper*, *Enckea*, *Saururus* und *Anemopsis* vor. Die Piperalen nehmen schon seit jeher eine unsichere Stellung im System ein. Sie wurden bald zu den Monocotyledonen, bald zu den Dicotyledonen gezählt, bis sie durch den Nachweis des dicotylen Charakters des Embryos durch R. Brown entgültig als dicotyl erkannt wurden<sup>1)</sup>. Aber nichtsdestoweniger macht auch weiterhin ihre Einreihung unter die Dicotyledonen Schwierigkeiten. So sagt Wettstein noch in der zweiten Auflage seines Lehrbuches (1911, S. 521), daß „die systematische Stellung der Familie (Piperaceae) wie der ganzen Reihe sehr unsicher ist“ und daß „ihre Einreihung an dieser Stelle<sup>2)</sup> nur nach allgemein morphologischen Gesichtspunkten“ erfolgt. Verschiedene Autoren<sup>1)</sup> haben bereits Beziehungen der Piperalen zu den Polycarpicae, vor allem zu den Nymphaeaceen festgestellt und auch teilweise den primitiven Charakter des Megasporangiums betont<sup>3)</sup>.

Das Vorkommen von Holzgewächsen, von apocarpem (*Saururus*, vgl. Engler 1894, S. 2) und oberständigen Gynoeceen, die zerstreuten Gefäßbündel, die sich vom Monocotylentypus noch durch das Kambium unterscheiden, weiterhin als neues entwicklungsgeschichtliches Merkmal der bei einzelnen Arten einfaltige Pollen weisen meiner Ansicht nach zweifellos auf Beziehungen der Piperalen zu den Polycarpicae und vielleicht weiterhin auch zu den Monocotyledonen. Ähnliche oder gleiche Auffassungen findet man auch schon bei anderen Autoren. So hat bereits Hallier (1908, S. 160, 192, 221 ff.) die Piperalen mit den Polycarpicae

<sup>1)</sup> Vgl. hierzu bei Wettstein (1926, S. 562) und Engler (1894) die angegebene Literatur.

<sup>2)</sup> Zwischen Polygonales und Hamamelidales.

Ich zitiere ferner hier die II. Auflage des Lehrbuches Wettsteins (1911) aus dem Grunde, weil in der III. Auflage (1926) die oben angeführte Ansicht Wettsteins nicht mehr so scharf und klar zum Ausdruck kommt.

<sup>3)</sup> Mir fehlte leider das Material, um noch andere Gattungen untersuchen zu können; insbesondere für *Houttinia* und *Myrothamnus*. Die Untersuchung von *Myrothamnus* interessierte mich deshalb, weil ihn Hallier (1908, S. 221) mit den Piperalen in Beziehung bringt. Dieser Gattung kommen nach Solereder (Syst. Anatomie der Dicotyledonen, 1899, S. 376) Pollentetraden zu. Über das Vorkommen von Falten oder Austrittsstellen wird jedoch von Solereder nichts berichtet.

in Verbindung gebracht und beide Reihen mit noch einigen anderen zu den „Proterogenen“ (l. c., S. 160) zusammengefaßt. Die Ergebnisse der Serodiagnostik (M e z und Z i e g e n s p e c k 1926) entfernen allerdings die Piperaceen etwas von den Polycarpicae. Sie stellen sie gegen den Schluß eines Seitenzweiges des Stammbaums, der in seiner weiteren Fortsetzung mit Urticalen, Verticillaten und Cupuliferen endigt und ungefähr zwischen Podophyllaceae und Ranunculaceae entspringt.

Beziehungen der Monocotyledonen zu den Piperaceen wurden schon von verschiedenen Seiten hervorgehoben (vgl. die Zusammenfassung über diese Frage bei S u e s s e n g u t h 1921, S. 2, 11, 13, 16, 18, 24, 39, 55, 57, 70). Die Annahme einer entwicklungsgeschichtlichen Abhängigkeit der Monocotyledonen (s. str. Arales) von den Piperalen wurde durch folgende Umstände gestützt: durch die Anordnung der Gefäßbündel, durch den Bau der Blüten (der z. B. bei *Enckea* dem von *Pothos* nahesteht [S u e s s e n g u t h l. c., S. 39]) und Inflorescenzen (spathaähnliche Bildungen bei Saururaceae) und durch den Bau des vielkernigen Embryosackes. Hierzu kommt als neues Merkmal, daß bei verschiedenen Gattungen der Piperalen und Aralen die länglichen Pollenkörner mit einer Längsfalte versehen sind. Hingegen stimmt die Pollenentwicklung bei Araceen und Piperaceen nicht überein (S u e s s e n g u t h l. c., S. 11).

Ähnlich wie bei den Polycarpicae ist auch bei den Piperalen das Pollenkorn mit einer Längsfalte nicht der alleinige Typ. So zeigt der Pollen von *Chloranthus inconspicuus* 5 bis 6 Austrittsstellen im Äquator und der von *Peperomia resedaeiflora* ist faltenlos und ohne Austrittsstellen (F i s c h e r l. c., S. 23, 21).

Bei den bisher behandelten Reihen der Angiospermen und Gymnospermen stimmen die entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhänge, welche sich aus dem gemeinsamen Besitz der gleichen Pollenform ergeben, gut mit den auch nach anderen Methoden der Systematik und Phylogenie gewonnenen Ergebnissen überein. Hingegen macht das Vorkommen unseres Pollentyps bei der letzten Reihe der Dicotyledonen, für die er angegeben wird, der entwicklungsgeschichtlichen Deutung noch insofern einige Schwierigkeiten, als die sich hieraus ergebenden verwandtschaftlichen Zusammenhänge noch nicht genügend klar sind. Es wurde bereits erwähnt, daß unter den M o r a c e e n bei zwei Arten Pollenkörner mit einer Längsfalte festgestellt werden konnten.<sup>1)</sup> Hinsichtlich der verwandtschaftlichen Zusammenhänge, die sich daraus ergeben, möchte ich folgendes bemerken. Da die Längsfalte des Pollenkorns ein so einfaches und ursprüngliches phylogenetisches Merkmal darstellt, das sonst nur bei näher verwandten und relativ ursprünglichen Reihen auftritt, kann ich mich nicht zu der Annahme entschließen, daß das Vorkommen der genannten Pollenform bei den Moraceen durch eine Konvergenz in der Entwicklung bedingt sein sollte und nicht durch verwandt-

<sup>1)</sup> Für andere Artocapeen gibt M o h l (1834, S. 81) abweichende Formen an.

schaftliche Anklänge an Reihen, bei denen der gleiche Pollentyp ebenfalls zu finden ist. Letztere scheinen auch tatsächlich vielleicht zu den Piperalen zu bestehen; denn im Koenigsberger Stammbaum 1926 (Mez und Ziegenspeck) stehen Moraceae und Piperaceae auf zwei benachbarten Seitenästen nebeneinander. Wenn auch diese Beziehungen noch nicht durch andere Methoden der Systematik bewiesen sind, so haben sie doch, auch infolge des Vorhandenseins unseres Pollentypes bei beiden Familien, eine gewisse Wahrscheinlichkeit für sich.

Auch für die entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen der Monocotyledonen zu den Polycarpicae wird das beiden gemeinsame Vorkommen von Pollenkörnern mit einer Längsfalte zu einem weiteren und meines Wissens bisher wenig oder gar nicht beachteten Beweis. Unser Pollentyp besitzt seine größte Verbreitung bei den Monocotyledonen, und er ist bei den meisten Reihen derselben (vgl. oben S. 65), insbesondere bei den Liliifloren vertreten. Merkwürdigerweise besitzen ihn die Alismataceen nicht, und er kommt unter den Helobien nur bei den Butomaceen, Hydrocharitaceen und Aponogetonaceen vor. Das Fehlen des einfaltigen Pollens bei den Alismataceen erscheint vielleicht durch folgende Beziehungen erklärlich. Nitzschke (n. Suessenguth 1921, S. 12) fand nämlich auf Grund seiner Untersuchungen über den Bau des Embryosackes und der Samenanlage, daß die Butomaceen den Nymphaeaceen und die Alismataceen den Ranunculaceen nahestehen. In ähnlicher Weise äußert sich auch Suessenguth (l. c., S. 42 f.) auf Grund des Baues der Blüte. Ebenso stimmen nun auch die Pollenformen überein. So besitzen nach Fischer (1890, S. 26 ff.) die Alismataceen und eine größere Anzahl von Ranunculaceen Pollenkörner, die eine mehr oder weniger große Zahl von Austrittsstellen regelmäßig über die Exine verteilt zeigen. Andererseits haben einige Nymphaeaceen und Butomaceen einfaltige Pollen. Soweit ich die Literatur übersehe, fehlt unter den Monocotyledonen der Pollen mit einer Längsfalte nur den Reihen der Cyperalen, Glumifloren und Scitamineen.

Das einmal längsfaltete Pollenkorn ist also, wie aus seiner systematischen Verbreitung hervorgeht, nicht nur ein sehr alter Typ, sondern auch im hohen Grade phylogenetisch verwertbar. Es kommt bei sämtlichen Reihen der Gymnospermen vor, andererseits fehlt es den stark abgeleiteten Gamopetalen gänzlich und ebenso den vorgeschritteneren Reihen und Endgliedern der Monochlamideae und Dialypetalae<sup>1)</sup>. Nur bei den Monocotyledonen ist es nicht in

<sup>1)</sup> Ich behalte diese Gruppenbezeichnung aus Konventionsgründen bei, ohne Rücksicht darauf zu nehmen, ob die beiden Gruppen natürlich sind oder nicht.

dem Maße von anderen Formen abgelöst wie bei den Dicotyledonen. Man kann ferner aus der systematischen Verteilung des einfaltigen Pollenkorns mit großer Wahrscheinlichkeit darauf schließen, daß die Entwicklung nicht den umgekehrten Weg gegangen ist und daß die „Monocotylenform“ des Pollens aus der „Dicotylenform“ hervorgegangen ist. Es hat sich vielmehr die erstere bei relativ ursprünglichen und untereinander verwandten Reihen erhalten und sie kommt deshalb auch unter den Dicotyledonen noch bei derjenigen Reihe vor, welche den Anschluß an die Gymnospermen vermittelt, und bei den Reihen, welche zu letzterer in engeren verwandtschaftlichen Beziehungen stehen.

Für die direkte Ableitung des Dicotylenpollens mit drei Längsfalten aus dem Monocotylenotyp fehlt noch die Beobachtung einer größeren Anzahl von Übergangsformen. Sie scheint jedoch nicht unmöglich zu sein und vielleicht sind die Pollenkörner der drei von Fischer (1890, S. 34) untersuchten Tulpenarten (vgl. oben S. 65) schon als Übergangsformen anzusehen. Hingegen sind für die Fortbildungsfähigkeit des Dicotylenstyps von Fischer (l. c., S. 34 f.) schon eine größere Anzahl von Beobachtungen gemacht. Neben den üblichen drei Falten können innerhalb der gleichen Art auch Formen mit mehr oder weniger zahlreichen Falten auftreten.

Legen wir uns nun noch die Frage vor, ob die einmal längsgefalteten Pollenkörner auch in einer gewissen Abhängigkeit von der Art der Scheidewandbildung innerhalb der Pollenmutterzelle stehen. Nach Schürhoff (1927, S. 245) und anderen (ich verweise auf das Sammelreferat bei Täckholm und Söderberg 1917/18, S. 8 ff.) ist die sukzedane Scheidewandbildung bei der Entwicklung der Pollenkörner für die Monocotyledonen, die simultane für die Dicotyledonen charakteristisch. Die genannten Autoren halten den ersterwähnten Typ für den phylogenetisch älteren, während S u e s s e n g u t h (1921, S. 3) gerade der gegenteiligen Ansicht ist. Es ist besonders bemerkenswert, daß gerade wieder eine Anzahl von Polycarpicae dem ersten Typ angehören. Nach den bisher bekannten Tatsachen haben jedoch Arten, welchen der „Monocotylen“- oder sukzedane Typ zukommt, nicht immer Pollenkörner mit einer Längsfalte, z. B. *Taxus*, *Aristolochia*, verschiedene Apocynaceen und Asclepiadaceen<sup>1)</sup>. Andererseits geht die Scheidewandbildung bei den Pollenkörnern der Orchidaceen (mit Ausnahmen), Ginkgoales und Coniferen (ausgenommen *Taxus*), die zum Teil einfaltigen Pollen besitzen, auf den simultanen Modus zurück. Ferner gehören die Gattungen *Liriodendron* und *Magnolia*, deren Pollenkörner ebenfalls nur einmal gefaltet sind, dem „Furchungstypus“ an, wie Schürhoff (l. c., S. 246 f.) diese besondere Art der Scheidewandbildung nennt. Schon aus diesen wenigen Beispielen geht hervor, daß bei der Entwicklung

<sup>1)</sup> Die Angaben über die Art der Scheidewandbildung entnehme ich aus Schürhoff (1927) und Täckholm und Söderberg (1917/18).

des einfaltigen Pollenkorns die Scheidewandbildung nicht immer an den „Monocotylentypus“ gebunden sein muß. Man ersieht daraus, daß die Längsfalte des Pollens ein Merkmal ist, das nicht nur der Umstellung der Pollenkerne, sondern auch der Änderung des Scheidewandbildungsmodus standzuhalten scheint. Ohne Rücksicht darauf zu nehmen, welche Art der Scheidewandbildung als phylogenetisch älter zu betrachten ist, wird man auf Grund der stark ungesetzmäßigen systematischen Verteilung der beiden Typen doch nur zu dem Schluß gelangen können, daß sich aus dem Erscheinen des einen oder des anderen Scheidewandbildungsmodus bei den verschiedenen Reihen des Systems keine so klaren verwandtschaftlichen Zusammenhänge ergeben, wie sie durch das Auftreten des einfaltigen Pollenkorns hergestellt werden.

### Zusammenfassung.

Die Längsfalte des Gymnospermen- und Angiospermen-Pollens ist nach unseren heutigen Kenntnissen derjenige Ort, an dem die Auskeimung des Pollenschlauches erfolgt. Goebel (1923, S. 1538) hat bereits bei *Pinus Pumilio* für die Gymnospermen gezeigt, daß die Längsfalte an der „Basis“ des Pollenkorns angelegt wird. In gleicher Weise entwickelt sie sich auch bei den Angiospermen; sie befindet sich nach meinen Untersuchungen bei den freien Pollenkörnern von *Curculigo latifolia* ebenfalls an der „Basis“ des Pollenkorns (vgl. die Fig. S. 63). Ebenso sind die zu Tetraden verwachsenen Pollenkörner von *Drimys Winteri* (Fischer 1890, S. 32) und von *Fourcroya gigantea* (Schacht 1860, S. 139) an der freien Seite („Basis“) einmal längsgefaltet. Daraus ergibt sich, daß die Längsfalte des Gymnospermenpollens der des Angiospermenpollens morphologisch gleichwertig ist, und daß sie infolgedessen auch als phylogenetisches Merkmal verwertet werden kann.

Unter den verschiedenen Pollenformen der Gymnospermen wird der einfaltige Pollen als der ursprünglichere Typ angesehen. Der im trockenen Zustand unregelmäßig geschrumpfte mit einer stark quellenden Intine, aber mit scheinbar keiner vorher fixierten Austrittsstelle versehene Pollen gewisser Coniferen (*Taxus*, *Juniperus* u. a.) stellt wahrscheinlich bereits eine reduzierte Form dar; denn der gleiche Reduktionsvorgang wiederholt sich selbst bei hochentwickelten Angiospermen, so selbst bei einzelnen gamopetalen Arten. Da sämtliche Reihen der Gymnospermen wenigstens teilweise dem phylogenetisch ursprünglicheren Pollentyp mit nur einer Längsfalte angehören, dürften sie entweder auf ähnliche Vorfahren oder wenn nicht gar auf eine gemeinsame Wurzel zurückgehen.

Auf dem von den Gymnospermen aufsteigenden Aste des Stammbaumes kehrt der einmal gefaltete Pollen der Gattungszahl nach am häufigsten bei den *Polycarpicae* wieder. Es läßt

uns jedoch die Morphologie des Pollens bei der Frage im Stich, an welche Reihe der Gymnospermen die Polycarpicae anzuschließen sind; denn Pollen mit einer Längsfalte finden sich unter den Gymnospermen bei allen Reihen. Hinsichtlich des direkten Anschlusses der Polycarpicae an die Gymnospermen stimmen also die Ergebnisse sowohl mit den allerdings noch nicht allgemein anerkannten Befunden der Serodiagnostik (Mez und Ziegenspeck 1921) als auch mit den von Hallier vertretenen Ansichten überein. Das Vorkommen des länglichen und einfaltigen Pollens bei verschiedenen Piperaleen weist auf entwicklungs-geschichtliche Beziehungen dieser Reihe, die schon immer eine systematisch unsichere Stellung eingenommen hat (vgl. Wettstein 1911, S. 521), zu den Polycarpicae und weiterhin zu den Monocotyledonen. Mit den ersteren hat sie auch bereits Hallier (1908, S. 160, 192, 221 f.) in verwandtschaftliche Beziehungen gebracht. Das Erscheinen des einfaltigen Pollens bei zwei Arten aus der Familie der Moraceen macht der entwicklungs-geschichtlichen Deutung noch insofern Schwierigkeiten, als die verwandtschaftlichen Beziehungen, die sich daraus ergeben, noch nicht genügend klar sind. Es stehen allerdings Piperaceen und Moraceen im serodiagnostischen Stammbaume 1926 auf benachbarten Ästen nebeneinander, so daß auch hier ihre nähere Verwandtschaft auf eine Reihe hinzuweisen scheint, bei der der einfaltige Pollentyp ebenfalls vorkommt.

Seine größte Verbreitung hat das einfaltige Pollenkorn bei den Monocotyledonen. Daraus ergibt sich ein weiterer, bisher wenig oder gar nicht beachteter Beweis für ihre nahe entwicklungs-geschichtliche Abhängigkeit von den Polycarpicae.

Der Pollentyp mit einer Längsfalte hat sich also bei denjenigen Reihen erhalten, welche in gegenseitigen verwandtschaftlichen Beziehungen stehen. Aus seinem Vorkommen bei Reihen, welche entweder Anfangsglieder oder die mehr oder weniger unmittelbaren Fortsetzungen derselben in der natürlichen Entwicklung des Pflanzenreiches darstellen, kann unter Berücksichtigung dieser Tatsache darauf geschlossen werden, daß wir in der Längsfalte des Pollens ein Merkmal vor uns haben, welches hinsichtlich seiner phylogenetischen Wertigkeit noch als ein ursprüngliches Merkmal zu bezeichnen ist.

Der Modus der Scheidewandbildung innerhalb der Pollenmutterzelle steht zur Entwicklung der Pollenform nicht in der Beziehung, daß diejenigen Arten, welche dem sukzedanen Typ angehören, immer nur Pollenkörner mit einer Längsfalte besitzen. Andererseits gehen aber auch die einfaltigen Pollenkörner in ihrer Entwicklung nicht immer auf den sukzedanen Scheidewandbildungsmodus zurück.

Botanisches Institut der Deutschen Universität in Prag,  
im September 1927.

### Zitierte Literatur.

- Engler, A., Saururaceae; Piperaceae. (Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfam., III. Teil, 1. Hälfte, S. 1—11. Leipzig 1894.)
- Angiospermae. (Engler, Nat. Pflanzenfam. Bd. 14 a. 2. Aufl. Leipzig 1926.)
- Fischer, H., Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. (Inaug.-Diss. Breslau 1890.)
- Goebel, K., Organographie der Pflanzen. III. Teil 2. Aufl. Jena 1923.
- Gothan, W., Cycadofilices. (Engler, Nat. Pflanzenfam. Bd. 13. 2. Aufl. Leipzig 1926.)
- Hallier, H., Über *Juliana*, eine Therebinthaceengattung mit Cupula, und die wahren Stammeltern der Kätzchenblütler. (Beih. z. Bot. Centralbl. Bd. XXIII, 2. Abt. 1908.)
- Juranyi, L., Über den Bau und die Entwicklung des Pollens bei *Ceratozamia longifolia* Miqu. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VIII. 1872.)
- Mez, C. und Ziegenspeck, H., Koenigsberger serodiagnostischer Stammbaum 1926.
- Mohl, H., Über den Bau und die Formen der Pollenkörner. Bern 1834.
- Pilger, R., Cycadales, Ginkgoales, Coniferae. (Engler, Nat. Pflanzenfam. Bd. 13. 2. Aufl. Leipzig 1926.)
- Potonie, H. und Gothan, W., Lehrbuch der Paläobotanik. 2. Aufl. Berlin 1921.
- Schacht, H., Über den Bau einiger Pollenkörner. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 2. 1860.)
- Schürhoff, P. N., Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart 1926.
- Strasburger, E., Die Coniferen und die Gnetaceen. Jena 1872.
- Suessenguth, K., Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monocotyledonen. (Beih. z. Bot. Centralbl. Bd. XXXVIII, 2. Abt. 1921.)
- Täckholm, G. und Söderberg, E., Über die Pollenentwicklung bei *Cinnamomum* nebst Erörterungen über die phylogenetische Bedeutung des Pollentyps. (Arkiv f. Bot. Bd. 15. Nr. 8. 1917/18.)
- Wettstein, R. v., Handbuch der systematischen Botanik. 2. Aufl. Leipzig und Wien 1911. 3. Aufl. Leipzig und Wien 1924.



# Beitrag zur Kenntnis der Nektarien bei Hibisceen, unter besonderer Berücksichtigung der Kelchblätter.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Halle-Saale,  
Direktor Professor Dr. G. Karsten.)

Von

Felix Diepenbrock.

(Mit 2 Abbildungen im Text.)

## Einleitung.

Gelegentlich der anatomischen Untersuchung der Droge „Calyx Hibisci Sabdariffa“, die im Rahmen einer Inaugural-Dissertation in Kürze in der Zeitschrift für angewandte Botanik veröffentlicht werden wird, wurde auf der Unterseite eines jeden Kelchblattes auf der Mittelrippe annähernd in halber Blatthöhe ein Nektarium festgestellt. Dasselbe ist tief in das Blattgewebe eingesenkt, ruht auf den Gefäßbündeln und besitzt einen Ausführungsgang nach außen. Die Gestalt des Nektariums ist etwa krugförmig; sein Boden, der aus einer dreifachen Schicht dichtgefügtter kleiner Zellen mit tiefbraun gefärbtem Inhalt besteht, ist dicht mit Drüsenhaaren besetzt. Der Ausführungsgang erscheint im Flächenschnitt als langgestreckte Spalte. Abbildung 1 gibt einen Querschnitt durch die Mitte, Abbildung 2 einen Längsschnitt dicht seitwärts des Ausführungsganges wieder. Beide halbschematisch.

Die verhältnismäßig auffälligen Nektarien gestatten es zwar im Verein mit den übrigen Merkmalen der Droge, diese von anderen Drogen zu unterscheiden, doch lag es nahe, auch andere Hibisceen auf das Vorkommen von Nektarien zu prüfen. Es erschien dies um so angebrachter, als Kuntze (12), dem wir eine eingehende anatomische Bearbeitung der Malvaceen verdanken, Nektarien überhaupt nicht erwähnt. Auch Soleeder (22) sagt nur, daß sich extranuptiale Nektarien als vertiefte Schwielen der Mittelrippe auf der Blattunterseite von Hibiscus-, Urena- und Gossypiumarten befinden. Über solche an Kelch-

blättern wird nichts berichtet. Schließlich beschreibt Koernicke 1918 (11) einige Nektarien auf Laubblättern der Hibiscean, ebenfalls, ohne derartige Organe auf den Kelchblättern zu erwähnen. Koernicke bezeichnet die von ihm gefundenen Nektarien als extraflorale, sicher mit Recht; haben sie doch ihren Sitz außerhalb der Blüten. Die Einteilung der Nektarien in extraflorale und florale Nektarien ist heute die vorherrschende, wenn auch die Bezeichnung nicht ganz korrekt sein dürfte, da zu den extrafloralen auch solche auf der Außenseite von Kelch und Krone gerechnet werden. Delpino (4) prägte statt dessen den Ausdruck „nuptial“ und „extranuptial“, der von manchen Autoren, u. a. von Haberlandt (6) übernommen wurde. Gegen Delpino wurde eingewendet, daß seine Bezeichnung bereits einen Zweck in sich schließe, der durchaus nicht sicher erwiesen sei. So will M. Nieuwenhuis-von Üxküll-Güldenbandt (16) die Ausdrücke floral und extrafloral beibehalten mit der Einschränkung, daß als florale Nektarien nur die innerhalb der Blüte gelegenen Honigdrüsen bezeichnet werden sollen, wohingegen sie alle übrigen, also auch die auf der Außenseite der Kelch- bzw. Blumenblätter befindlichen zu den extrafloralen stellt. Einen Ausweg beschreitet Warburg (24), indem er die außen auf dem Kelch vorkommenden Nektarien als florale-extranuptiale bezeichnet. Immerhin dürfte die Bezeichnung „nuptial“ und „extranuptial“ die richtigere sein; denn in dem Begriff „nuptial“ braucht durchaus kein Zweck zum Ausdruck zu kommen, sondern nur die unbestrittene Tatsache, daß die in der Blüte gelegenen Nektarien die Bestäubung vermitteln.

### Literatur.

Außer den schon angeführten Arbeiten liegt eine große Anzahl von Untersuchungen über Nektarien vor, deren ältere sich namentlich mit anatomischen (Reinke 20, Stadler 23), entwicklungsgeschichtlichen (Haberlandt 5), und sekretionsmechanischen (Haupt 8) Fragen befassen, die neueren dagegen vorzugsweise das Zweckproblem erörtern (Rathay 19, Nieuwenhuis l. c. u. a.). Ausgezeichnete Zusammenstellungen der Literatur finden sich bei Behrens (1) und Nieuwenhuis (l. c.), auf die hier verwiesen sei. Erwähnt seien im folgenden nur jene Arbeiten, in denen Nektarien bei Hibiscean oder auf der Außenseite von Kelchblättern besprochen werden, sowie das neuere Schrifttum. Hall (7), ein Schüler Linnes, erwähnt schon im Jahre 1762 Drüsen an der Basis des Hauptnervs von Hibiscean (es handelt sich um Laubblätter), doch ist diese Angabe zunächst in Vergessenheit geraten. Meyen (14) behauptet noch 1837, daß Nektarien nur in den Blüten vorkommen, und auch Kerner (9) führt 1879 weniger Pflanzen mit „extrafloralen“ Nektarien auf als Hall. Delpino (l. c.) dagegen kennt schon 2904 derartige Pflanzen, die sich auf 273 Gattungen und 46 Familien verteilen. Seine Angaben beziehen sich aber

hauptsächlich auf Laubblätter. Viel seltener finden sich im Schrifttum Angaben über Nektarien an der Kelchaußenseite und insbesondere über solche bei Hibisceen. K u r r (13) erwähnt 1833 bei *Malpighia*, *Banisteria* und *Triopteris* höckerige Honigdrüsen außen am Kelch (meines Wissens die erste Mitteilung über Nektarien an der Außenseite des Kelches), und bei *Hibiscus Trionum* und *Hibiscus Rosa sinensis* spricht er von einem drüsigen weißlichen Ring an der Basis der inneren Kelchfläche: „Dieser sondert „bei *Hib. Trionum* sehr wenig und nur bei heißer Witterung ab; „bei *Hib. Rosa sinensis* konnten wir keine Absonderung entdecken.“ Ferner S. 78: „Die absondernde Oberfläche zeigt ein feines, dichtes „Zellgewebe; dies ist die Grundlage der Nektarabsonderung.“ Sezernierende Trichome werden nicht erwähnt. P o u l s e n (17) erwähnt 1875 als erster ein Nektarium auf der Kelchaußenseite einer Hibiscusart, nämlich bei *Hib. cannabinus*. Die 1879 erschienene Arbeit von B o n n i e r (3), die im übrigen sehr beachtenswert ist, bringt in dieser Hinsicht keine Fortschritte. Außer dem extrafloralen Nektarium P o u l s e n s bei *Hib. cannabinus* erwähnt er nur die floralen Nektarien von *Hib. Rosa sinensis* (S. 143). Als bedeutsamste Arbeit über extranuptiale Nektarien aus dem vorigen Jahrhundert ist die von D e l p i n o l. c. anzusehen. D e l p i n o, der Begründer der Ameisenschutztheorie, beschreibt 1886 (S. 231 ff.) die extranuptialen Nektarien von *Hib. Rosa sinensis*, *Hib. tiliaceus* und *Hib. syriacus*. Ferner werden von ihm auf Grund einer Mitteilung D e C a n d o l l e s solche bei *Hib. cannabinus* und *Hib. elatus* erwähnt. Alle diese Angaben beziehen sich auf Nektarien auf der Unterseite der L a u b - b l ä t t e r. Bei den K e l c h b l ä t t e r n der Hibisceen scheint er dieselben nicht gefunden zu haben. Dagegen erwähnt er bei einigen verwandten Gossypiumarten auch Nektarien auf den Kelchblättern, so S. 234: „Finalmento abbiamo una terza sorta „di nettarii, esternamento alla base del calice“ usw. M o r i n i (15) liefert im selben Jahre wohl die erste genauere anatomische Beschreibung eines extranuptialen Hibiscusnektariums, und zwar von *Hib. tiliaceus*. Auch diese Beschreibung bezieht sich auf ein Laubblatt. Vergleicht man aber das von ihm beschriebene Nektarium mit dem hier in Frage stehenden Nektarium von *Hib. Sabdariffa*, so zeigt sich, daß trotz aller äußeren Ähnlichkeit doch tiefgreifende Unterschiede bestehen, so namentlich in dem sezernierenden Gewebe und in den zahlreich vorhandenen Emergenzen zwischen den Trichomen, die bei *Hib. Sabdariffa* durchaus fehlen. S. 371 sagt er darüber u. a.: „Nel fondo della cavita del nettario „dell Hibiscus tiliaceus, si osservano rudimenti di emergenze, le „quali non di rado acquistano tale sviluppo, che pervengo dino „ai margini dell apertura del nettario stesso.“ Dies ein Beispiel zeigt, daß der anatomische Bau der äußerlich durchaus gleichgestalteten Nektarien doch erhebliche Verschiedenheiten aufweist, so daß er sehr wohl bei der Identifizierung der einzelnen Arten und insbesondere in der Pharmakognosie wertvolle Dienste leisten kann.

Von neueren Arbeiten sind die folgenden zu nennen:

M. Nieuwenhuis-von Üxküll-Güldenbandt (l. c.) beschreibt 1907 im speziellen Teil ihrer Arbeit, die sich hauptsächlich mit dem Zweck der Nektarien befaßt, bei *Hibiscus Geroldianus* Nektarien auf den Laubblättern und den Kelchen, bei *Hib. Rosa sinensis* ebensolche auf der Unterseite der Laubblätter (Sekretion aus zahlreichen kleinen Drüsen, welche in die Epidermis eingesenkt sind), bei *Hib. vulpinus* Nektarien an den Laubblättern und den Kelchblättern und bei *Hib. tiliaceus* an den Laubblättern und den Kelchen. Bei letzteren befindet sich je eins auf jedem Hauptnerv.

Schwendt (21) 1907, der sich wieder mehr mit anatomischen Fragen beschäftigt, beschreibt extranuptiale Nektarien, die ähnlich denen von *Hibiscus Sabdariffa* gebaut sind, bei den Laubblättern von vier *Gossypium*arten. Hibisceen erwähnt er nicht, auch keine Nektarien auf den Kelchen.

Auch bei Böhmker 1917 (2) finden Hibisceen keine Erwähnung. Er sucht die Beziehungen zwischen dem Gerbstoff- und Stärkegehalt in den Nektarien zu klären. In der Familie der Malvacae werden die nuptialen Nektarien von *Althaea sulphurea* und die extranuptialen von *Gossypium indicum* behandelt.

Die sich zeitlich hier einordnende Arbeit von Koerñicke 1918 (l. c.) wurde bereits oben besprochen.

Als letzte kommt die jüngst (1925) erschienene Arbeit von Radtke (18) in Frage, in der sekretionsmechanische Fragen in den Vordergrund gestellt werden. Abgesehen von einer Ausnahme werden nur nuptiale Nektarien behandelt. Hibisceen finden keine Erwähnung.

Es ergibt sich also im ganzen, daß Nektarien auf der Unterseite von Kelchblättern der Hibisceen nur genannt sind bei *Hibiscus Geroldianus*, *Hibiscus tiliaceus* und *Hibiscus cannabinus*.

### Spezieller Teil.

Untersucht wurde das Herbarmaterial des Botanischen Institutes zu Halle, dessen Nomenklatur auch zugrunde gelegt wurde, und zwar 58 verschiedene Hibiscusarten. Das Material ist zum Teil hundert und mehr Jahre alt und daher zur Untersuchung nicht immer mehr geeignet. Aus diesem Grunde mußten 12 Arten von vornherein von der Untersuchung ausgeschlossen werden. Bei den übrigen 46 Arten wurde das Schwergewicht auf die Ermittlung der an den Kelchblättern vorkommenden Nektarien gelegt, wobei in den Kreis der Untersuchungen sowohl die nuptialen wie extranuptialen Nektarien gezogen wurden, außerdem auch die auf den Kelchblättern vorkommenden einzeln stehenden Drüsenhaare. Die letzteren durften aus dem Grunde nicht unberücksichtigt bleiben, weil eine gewisse Beziehung zwischen ihnen und den Nektarien zu bestehen scheint (Schwendt l. c. S. 276). Aber auch die an den Laubblättern beobachteten Nektarien wurden festgestellt, soweit dies mit unbewaffnetem Auge

oder mit Hilfe der Lupe möglich war. Es fallen also bei den Laubblättern alle diejenigen Nektarien aus dem Rahmen der Betrachtung heraus, die kaum oder überhaupt nicht eingesenkt und daher schwer wahrnehmbar sind, ebenso die auf der Blattspreite einzeln stehenden Drüsenhaare. Die Untersuchung der Kelchblätter war unverhältnismäßig schwieriger. Nur in einigen wenigen Fällen ließen sich die Nektarien ohne Vorbehandlung erkennen, im übrigen mußte das Material 2 Stunden in Wasser oder, wenn dies nicht ausreichte, in schwach alkalischer Lösung eingeweicht werden. Es wurde hierzu eine etwa  $\frac{1}{10}$  normale Kalilauge angewendet. Bei vielen Objekten machte es der außerordentlich starke Besatz mit Borsten- oder Sternhaaren unmöglich, mit Sicherheit das Fehlen von Nektarien oder einzelnen Drüsenhaaren festzustellen.

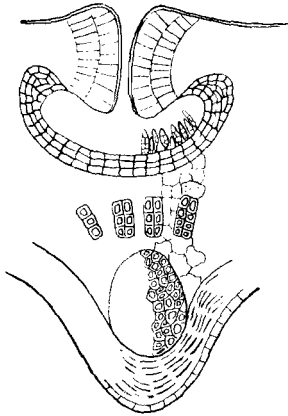
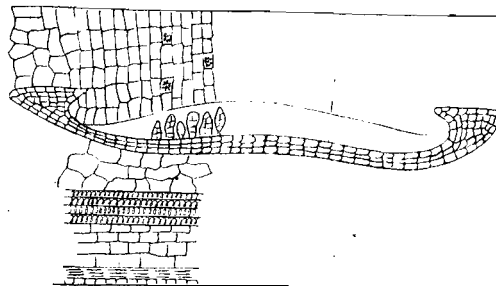


Abb. 1.

Koernicke (l. c. S. 530) bildet 6 verschiedene Typen von Nektarien ab, die er auf den Laubblättern der Hibisceen beobachtete. Der Unterschied ist im wesentlichen nur ein gradueller und kennzeichnet die mehr oder minder tiefe Einsenkung der Sekretionsorgane. Von einer solchen Einteilung in verschiedene Typen konnte bei der vorliegenden Untersuchung abgesehen werden, da dieselbe einen systematischen Wert nur für die Laubblätter zu haben scheint und diese nur beiläufig auf das Vorkommen besonders auffälliger Typen geprüft werden sollten. Bei den Kelchblättern hingegen zeigten sich einerseits nur Nektarien vom Typus 5 und 6 nach Koernicke, also mit tief eingesenkten Sekretionsorganen, andererseits aber einzeln stehende nicht eingesenkte Drüsenhaare, die an den verschiedensten Stellen der Blattunterseite sich befanden und somit als Nektarien im üblichen Sinne nicht bezeichnet werden konnten. Ob eine Anhäufung solcher Drüsenhaare zu ausgesprochenen Nektarien an

einzelnen Stellen vorkommt, konnte nicht ermittelt werden, was seinen Grund wohl besonders in dem häufig sehr starken Haarbesatz sowie darin hat, daß nur getrocknetes Material zur Verfügung stand. Außerdem kam der Untersuchung nicht jener Umstand zu Hilfe, der Koernicke das Auffinden der Nektarien so erleichterte, nämlich die Schwarzfärbung infolge Besiedlung mit einem Pilz (Rußtau-Art). Eine solche Besiedlung mit Pilzmyzelien, die Koernicke (S. 533) „in den weitaus meisten Fällen“ feststellen konnte, fand sich nur bei vier Arten, nämlich *Hib. elatus*, *Hib. ficarius*, *Hib. Manihot* und *Hib. tiliaceus*. Diese Erscheinung dürfte also mehr mit dem Standort als der Pflanzenart in Verbindung zu bringen sein. Bei der Art des Materials ist es somit leider wahrscheinlich, daß nicht alle Nektarien gefunden wurden. Soweit sie sich indessen feststellen ließen, sind sie in der Tabelle am Schluß der Arbeit verzeichnet, und zwar mit einem + Zeichen. Das Fehlen dieses Zeichens kann



also nicht mit dem Fehlen der Nektarien gleichgesetzt werden. In der letzten Spalte unter „nuptiale Nektarien“ sind alle jene Arten gekennzeichnet, bei denen an der Basis der Kelchinnenseite Sekretionsorgane gefunden wurden. Unberücksichtigt blieb bei der Untersuchung der anatomische Bau der Trichome und des sezernierenden Gewebes.

### Besprechung der Tabellenergebnisse.

1. Laubblätter (Spalte 1). Bei *Hib. pedunculatus* (Nr. 27) standen keine Laubblätter zur Verfügung. Von den restlichen 45 Arten zeigten 21 Arten Nektarien.

2. Kelchblätter (Spalten 2—4). Bei *Hib. Lampas* (Nr. 16), *Hib. Manihot* (Nr. 20) und *Hib. parvifolius* (Nr. 26) standen keine Kelchblätter zur Verfügung. Bei den restlichen 43 Arten wurden beobachtet:

- a) eingesenkte Nektarien auf der Blattmittelrippe (Spalte 2) bei 13 Arten; nicht beobachtet wurden sie bei den übrigen 30 Arten;

- b) einzeln stehende Drüsenhaare (Spalte 3) bei 13 Arten; bei den übrigen Arten kamen sie teils nicht vor, teils verhinderte die starke Behaarung ihre Ermittlung;
- c) nuptiale Nektarien an der Basis der Kelchinnenseite bei 33 Arten; unter den übrigen 10 Arten waren bei Nr. 2, 3, 10, 13 und 27 keinerlei nuptiale Sekretionsorgane zu erkennen, während bei den übrigen 5 es zweifelhaft bleiben mußte, ob die vorhandenen anders gearteten Trichome mit etwaiger Sekretion im Zusammenhang standen.

Nuptiale Nektarien kommen also bei der überwiegenden Mehrzahl vor. Extranuptiale Nektarien waren bei etwa 30 % der Kelchblätter nachweisbar. Auffallend ist ferner, daß gerade bei jenen Arten, die derartige Nektarien nicht führen, das Vorkommen von einzeln stehenden Drüsenhaaren beobachtet wurde. Diese Feststellung scheint für die Richtigkeit der Angaben Schwendt's (l. c. S. 276) zu sprechen, daß „an demselben vegetativen Teil ... „zweierlei morphologisch gleichwertige Drüsenhaare vorkommen, „die zum Teil bis auf strukturelle Feinheiten gleichgebaut sind. „und daß die Einzeltrichome das primär Vorhandene sind.“ Sowie S. 281: „Die Nektar ausscheidenden Trichome haben „Homologa in einzeln stehenden, an entsprechenden Stellen vorkommenden Drüsenhaaren, die meist schon ausgebildet sind. „wenn das Nektarium angelegt wird. Die Einzeltrichome werden „zum größten Teil beim Entfalten des betreffenden Organes „abgestoßen.“

Schließlich soll noch darauf hingewiesen werden, daß sowohl bei den nuptialen wie extranuptialen Nektarien die Trichome einen Hauptbestandteil ausmachen. Es dürfte infolge ihres charakteristischen anatomischen Baues kaum zweifelhaft sein, daß sie der Sekretion dienen. Diese Feststellung erscheint notwendig, da Radtke (l. c. 1925) bei der Besprechung der Sekretionsmechanik der nuptialen Nektarien dieser Trichome nicht Erwähnung tut.

### Schlußergebnis.

Bezüglich der eingangs gestellten Aufgabe, festzustellen, ob die bei der von *Hibiscus Sabdariffa* L. stammenden Droge gefundenen extranuptialen Nektarien als entscheidendes Drogencharakteristikum angesehen werden können, ergibt sich folgendes:

Extranuptiale Nektarien auf der Mittelrippe der Kelchblätter wurden bei 11 Arten festgestellt, bei denen sie bisher nicht beobachtet bzw. nicht erwähnt worden waren. Ihr Vorkommen ist somit kein Charakteristikum für *Hibiscus Sabdariffa* L. Dagegen zeigt die Angabe über *Hibiscus tiliaceus*, daß eine völlige Übereinstimmung im anatomischen Bau dieser Nektarien nicht besteht und ihre anatomische Untersuchung immer einen gewissen Wert für die Ermittlung der Art und somit die Identifizierung der Droge behalten wird.

A r t	Laub- blätter Extra- nupt. Nekt.	Kelchblätter			Bemerkungen
		Extra- nupt. Nekt.	einzel- stehend. Drüsen- Haare	Nupt. Nekt.	
<i>Hibiscus aculeatus</i> Walt. . . . .	+	+	—	+	
„ <i>aethiopicus</i> L. . . . .	+	—	+	—	
„ <i>angelosus</i> St. . . . .	—	—		—	
„ <i>aristatus</i> H. . . . .	—	—		+	
„ <i>biflorus</i> Spreng. . . . .	—	—			
„ <i>cannabinus</i> L. . . . .	+	+	—	+	
„ <i>diversifolius</i> Jacq. . . . .	+	+	—	+	
„ <i>dongolensis</i> Caill. . . . .	+	—	+	+	
„ <i>elatus</i> Sivert . . . . .	+	+	—	+	
„ <i>ficarius</i> E. Mey. . . . .	+	—		—	
„ <i>ficulneus</i> L. . . . .	+	+	—	+	
„ <i>gossypinus</i> Thbg. . . . .	—	—			
„ <i>hispidatus</i> . . . . .	+	—		—	
„ <i>hypoglossum</i> E. Mey. . . . .	—	—		+	
„ <i>incanus</i> Wendl. . . . .	—	—		+	
„ <i>Lampas</i> Cav. . . . .	+				
„ <i>liliiflorus</i> Cav. . . . .	+	—	+		Vgl. Knuth (10), 3/I, Seite 481
„ <i>macranthus</i> Hochst. . . . .	—	+	—	+	
„ <i>malacospermus</i> E. Mey. . . . .	—	+	+	+	
„ <i>Manihot</i> L. . . . .	+				
„ <i>micranthus</i> L. . . . .	+	—		+	
„ <i>Moscheutos</i> Willd. . . . .	—	—	+	+	
„ <i>mutabilis</i> L. . . . .	—	—	+	+	
„ <i>obtusifolius</i> L. . . . .	—	—	+	+	
„ <i>ovatus</i> Cav. . . . .	+	—			
„ <i>parifolius</i> Hochst. . . . .	+				
„ <i>pedunculatus</i> Cav. . . . .		—		—	
„ <i>pentacarpus</i> L. . . . .	—	—	+	+	
„ <i>phoeniceus</i> L. . . . .	+	—	+	+	
„ <i>radiatus</i> Cav. . . . .	+	+	—	+	
„ <i>Richardsonii</i> Sivert . . . . .	—	—		+	
„ <i>Rosa sinensis</i> L. . . . .	+	—		+	Vgl. Knuth 3/I, S. 482
„ <i>roseus</i> Thore . . . . .	—	+	—	+	
„ <i>Sabdariffa</i> L. . . . .	+	+	—	+	
„ <i>serratus</i> E. Mey. . . . .	—	+	—	+	
„ <i>speciosus</i> . . . . .	—	—		+	
„ <i>splendens</i> Lodd. . . . .	—	—		+	
„ <i>syriacus</i> L. . . . .	+	—		+	
„ <i>tiliaceus</i> L. . . . .	+	+	—	+	
„ <i>Trionum</i> L. . . . .	—	+	—	+	Knuth, Seite 482
„ <i>unilateralis</i> Cav. . . . .	—	—	+		
„ <i>urens</i> L. . . . .	—	—		+	
„ <i>vesicarius</i> L. . . . .	—	—	+	+	
„ <i>virginicus</i> L. . . . .	—	—	+	+	
„ <i>vitifolius</i> L. . . . .	—	—		+	
„ <i>Trinitatis</i> L. . . . .	+	—	+	+	



## Literaturverzeichnis.

1. Behrens, W. J., Die Nektarien der Blüten. (Flora 1879.)
2. Böhmker, H., Beiträge zur Kenntnis der floralen und extrafloralen Nektarien. (Beihefte zum Bot. Centralblatt. Bd. XXXIII. 1. Abt. 1917. S. 169—247.)
3. Bonnier, G., Les nectaires. (Ann. d. sc. nat. Serie VI. Tome VIII. Paris 1879.)
4. Delpino, F., Funzione Mirmecofila nel Regno Vegetale. (Memorie della R. Accademia delle Scienze dell' Istituto di Bologna. Serie IV: Tome VII. Bologna 1886. S. 215—323 und Serie IV: Tome VIII. Bologna 1887. S. 601—650.)
5. Haberlandt, G., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. (Sitzungsber. d. math.-naturw. Klasse d. Kais. Akad. d. Wiss. Abt. I 1894. S. 489—538. 1895. S. 55—116.)
6. — Physiologische Pflanzenanatomie. 6. Aufl. Leipzig 1924.
7. Hall, Birgerus M., Nectaria florum. (Amoenitates Academiae. Vol. VI. Dissertatio Upsalæ 1762.)
8. Haupt, H., Zur Sekretionsmechanik der extrafloralen Nektarien. Flora 1902. S. 1—14.)
9. Kerner von Marilaun, A., Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste. Innsbruck 1879.
10. Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig 1898.
11. Koernicke, M., Über die extrafloralen Nektarien auf den Laubblättern einiger Hibisceen. (Flora. Festschrift Stahl. Jena 1918.)
12. Kuntze, G., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Malvaceen. (Bot. Centralblatt. Bd. XLV. 1891.)
13. Kurr, J. K., Untersuchung über die Bedeutung der Nektarien in den Blüten. Stuttgart 1833.
14. Meyen, F. J. F., Die Sekretionsorgane der Pflanzen. Berlin 1837.
15. Morini, F., Contributa all' anatomia ed alla fisiologia di nettarii estranuziali. (Memorie della R. Accademia delle Scienze dell' Istituto di Bologna. Serie IV. Tomo VII. Bologna 1886. S. 325—391.)
16. Nieuwenhuis-von Üxküll-Güldenbandt, M., Extraflorale Zuckerausscheidungen und Ameisenschutz. (Annales du jardin botanique de Buitenzorg. Vol. XXI. Leide 1907. S. 195—328.)
17. Poulsen, V. A., Om nogle Trikomer og Nektarier. (Videnskabelige Meddelelser fra Naturh. Forening in Kjöbenhavn 1875. S. 242 ff.)
18. Radtke, F., Anatomisch-physiol. Untersuchungen an Blütennektarien. (Planta. I. Bd. 4. Heft. Berlin 1926. S. 379—418.)
19. Rathay, E., Über extraflorale Nektarien. (Verhandl. d. Zool.-Bot. Ges. Wien 1889. XXXIX. Bd. S. 14—21.)
20. Reinke, J., Beiträge zur Anatomie der an Laubblättern, besonders an den Zähnen derselben vorkommenden Sekretionsorgane. (Jahrb. Pringsh. 10. Bd. 1876. S. 117—178.)
21. Schwendt, E., Zur Kenntnis der extrafloralen Nektarien. (Beihefte zum Bot. Centralbl. Bd. XXLI. 1. Abt. 1907. S. 169—247.)
22. Soleeder, H., Systematische Anatomie der Dikotyledonen. (Stuttgart 1899 und Ergänzungsband 1908.)
23. Stadler, S., Beiträge zur Kenntnis der Nektarien und Biologie der Blüten. Berlin 1886.
24. Warburg, O., Ameisenpflanzen. (Biolog. Centralbl. Bd. XII. 1892. S. 129—142.)

# Zur Kenntnis der Keimungsphysiologie einiger Labiaten und Cruciferen-Samen.

Von  
**Meta Bihlmeier.**

(Mit 1 Abbildung im Text.)

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung . . . . .	83
II. Methodik . . . . .	84
III. Versuche:	
A. Labiatae . . . . .	85
<i>Elsholtzia Patrini</i> . . . . .	86
<i>Teucrium Botrys</i> . . . . .	86
<i>Lophanthus anisatus</i> . . . . .	87
<i>Sideritis montana</i> . . . . .	87
<i>Leonurus cardiaca</i> . . . . .	88
<i>Leonurus tataricus</i> . . . . .	88
<i>Stachys silvatica</i> . . . . .	89
B. Cruciferae . . . . .	89
<i>Barbarea vulgaris</i> . . . . .	89
<i>Berteroa incana</i> . . . . .	90
<i>Sisymbrium Loeselii</i> . . . . .	90
<i>Sisymbrium strictissimum</i> . . . . .	91
IV. Vergleich der untersuchten Samen . . . . .	91
V. Zusammenfassung der Ergebnisse . . . . .	95
VI. Literaturverzeichnis . . . . .	96

### I. Einleitung.

Die Anzahl der in ihrem keimungsphysiologischen Verhalten bekannten Samen ist eine relativ noch geringe. Bei zahlreichen Samen, auch der gewöhnlichsten Pflanzen, ist oft über das Temperatureausmaß, welches die Keimung zuläßt, die Frage, ob die Samen lichtempfindlich sind oder nicht, vor allem wenn Temperatur- und Nachreifbedingungen wechseln, nichts bekannt. Es wird eines umfangreichen Studiums bedürfen, um diese Lücken zu schließen und auf Grund erweiterter Erkenntnisse allgemeine Schlußfolgerungen abzuleiten.

Hier soll auf das Verhalten einiger, bisher nicht oder ungenügend untersuchter Samen eingegangen werden. Es wurden für eine Anzahl Labiaten und Cruciferen die Kardinalpunkte der Temperatur bei der Keimung, die Lichtempfindlichkeit und der Einfluß der Nachreife und des Samenalters untersucht. Anhangsweise wurden auch dem Einfluß der Vorquellung noch einige Versuche gewidmet.

## II. Methodik.

Die Methodik war folgende: Die Versuche wurden in drei Rodewaldschen Keimapparaten in den physiologischen Dunkelzimmern des botanischen Institutes ausgeführt, und zwar die Optimum- und Maximumbestimmungen im Bereiche von 14—45°. Die übrigen Versuche bei 28°, d. h. dem Optimum der Mehrzahl der verwendeten Samen. Zur Minimumbestimmung mußte ein anderer Weg eingeschlagen werden. Für die Temperaturen von 11—14° wurden die Schalen direkt in ein Dunkelzimmer im Keller geschoß gestellt. Die wechselnden Temperaturen aufeinanderfolgender Perioden wurden dabei ausgenützt, durch ein Minimum-Maximumthermometer aber kontrolliert, daß die Temperatur während der Dauer eines Versuches nicht mehr als  $\frac{1}{2}^{\circ}$  schwankte. Temperaturen unter 11° wurden in einem Bleicheimer mit doppelter Wand und doppeltem Boden dadurch erzielt, daß er in den Brunnentrog im Botanischen Garten gestellt und nun dauernd fließendes Wasser durchgeleitet wurde. So war konstante Temperatur gesichert. Den Abschluß dieses Apparates nach oben bildete eine Glasscheibe, durch die ein kleines Thermometer beobachtet werden konnte. Alle Thermometer wurden von Zeit zu Zeit mit dem Normalthermometer verglichen, so daß sich alle Temperaturangaben darauf beziehen.

Die Belichtung war bei den Versuchen, die in den Keimapparaten ausgeführt wurden, Dauerbelichtung mit 60 Watt-Osram-Lampen in einer Entfernung, die 100 MK ergab. Bei den Versuchen im Brunnen, also den Minimumbestimmungen, mußte diffuses Tageslicht benutzt werden. Der Lichtwechsel konnte jedoch unberücksichtigt bleiben, weil andere Versuche zeigten, daß bei den vorliegenden lichtempfindlichen Samen die Belichtung während eines Tages schon genügt, die Keimung voll auszulösen. Bei den Samen, die sich dem Licht gegenüber indifferent verhalten, ist es gleichgültig, und nur bei dem im Licht gehemmten Samen (siehe Tabelle II) dürfte der Wechsel von Bedeutung sein, da durch die Dunkelheit die tagsüber gehemmten Samen nachkeimen könnten. Nun ist aber in den vorliegenden Fällen die Hemmung so gering, daß dieser Faktor ebenfalls vernachlässigt werden konnte.

Neben den Versuchen im Licht wurden ebensoviele Versuche im Dunkeln ausgeführt, indem die eine Hälfte der Schalen direkt dem Lichte ausgesetzt wurde, die andere Hälfte daneben in lichtdichte Büchsen, die noch mit einem schwarzen Tuch überdeckt waren, gestellt wurde.

Die Samen kamen zu je 100 in Glasschälchen (Durchmesser 3,5 cm, Höhe 2,5 cm, Höhe der Deckel 1 cm). Zum Anfeuchten des säurefreien Filtrierpapierses in 4facher Lage wurden nach Vorversuchen 1,2 ccm destilliertes Wasser als geeignet gefunden.

Das Einlegen erfolgte bei schwachem rotem Licht; Kontrollversuche zeigten, daß diese geringe Lichtmenge die Versuchsergebnisse nicht beeinträchtigte. Beim Einlegen wurde ferner darauf geachtet, daß die Samen möglichst gleichmäßig im Keimbett verteilt waren. Wurden auf das Filtrierpapier in Petrischalen Quadrate mit 3, 2 und 1 cm Kantenlänge gezeichnet und in jedem 100 Samen von *Elsholtzia Patrini* verteilt, so wurden in den Quadraten mit 9 qcm, wo die einzelnen Samen sich nicht berührten, ein besseres Resultat erhalten (69,75 %) als wenn nur 4 qcm (64,25 %) bzw. 1 qcm Raum (54,25 %) zur Verfügung standen.

Vorversuche ergaben, daß die zu untersuchenden Samen rasch keimen, so daß die Versuchsdauer auf 5 Tage, bei Schnellkeimern (*Elsholtzia Patrini* und *Berteroa incana*) auf 60 Stunden beschränkt werden konnte. Die innerhalb dieser Zeit erreichten Keimprozentage werden als Keimkraft bezeichnet. Zumeist und bei der Optimumbestimmung war es unbedingt nötig, auch die Keimenergie zu berücksichtigen, d. h. die Geschwindigkeit, mit der die Samen an aufeinanderfolgenden Tagen keimen.

Die Notwendigkeit dieser Bestimmung zeigt z. B. *Elsholtzia Patrini*. Gut nachgereifte Samen erreichten die volle Keimkraft von 96—100 % bei Dauerbelichtung mit 100 MK bei 28° und 25° in 48 Stunden, bei 22° und 31° in 60 Stunden und bei 16° in 72 Stunden.

Die Versuche wurden folgendermaßen ausgeführt: am 1., 2., 3. und 5. Tag bzw. nach 12, 24, 36 und 60 Stunden wurde je eine Schale aus dem Licht und Dunkeln genommen und ausgezählt; aber nicht mehr zurückgestellt, um Licht- und Temperaturunterschiede auszuschalten. Auf diese Weise wurden die einzelnen Grade durchprobiert. Die kritischen Versuche um die Kardinalpunkte wurden so wiederholt, daß jeden Tag je 4 Schalen entnommen wurden.

Als Optimum wird der Grad angenommen, bei dem die größte Keimkraft bei größter Keimenergie erreicht wird. Als Beispiel sind in Tabelle I die Werte von *Elsholtzia Patrini* für 27° und 28° angeführt. Es folgt daraus, daß 28° das Optimum ist. Minimum und Maximum geben die Grade an, bei denen in derselben Zeit eben noch Keimungen ausgelöst werden, d. h. nach Überschreiten dieser Grenzen erfolgt keine Keimung mehr.

Das Samenmaterial entstammte dem Botanischen Garten in Tübingen.

### III. Versuche.

#### A. Labiatae.

Aus der großen Zahl von Gattungen wurden diejenigen herausgewählt, die bei Vorversuchen in kurzer Zeit hohe Keimprozentage aufwiesen und so für Keimungsversuche in Betracht

kommen könnten. Im folgenden werden die Ergebnisse der Keimversuche der einzelnen Samen angeführt.

Tabelle I.

**Keimenergie der Samen von *Elssholtzia Patrini* vom 2. 9. 1925.**  
Dauerbelichtung mit 100 MK.

Temperatur	12 Std.		24 Std.		36 Std.		60 Std.	
	Licht	Dunkel	Licht	Dunkel	Licht	Dunkel	Licht	Dunkel
	in Prozent							
28°	0	0	23,0	5,0	93,0	16,25	98,0	17,5
27°	0	0	13,5	1,5	89,25	14,0	96,0	13,75

*Elssholtzia Patrini* Garcke.

Material: Sorte I vom 29. August 1924,  
 „ II „ 2. September 1925,  
 „ III „ 3. September 1926.

Das Minimum wurde im Licht bei 9°, im Dunkeln bei 11°, das Maximum im Licht bei 38°, im Dunkeln bei 37° und das Optimum in beiden Fällen bei 28° gefunden. Die Keimkraft in 60 Stunden betrug im Licht 98,25 %, im Dunkeln 17,5 % (siehe Tabelle II). Die Samen von *Elssholtzia Patrini* erfahren also durch Licht starke Förderung. Die Unterschiede der Minima und Maxima im Dunkeln und im Licht lassen sich dadurch erklären, daß sich zwei Faktoren summieren, nämlich die Schädigung durch zu hohe bzw. zu niedrige Temperatur einerseits und die Schädigung durch Dunkelheit andererseits.

Bei diesen Untersuchungen wurde gut nachgereiftes ( $\frac{1}{2}$  Jahr altes) Material verwendet. Aber auch schon frisches Material zeigte die starke Lichtempfindlichkeit. So keimten frisch gernetete und sofort ausgelegte Samen im Licht zu 75 %, im Dunkeln zu 11 %; die Samen waren also nur wenig nachreifefebefürftig. Nach  $1\frac{1}{2}$  Monaten keimten im Licht 88,5 %, im Dunkeln 13 %.

Mit zunehmendem Samenalter nahm die Keimkraft ab, während die starke Lichtempfindlichkeit zum Teil verloren ging. 1 Jahr alte Samen der Sorte II keimten im Licht nur noch zu 87 %, im Dunkeln aber zu 31 %. Sorte I vermochte nach 2 Jahren im Licht nur noch zu 42 %, im Dunkeln zu 13 % zu keimen. Nach weiteren 8 Monaten im Licht nur noch zu 20 %, im Dunkeln zu 2 %.

*Teucrium Botrys* L.

Material: Sorte I vom 6. September 1924,  
 „ II „ 27. Oktober 1925,  
 „ III „ 6. September 1926.

Das Minimum lag im Licht und Dunkel übereinstimmend bei 12°, das Maximum im Licht bei 40°, im Dunkeln bei 41°. Das Optimum stimmte im Licht und Dunkeln überein, es lag bei 28°. Die Keimkraft in 5 Tagen ist dabei im Licht 70 %, im Dunkeln 49 %, also leichte Förderung durch das Licht.

Deutlicher ist diese Förderung wiederum bei frisch geerntetem und sofort ausgelegtem Samen; im Licht keimten 12 %, im Dunkeln 6 %, nach 2 Monaten im Licht 41,75 %, im Dunkeln 21,75 %, nach 3 Monaten im Licht 55 %, im Dunkeln 29 %. Die Nachreife vollzieht sich hier viel langsamer als bei *Elsholtzia Patrini*, doch ist sie in einem halben Jahre beendet.

Mit zunehmendem Samenalter nimmt die Keimkraft nicht so schnell ab, doch steigen anfangs noch die Dunkelkeimungen, so daß nach 1 Jahr das Verhalten im Licht und Dunkeln annähernd dasselbe ist (50 % bei der Sorte II). 2 Jahre altes Material keimte im Licht zu 30,25 %, im Dunkeln zu 29,5 %. Im Verlauf eines weiteren halben Jahres traten keine wesentlichen Veränderungen mehr ein.

Meine Untersuchungen weichen von denen Kinzels sehr wesentlich ab. Kinzel sagt (Frost und Licht 1913, S. 86): „Wurde nicht durchgefrorenes Saatgut angewandt, so keimte auch im Licht während 2 Jahren kein Same. Die nach dieser Zeit nur 1 Monat (in Wasser eingesenkt) gelindem Frost ausgesetzten Dunkelkulturen keimten aber ohne Belichtung bis zu 35 %, und nach später erfolgter Belichtung noch etwas mehr, während die keiner Abkühlung ausgesetzten Lichtkulturen auch weiterhin ohne Keimung verblieben.“

Meine Samen vermochten dagegen ohne Frostwirkung (sie wurden schon am 6. September geerntet und die älteren Samen waren frostfrei gelagert), ja sogar schon in frischem Zustande teilweise zu keimen.

#### *Lophanthus anisatus* Benth.

Material stand nur vom 10. Oktober 1925 zur Verfügung, so daß alle Versuche damit ausgeführt wurden.

Das Minimum fand sich im Licht und Dunkel bei 12°, das Maximum im Licht bei 39°, im Dunkeln bei 35°, das Optimum im Licht und Dunkeln bei 27°. Dabei betrug die Keimkraft in 5 Tagen im Licht 68 %, im Dunkeln 5 %. Die Förderung durch Licht ist also beträchtlich. Der Grund für das Auseinanderweichen der Maxima im Licht und Dunkeln dürfte derselbe sein wie bei *Elsholtzia Patrini*.

#### *Sideritis montana* L.

Material: Sorte I vom 3. Oktober 1924,  
„ II „ 2. September 1925,  
„ III „ 3. September 1926.

Das Minimum war im Licht und Dunkel bei 12°, das Maximum im Licht bei 40°, im Dunkeln bei 41°, das Optimum in

Auch frisch geerntete Samen zeigten diese Förderung durch Dunkelheit; sie keimten im Licht zu 15 %, im Dunkeln zu 29,5 %. Nach einem halben Jahr war die Nachreife beendet.

Die Keimkraft ging allmählich verloren; im ersten Jahre langsam; nach 2 Jahren aber keimten im Licht nur noch 16,5 %, im Dunkeln 21,5 %, nach einem weiteren halben Jahr im Licht 14,25 %, im Dunkeln 17,25 %.

*Stachys silvatica.*

Material: Sorte I vom 18. Juli 1924,  
 „ II „ 30. Juli 1925,  
 „ III „ 4. August 1926.

Diese Samen sollen nach K i n z e l erst nach starker Frostwirkung und bei starker Belichtung keimen. Es wurde nun versucht, allein schon durch Anstechen, Einpumpen von Wasser, verschiedene Substrate (Säure und Basen in verschiedenen Konzentrationen und Nährlösungen) die Samen zur Keimung zu bringen, aber ohne Erfolg, sowohl bei alten als auch bei neuen Samen. Erst durch Abschneiden der Spitze keimten im Licht 20 %; im Dunkeln 10 %.

Das legte die Annahme nahe, daß das Würzelchen die harte Schale des nicht verletzten Samens nicht zu durchbrechen vermag, d. h. das Würzelchen ist mechanisch gehemmt. Die Frostwirkung könnte dann möglicherweise einen Einfluß auf die Schale haben, eine Annahme, wie sie K i n z e l bei *Sambucus nigra* (1908, S. 642) gemacht hat, während er bei dünnchaligen Samen nur eine Kältewirkung auf das Sameninnere annimmt. Auch B a a r sagte, daß in der Natur die Samenschale durch Frost gesprengt werden kann.

Unter diesen Umständen wurde von einer Bestimmung der Kardinalpunkte Abstand genommen. Auffallend ist aber, daß *Stachys annua*, also eine Art derselben Gattung, ohne Frostwirkung ganz normal keimte (bei 28° im Licht 40 %, im Dunkeln 19,5 %). Aus Materialmangel wurden weitere Versuche damit nicht ausgeführt.

B. *Cruciferae.*

Wie bei den *Labiatæ* wurden auch bei den *Cruciferae* gut und schnell keimende Samen zur näheren Untersuchung gewählt.

*Barbarea vulgaris* R. Br.

Material: Sorte I vom 7. August 1924,  
 „ II „ 5. „ 1925,  
 „ III „ 4. „ 1926,

Das Minimum lag im Licht und Dunkeln bei 12° das Maximum bei 38°, das Optimum ebenfalls im Licht und Dunkeln übereinstimmend bei 29°. Die Keimkraft im Licht betrug 90 %,

im Dunkeln 20 %. Die Förderung durch Licht war also sehr groß.

Die frischen Samen erwiesen sich als stark nachreifebedürftig; aus grünen Schoten waren sie überhaupt nicht keimfähig, aus reifen nur zu 1 % im Licht, im Dunkeln zu 0 %. Nach 3 Wochen vermochten 7 % im Licht zu keimen, während im Dunkeln immer noch keine Keimungen auftraten und erst nach 2 Monaten keimten 1 % gegenüber 40 % im Licht. Nach 3 Monaten vermochten im Dunkeln 10 % zu keimen, im Licht dagegen 58 %. Nach einem halben Jahre war die volle Keimkraft erreicht.

Die Lichtempfindlichkeit und die Keimfähigkeit gingen nur langsam verloren, so daß nach 2 Jahren im Licht noch 52 %, im Dunkeln 24,5 % keimten.

*Berteroa incana* DC.

Material: Sorte I vom 14. November 1924,  
 „ II „ 31. August 1925,  
 „ III „ 8. September 1926.

Das Minimum zeigte sich bei 8°, das Maximum bei 39° und das Optimum bei 28°. Bei allen im Licht und Dunkeln gleich. Die Grenzen, innerhalb deren Keimungen auftreten, sind hier weiter als bei den bisher untersuchten Samen. Die Keimkraft erreichte im Licht 93 %, im Dunkeln 75 %; die Förderung durch Licht ist also nur gering.

Diese Förderung durch Licht zeigte sich auch schon bei frischem Material. So keimten reife sofort eingelegte Samen im Licht zu 27 %, im Dunkeln zu 18 %. Nach 3 Wochen im Licht schon zu 83,5 %, im Dunkeln zu 69 %. Die Nachreife war sehr rasch, schon innerhalb eines Monats beendet.

Auf der anderen Seite ging die Keimkraft sehr rasch verloren. Nach 1 Jahr keimten im Licht 76,2 %, im Dunkeln 63,1 %. Nach 2 Jahren aber vermochten im Licht nur noch 3 %, im Dunkeln nur 2 % zu keimen.

*Sisymbrium Loeselii* L.

Material: Sorte I vom 7. August 1924,  
 „ II „ 2. Juni 1925,  
 „ III „ 22. Juli 1926.

Das Minimum ließ sich bei 9°, das Maximum bei 37° und das Optimum bei 27°, jeweils im Licht und Dunkel übereinstimmend, festlegen. Die Keimkraft erreichte im Licht 62,25 %, im Dunkeln 38,5 %. Die Förderung durch Licht war also auch nicht besonders stark.

Die Nachreife verlief anfangs langsam; frisch geerntete Samen keimten nur zu 2 % im Licht, zu 1 % im Dunkeln; 3 Wochen alte im Licht zu 12 %, im Dunkeln zu 3 %. Nach 2 Monaten ist die volle Nachreife erreicht.



Im ersten Jahr nahm die Keimkraft kaum ab; nach 1 Jahr keimten im Licht noch 59 %, im Dunkeln 26,5 %; nach 2 Jahren im Licht aber nur noch zu 21,75 %, im Dunkeln zu 8,75 %.

*Sisymbrium strictissimum* L.

Material: Sorte I vom 1. August 1925,  
„ II „ 3. November 1926.

Die Kardinalpunkte lagen im Licht und Dunkeln gleich: das Minimum bei 12°, das Maximum bei 37° und das Optimum bei 27°. Mit Ausnahme des Minimums ist also Übereinstimmung mit *Sisymbrium Loeselii*. Auch die Keimkraft war nahezu dieselbe, 62 % im Licht, 48 % im Dunkeln.

Auch frisch geerntete Samen verhielten sich bei den beiden Arten gleich. Samen aus grünen Schoten von *Sisymbrium strictissimum* keimten überhaupt nicht, aus reifen Schoten ebenfalls nur zu 2 % im Licht und zu 1 % im Dunkeln. Nach 6 Wochen vermochten im Licht 21 %, im Dunkeln 3,5 % zu keimen. Nach 2 Monaten jedoch war die Nachreife ebenfalls zu Ende.

Innerhalb des ersten Jahres veränderte sich die Keimkraft auch kaum. 2 Jahre altes Material fehlte, aber bei der großen Übereinstimmung mit *Sisymbrium Loeselii* dürfte hier wohl dasselbe gelten.

#### IV. Vergleich der untersuchten Samen.

Die Ergebnisse über die Kardinalpunkte der Temperatur bei den untersuchten Samen sind in Tab. II zusammengestellt. Auffallend ist, welche große Übereinstimmung zwischen zwei systematisch ganz verschiedenen Familien besteht, besonders beim Optimum, das zwischen 27 und 29° vorwiegend bei 27 und 28° liegt. Das Minimum ist zwischen 8 und 13°, meist bei 12°, das Maximum zwischen 35 und 41°, meist bei 37°. Das Optimum ist im Licht und Dunkeln stets bei derselben Temperatur, während Minimum und Maximum bei den lichtempfindlichen Samen Unterschiede zeigen: die Grenzen, innerhalb welchen Keimungen auftreten, sind größer im Licht als im Dunkeln, weil hier zu der Schädigung der zu hohen bzw. zu niedrigen Temperatur noch die durch die Dunkelheit kommt.

Bei den untersuchten *Labiales* fanden sich neben mehr oder weniger stark lichtgeförderten Samen auch solche, die im Dunkeln nicht gefördert werden bzw. sich dem Licht und Dunkeln gegenüber nahezu gleich verhalten. Unter den untersuchten *Cruciferae* fanden sich nur Samen, die im Licht gefördert wurden. Doch ist die untersuchte Zahl nicht genügend, um eine allgemeine Gültigkeit für diese zwei Familien aufzustellen.

Die Nachreife war bei den einzelnen Samen verschieden, und es war nur insoweit Übereinstimmung, als sie bei allen Samen nach einem halben Jahr vollendet war. Neben Samen, die frisch

Tabelle II.  
Zusammenstellung der gefundenen Kardinalpunkte der Temperatur.

	Förderung		Minimum		Optimum		Maximum		Optimale Keimkraft	
	Licht	Dunkel	Licht	Dunkel	Licht	Dunkel	Licht	Dunkel	Licht	Dunkel
<i>Labiatae</i>	80,75	---	9	11	28	28	38	37	98,25	17,5 in 60 Std.
"	21	---	12	12	28	28	40	41	70	49 " 5 Tge.
"	63	---	12	12	27	27	39	35	68	5 " 5 "
"	---	---	12	12	27	27	40	41	82	80 " 5 "
"	22,25	---	13	13	27	27	38	38	62,75	85 " 5 "
"	---	---	12	12	27	27	37	37	68	70 " 5 "
<i>Cruciferae</i>	70	---	12	12	29	29	38	38	90	20 " 5 "
"	18	---	8	8	28	28	39	39	93	75 " 60 Std.
"	23,75	---	9	9	27	27	37	37	62,25	38,5 " 5 Tge.
"	14	---	12	12	27	27	37	37	62,0	48,0 " 5 "

ein hohes Keimprozent aufweisen, finden sich überhaupt nicht bzw. nur zu wenig Prozenten keimendigkeit, mit der die Nachreife verläuft, ist also

verschieden verhält sich die Keimkraft. Während man sich schon innerhalb eines Jahres eine Abnahme machte, keimten andere nach 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Jahren noch mit demselben Keimkraft wie gut nachgereifte Samen. Die Keimkraft, mit der die Keimkraft abnimmt, ist also auch

Übereinstimmend mit sonstigen Ergebnissen zeigte daß die starke Lichtempfindlichkeit sich im Laufe der

Zeit ist noch, daß diejenigen Samen, die sehr rasch keimten, ihre Keimkraft auch rasch wieder verloren (z. B. *Barbarea vulgaris*, *Sisymbrium Loeselii*), umgekehrt, daß die Samen, die langsam keimten, ihre Keimkraft langsam verloren (*Barbarea vulgaris*). Doch ist die Zahl der untersuchten Samen noch nicht aus ihnen auf einen direkten Zusammenhang zwischen Keimkraft und Verlust der Keimkraft zu schließen.

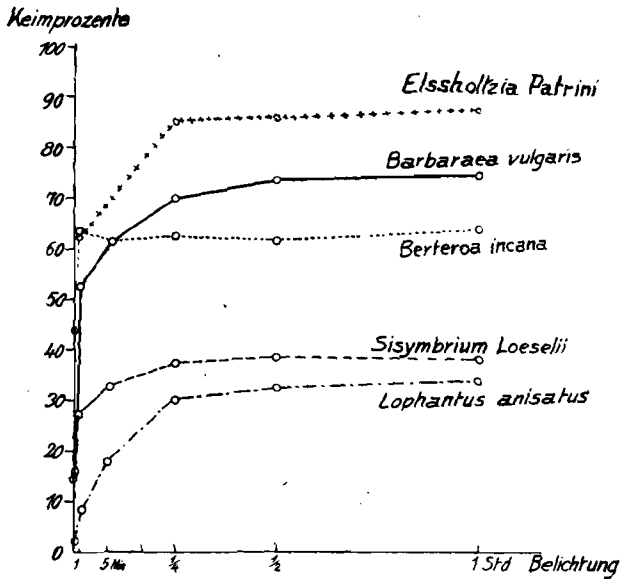
Es lassen sich nun die Ergebnisse zur Lösung keimungsphysiologischer Probleme verwenden?

Man untersuchte Samen scheidet zu Lichtkeimversuchen in aus, da sie im Dunkeln gefördert werden bzw. sich im Licht und Dunkel gegenüber gleich verhalten. Für die anderen wurde untersucht, nach wie viel Stunden Vorquellung im Dunkeln eine Belichtung von 1/4 Stunde mit 100 MK das größte Keimprozent erzielen kann. Dieser Zeitpunkt zeigte sich bei den untersuchten Samen verschieden:

bei	Elsholtzia Patrini	Teucrium Botrys	Lophanthus anisatus	Barbarea vulgaris	Berberoa incana	Sisymbrium Loeselii	Sisymbrium strictissimum
	nach 16 Stunden,	20	12	21	19	12	38

Weiterhin wurde die Lichtempfindlichkeit dieser Samen untersucht. Es zeigte sich aber (s. Tab. III und Figur), daß die Samen von *Lophanthus anisatus* und *Sisymbrium Loeselii* wenig auf minimale Belichtungen reagieren und daß die Samen von *Berberoa incana* zu viel Keimungen im Dunkeln zeigen.

So kommen als gutes Versuchsmaterial nur die Samen von *Elsholtzia Patrini* und *Barbarea vulgaris* in Betracht; einmal weil sie im nachgereiften Zustande sehr stark lichtgefördert sind, und einmal schon auf minimale Belichtungszeiten reagieren. Die Samen von *Berberoa incana* sind so empfindlich, daß sie sehr rasch keimen, so daß die Versuchsdauer auf ein Minimum beschränkt werden kann.



Lichtempfindlichkeit der untersuchten Samen.

Tabelle III.

**Lichtempfindlichkeit der untersuchten Samen.**

Lichtintensität 100 MK. Temperatur 28°.

Vorquellung optimal. Nachwirkungszeit 48 Stunden.

Mittelwerte aus je 4 × 100 Samen.

Datum 1926	Vor- quel- lung in Std.	Material	unbel.	1 Sec.	1 Min.	5 Min.	1/4 Std.	1/2 Std.	1 Std.
			in Prozent						
2. 11.	21	<i>Barbaraea vulgaris</i> vom 5. 8. 1925 .	15,0	32,25	52,75	61,75	70,0	74,0	74,5
2. 11.	19	<i>Berteroa incana</i> vom 31. 8. 1925	43,75	57,5	63,5	61,5	63,0	62,0	64,0
7. 11.	12	<i>Sisymbrium Loeselii</i> vom 2. 6. 1925 . . . . .	15,75	26,75	27,75	33,0	37,75	38,75	38,0
7. 11.	12	<i>Lophantus anisatus</i> vom 10. 10. 1925 . . . . .	1,5	4,0	8,5	18,0	30,25	33,0	34,0
27. 11.	16	<i>Elsholtzia Patrini</i> vom 3. 9. 1926 .	16,0	22,0	62,25	—	85,5	85,75	87,75

## V. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die Kardinalpunkte der untersuchten *Labiatae* und *Cruciferae* zeigen viel Übereinstimmung. Das Minimum liegt zwischen 8 und 13°, bei den meisten Samen bei 12°. Optima finden sich bei 27, 28 und 29°, vorwiegend bei 27 und 28°; Maxima zwischen 35 und 41°, doch vorwiegend bei 37° (s. Tab. II).

Die Optima zeigen im Licht und Dunkel überall Übereinstimmung, während die Minima und Maxima im Licht und Dunkeln bei den stark lichtgeförderten Samen Unterschiede zeigen (s. Tab. II).

Die Nachreifezeit der einzelnen Arten ist sehr verschieden, und auch die Keimkraft geht verschieden rasch verloren (S. 6).

Ob ein Zusammenhang zwischen der Nachreifezeit und dem Verlust der Keimkraft besteht, konnte noch nicht festgestellt werden (S. 7).

Die Lichtempfindlichkeit und die Zeit optimaler Vorquellung ist bei den untersuchten Samen ebenfalls stark verschieden. Obligate Licht- bzw. Dunkelkeimer fanden sich unter den untersuchten Samen nicht (S. 8).

T ü b i n g e n , Botanisches Institut  
im November 1927.

## Literaturverzeichnis.

- B a a r , H., Einfluß des Lichtes auf die Samenkeimung. (Sitz.-Ber. d. K. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Klasse. Bd. 121. 1912. Ab. I.)
- B e c k e r , H., Über die Keimung verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies. (Beihefte zum Bot. Centralbl. 1913. Bd. 29. Abt. I.)
- B e n e c k e - J o s t , Pflanzenphysiologie. 1923.
- G a b n e r , G., Über die Keimungsbedingungen einiger südamerikanischen Gramineensamen I und II. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 28. 1910.)
- Untersuchungen über die Wirkung des Lichtes und des Temperaturwechsels auf die Keimung von *Chloris ciliata*. (Jahrb. d. Hamb. wissenschaftl. Anstalt. Bd. 29. 1911. 3. Beiheft. Arbeiten des Bot. Staatsinstitutes.)
- H a a c k , Die Prüfung des Kiefernensamens. (Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen. Bd. 44. 1912.)
- H e i n r i c h e r , E., Die Samenkeimung und das Licht (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 17. 1908.)
- K i n z e l , W., Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. 1913.
- Die Wirkung des Lichtes auf die Keimung. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 26 a. 1908.)
- K u h n , E., Neue Beiträge zur Kenntnis der Keimung von *Phacelia tanacetifolia* Benth. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 33. 1915.)

- 96 Bihlmeier, Keimungsphysiologie einiger Labiaten- u. Cruciferen-Samen.
- Lehmann, E., Neuere Untersuchungen über Lichtkeimung. Sammelreferat.  
(Zeitschr. f. Bot. Bd. I. 1909.)
- Temperatur und Temperaturwechsel auf die Keimung lichtempfindlicher Samen. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 29. 1911.)
- Über die Beeinflussung der Keimung lichtempfindlicher Samen durch die Temperatur. (Zeitschr. f. Bot. Bd. 4. 1912.)
- Lichtkeimungsfragen. (Zeitschr. f. Bot. Bd. 7. 1915.)
- Nieser, O., Beiträge zur Keimungsphysiologie von *Anthoxanthum Puelii*, *Festuca ovina* und *Aera flexuosa*. (Bot. Archiv. Bd. 6. 1924.)
- Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. 1904.
- Sattler, E., Beiträge zur Lebensgeschichte der Tomatenpflanze. (Beihefte zum Bot. Centralblatt. 1912.)

# Morphologie und Physiologie des Algenstärkekornes.

Von  
Viktor Czurda.

(Mit 22 Abbildungen im Text.)

## Inhalt.

	Seite
I. Einleitung . . . . .	99
<b>Erster Teil. Das Stärke Korn.</b>	
II. Zur Charakterisierung der Stärkekörner im all- gemeinen: Stärkekörner der höheren Pflanzen.	
1. Was bezeichnen wir als Stärke? . . . . .	101
2. Die äußere Gestalt in Abhängigkeit von der Wachstumsart und den räumlichen Verhältnissen . . . . .	102
3. Innenstruktur . . . . .	104
a) Beobachtung im durchfallenden Licht . . . . .	104
b) Ultramikroskopische Beobachtung . . . . .	105
c) Beobachtung im polarisierten und Röntgenlicht . . . . .	106
4. Sonstige physikalische Erscheinungen . . . . .	111
a) „Löslichkeit“ der Stärkekörner . . . . .	111
b) Ihre Färbbarkeit durch Farbstoffeinlagerung . . . . .	113
c) Jodreaktion . . . . .	113
5. Zur Chemie der Stärkesubstanz . . . . .	115
a) Kolloidchemische Erscheinungen . . . . .	115
b) Chemische Beschaffenheit der Stärkekornsubstanz . . . . .	118
III. Zur Kenntnis des Algenstärkekornes . . . . .	127
1. Über das Vorkommen kristallinischer Reservestoffe bei Algen . . . . .	127
2. Die Chlorophyceen . . . . .	133
A. Ökologie der Stärkeablagerung . . . . .	133
Zur Kenntnis der Morphologie des Pyrenoides . . . . .	135
a) Bemerkungen über das Pyrenoid im allgemeinen . . . . .	135
b) Bemerkungen über die Untersuchungsmethoden und deren Ergebnisse . . . . .	136
c) Die Gestalt des lebenden Pyrenoides . . . . .	142
d) Die Innenstruktur des lebenden Pyrenoides . . . . .	152
e) Über die Größe der Pyrenoide . . . . .	154
f) Verhalten des lebenden Pyrenoides gegen grobe physika- lische und chemische Eingriffe . . . . .	159

g) Verhalten des denaturierten Pyrenoides . . . . .	162
h) Die Vermehrung der Pyrenoide . . . . .	163
i) Zusammenfassung . . . . .	174
B. Morphologie und Struktur der Chlorophyceenstärkekörner . . . . .	175
a) Die Pyrenoidstärke . . . . .	175
b) Die Stromastärke . . . . .	189
C. Über die Entstehungsbedingungen von Pyrenoid- und Stromastärke und über die Funktion des Pyrenoides . . . . .	191
D. Physikalisches und chemisches Verhalten von Pyrenoid- und Stromastärke . . . . .	198
Siphonalen mit abweichendem Verhalten bei der Stärkeabscheidung . . . . .	198
A. Über die Stärkeablagerung in der Zelle gewisser Siphonalen . . . . .	198
B. Das morphologische, physikalische und chemische Verhalten der Stärke gewisser Siphonalen . . . . .	201
Chlorophyllfreie Organismen aus der Gruppe der Grünalgen . . . . .	202
3. Rhodophyceen (Florideen) . . . . .	204
A. Ökologie der Rhodophyceenstärke . . . . .	204
B. Das morphologische, physikalische und chemische Verhalten der Rhodophyceenstärke . . . . .	207
4. Eugleninen . . . . .	210
A. Über die Paramylonablagerung in der Zelle . . . . .	211
B. Das morphologische, physikalische und chemische Verhalten des Paramylons . . . . .	212
5. Cryptomonaden und Peridineen . . . . .	215

**Zweiter Teil. Der Auf- und Abbau des Stärkekornes.**

IV. Über die Abgrenzung des Stärke-Auf- und Abbaues . . . . .	218
V. Der Stärkeaufbau . . . . .	219
1. Zum Chemismus . . . . .	219
a) Über die Erforschungsmöglichkeiten . . . . .	219
b) Die analytisch-chemischen Untersuchungen und deren Ergebnisse . . . . .	220
Allgemeine Bemerkungen . . . . .	220
Die Untersuchungen an Chlorophyceen . . . . .	221
Die Untersuchungen an anderen Algen . . . . .	222
c) Die physiologisch-chemischen Untersuchungen und deren Ergebnisse . . . . .	224
Allgemeine Bemerkungen . . . . .	225
Dunkelversuche . . . . .	225
Lichtversuche mit Kohlensäureausschluß . . . . .	226
Über die Darbietung der Versuchsstoffe . . . . .	233
Über den Nachweis von Stärkebildung . . . . .	235
Über die Eignung der beiden Versuchsanordnungen . . . . .	238
Ergebnisse . . . . .	243
2. Zur Physiologie des Stärkeaufbaues . . . . .	250
VI. Zum Chemismus und zur Physiologie des Stärkeabbaues . . . . .	252
VII. Literaturverzeichnis . . . . .	254



## I. Einleitung.

Im folgenden wird versucht, durch Zusammentragen der Literatur über die Morphologie und Chemie des Algen-Stärkekornes und seines Auf- und Abbaues ein möglichst geschlossenes Bild unserer gegenwärtigen Kenntnisse zu entwerfen. Schon bei flüchtiger Kenntnis der Algenliteratur wird es niemanden wundern, daß ein Abschluß nach keiner Richtung hin erreicht werden konnte. Es kommt daher dieser Zusammenstellung nur der Charakter eines Arbeitsprogrammes zu, in dem durch möglichst kritische Sichtung der Literaturangaben und der daran geknüpften Vorstellungen das Sichere vom Unsicheren nach den derzeitigen Kenntnissen abgehoben wird, um kommende Untersuchungen in bestimmtere Bahnen zu lenken. Es kann nicht anders sein, als daß sich vielfach große Lücken finden, zu deren Ausfüllung noch viele Untersuchungen notwendig sind. Einzelnes erfuhr durch eigene Untersuchungen und Nachprüfungen eine gewisse Ergänzung. Vornehmlich geschah dies bei den Grünalgen dort, wo auf Grund der Literaturangaben keine hinreichende Klärung der Widersprüche erreicht werden konnte. Sehr vieles harrt aber erst der Nachuntersuchung bzw. der Ergänzung und konnte zur Zeit nur durch hypothetische Vorstellungen überbrückt werden.

Zur Ausfüllung solcher Lücken wurde bei den Grünalgen in ausgiebiger Weise zu Tatsachen gegriffen, die von höheren Pflanzen bekanntgeworden sind. Dies glaubte ich tun zu dürfen, weil in vielfacher Weise Übereinstimmung zwischen diesen beiden Organismengruppen besteht. So mußte schon in einem vorausgeschickten Abschnitt, in dem eine Charakterisierung des zu behandelnden Stoffes gegeben werden sollte, auf die Ergebnisse der Untersuchungen höherer Pflanzen Bezug genommen werden, weil nur über deren Stärkesubstanz entsprechend eingehende Beobachtungen vorliegen. Bei der Abfassung dieses Abschnittes habe ich mich mehr oder weniger eng an die zusammenfassenden Darstellungen der einzelnen Teilgebiete angelehnt (A. Meyer 1895, Ambron und Frey 1926, H. Pringsheim 1923, 1925, Karrer 1925). Die jüngst erschienene Darstellung der Kolloidchemie der Stärke von S a m e c (1927) konnte nicht mehr benützt werden.

Einen vielleicht unverhältnismäßig breiten Raum nehmen in dieser Zusammenstellung die Einzelheiten über das Pyrenoid ein. Da das Pyrenoid in der Mehrzahl der Fälle ein Zellgebilde darstellt, an dem die Stärkeabscheidung in der Algenzelle stattfindet, muß seine möglichst vollständige Charakterisierung vorangestellt werden, soll seine Bedeutung beim Stärkebildungsvorgang erkannt werden. In den bisherigen zusammenfassenden Darstellungen ist eine kritische Sichtung des Chaos von sehr verstreut mitgeteilten Beobachtungen und Vorstellungen welche mehrfach auf unsicherer

Grundlage aufgebaut sind, nicht vorgenommen worden (Oltmanns 1923, Bd. 3, Schürhoff 1924, Pascher 1926, Geitler 1926). Da ohne eingehende Würdigung der verschiedensten in Betracht kommenden Momente eine Sichtung nicht möglich war, war bei der Abfassung dieses Abschnittes eine große Ausführlichkeit nicht zu vermeiden. Nur in dieser Weise konnte eine klarere Fassung des Wesens eines Pyrenoides erhofft werden.

Zu diesem Zweck wurden auch mehrfach Nachuntersuchungen vorgenommen. Bei dem Umfang des Stoffes war es naturgemäß nicht möglich, alle zweifelhaften Fälle nachzuprüfen bzw. deren Unklarheiten zu beseitigen. Wo dies geschehen ist, haben kultivierte Algen, an denen die Entwicklung der verschiedensten Zellzustände klar und wiederholt feststellbar ist, den weitaus größten Anteil. Neben den von mir jetzt in größerer Zahl vorliegenden absoluten Reinkulturen von Konjugaten (Czurda 1925b, 1926a) verdanke ich Reinkulturen von Algen anderer systematischer Stellung der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. E. G. Pringsheim und besonders des Herrn Dr. F. Mainx. Die Beobachtung an Meeresalgen wurde mir durch gütige Erteilung eines Reisestipendiums seitens der Böhmisches Akademie der Wissenschaften in Prag ermöglicht. Hierfür wie für die Überlassung eines Arbeitsplatzes an der Biologischen Station in Villefranche (Südfrankreich) statue ich meinen wärmsten Dank ab. Standortsbeobachtungen an Süßwasseralgen wurden mehrfach an der Forschungsanstalt für Fischzucht und Hydrobiologie, Hirschberg in Böhmen, vorgenommen.

Bei der Zitierung der Literatur, welche irgendwelche Angaben über Stärkebildung enthält, wurde möglichste Vollständigkeit angestrebt. Dabei wurde allerdings meistens nur bis zu dem Jahr 1880, zum Erscheinungsjahre der zusammenfassenden Arbeit von Schmitz über die Algenchromatophoren, zurückgegriffen. Nur ausnahmsweise werden noch ältere Arbeiten erwähnt. Daß Vollständigkeit nicht erreicht werden konnte, geht aus dem Umstande hervor, daß nicht die ganze systematische Literatur erwähnt werden konnte, in der sich verstreute und anmerkungsweise eingeschaltete Angaben oder Vermutungen vorfinden. Die Vollständigkeit kann sich nur auf Arbeiten beziehen, wo ausführlichere Angaben über zu besprechende Erscheinungen gemacht werden. Aber auch hier konnte nicht in ein jedes Original Einsicht genommen werden; teils infolge der Unmöglichkeit einer Beschaffung, teils aus Unkenntnis der Sprache (russisch). In solchen Fällen wurden Referate benützt. Bei der Zitierung der Literatur wird meistens nur dort, wo eine Auffindung der Bezugsquelle schwierig ist, die Seitenzahl angegeben.

## Erster Teil.

### Das Stärkekorn.

#### II. Zur Charakterisierung der Stärkekörner im allgemeinen: Die Stärkekörner der höheren Pflanzen.

##### 1. Was bezeichnen wir als Stärke?

Als Stärke wird seit altersher jene Substanz bezeichnet, die in höheren Pflanzen nach unseren heutigen Kenntnissen in besonderen Zellorganellen, den Plastiden, als eine bestimmt geformte und bestimmt strukturierte Masse durch die Lebenstätigkeit der Zellen entsteht. Diese Massen bezeichnet man auch als Stärkekörner. Aber auch die durch mannigfache Eingriffe veränderte, aus dem Stärkekorn hervorgehende Substanz wurde mit diesem Namen bezeichnet. Da aber leider nicht immer der Zustand der „Stärke“ ersichtlich gemacht ist, so kann es leicht zu Unklarheiten kommen. Es hat sich wohl aus diesem Grunde in der chemischen Literatur die Bezeichnungsweise „native Stärke“ für das vollkommen unveränderte Naturprodukt eingebürgert. Wenn auch heute unsere Kenntnisse eine Charakterisierung der verschieden stark veränderten Stärkekornsubstanz noch nicht gestatten, daher die verschiedenen Zustände noch nicht mit besonderen Namen belegt werden können, so sollte es doch nicht unterlassen werden, darauf hinzuweisen, daß die Bezeichnungsweise „Stärke“ nur für den von der Pflanze geschaffenen Zustand des Stoffes vorbehalten bleiben sollte.

Die ausschließliche Lokalisation der Stärkekörner in Plastiden ist von Meyer (1895) mit genereller Geltung ausgesprochen worden, nachdem vorher Schimper (1880) die Gebundenheit der Stärkekornbildung an die Plastiden erkannt hatte. Er konnte an Hand einer Reihe von Beispielen zeigen, daß die anscheinend frei im Cytoplasma liegenden Stärkekörner, auch wenn sie eine bedeutende Größe erreicht haben, ebenso wie in der Jugend von Plastidensubstanz umgeben sind. Wo die direkte Beobachtung des unbehandelten Objektes den Nachweis nicht erbringen konnte, hat die färberische Differenzierung der Plastidenhülle ihre Existenz erwiesen. Er hat die fixierten Objekte mittels Säurefuchsin gefärbt. Wo dieses Nachweisverfahren versagt, empfiehlt es sich, eines der nachstehenden Verfahren anzuwenden: Kullsch e Methode (Säurefuchsin nach Altmann, Toluidinblau, Aurantiaalkohollösung) oder R a w i t z s c h e Methode (1895) (Beizung mit Tanninlösung, Brechweinstein, Färbung mit Gentianaviolett) bzw. deren Modifikation von Něm e c (1906) bei fixierten Objekten, bei lebenden die Silberimprägnierung nach M o l i s c h (R u h l a n d 1912). Bei den ganz großen Stärkekörnern ist aber auch dann die Existenz einer Plastidenhülle um das Korn nicht zu erweisen. Meyer

(1895, S. 163 u. f.) hat an einem konkreten Falle durch Rechnung gezeigt, daß die Schichtdicke der Plastidenhülle großer Stärkekörner nur etwa eine halbe Wellenlänge grünen Lichtes betragen kann und sich daher der Sichtbarmachung entziehen muß. Da die Anlage und das anfängliche Wachstum der Stärkekörner immer in Plastiden erfolgt und wir Plastidensubstanz auch an größeren Körnern noch eine Zeitlang nachweisen können, so ist dem Meyer'schen Satz uneingeschränkte Geltung bei allen Phanerogamen beizumessen. Zimmermann (1894), Salter (1898), Guilliermond (1912), Maige (1926a).

## 2. Die äußere Gestalt in Abhängigkeit von der Wachstumsart und den räumlichen Verhältnissen.

Das Zustandekommen der allbekannten, mannigfaltigen, innerhalb bestimmter Grenzen aber charakteristischen äußeren Form der Stärkekörner höherer Pflanzen ist zweifellos in erster Linie durch die Wachstumsart der Stärkekörner bestimmt.

Die älteren Autoren (Nägeli 1858, Hofmeister 1865, u. a.) nahmen an, daß die Stärkekörner durch Einlagerung von neuer Substanz in die vorhandene (Intussuszeption) größer werden. Erst seit den Ausführungen Meyers (1895) wurde diese Annahme durch die viel näherliegende Vorstellung vom Wachstum der Körner durch Anlagerung neuer Substanz (Apposition) verdrängt. Damit erscheint es durchaus nicht ausgeschlossen, daß sekundär die abgelagerten Substanzen chemische Veränderungen durchmachen, wie wir das bei vielen Zellmembranen finden, bei denen die gleiche Streitfrage lange Zeit erörtert worden ist. Über die Art der Substanzzunahmen unterrichtet uns der Schichtenverlauf, der ein Abbild der in den aufeinanderfolgenden Zeiträumen hinzugekommenen Substanzvermehrung darstellt. Wird das junge Stärkekorn zentral im Plastiden abgelagert und wird bei seiner Größenzunahme die Plastidensubstanz allseits gleichmäßig verteilt, ist die durch den Zuwachs entstehende Schichtung oft, aber nicht immer, konzentrisch. Ist aber die Plastidensubstanz ungleich an der Oberfläche des jungen Stärkekornes verteilt, so beobachtet man die stärkste Schichtzunahme dort, wo die meiste Plastidenmasse angesammelt ist. Meyer kommt daher zu dem Schluß, daß die Menge der abgelagerten Substanz proportional ist der Menge der dort angesammelten Plastidenmasse. Dieser, an großen Stärkekörnern zu beobachtende Zusammenhang läßt aber unerklärt, wieso es bei den noch kleinen Stärkekörnern, welche in den noch völlig rundlichen Plastiden eingeschlossen sind, zur Ausbildung ellipsoidischer Formen kommt. Es müssen offenbar noch andere Umstände beim Wachstum der Körner mitspielen (Maige 1926 b). Für die ungleichartige Umhüllung der großen Stärkekörner durch Plastidenmasse wird man deren innere Beschaffenheit (Vikosität) verantwortlich machen müssen. Diese Dinge sind von Meyer (1895) ausführlich und zusammenfassend beschrieben worden. Diesbezüglich sind in der

Folgezeit kaum wesentlich neue Tatsachen hinzugekommen, sondern es ist das Bekannte nur erweitert worden (Salter 1898, Kraemer 1910, Guilliermond 1912, Maige 1926).

In zweiter Linie nimmt die Art der Behinderung der Stärkekörner beim Wachstum einen nicht unbedeutenden Einfluß auf die Ausbildung ihrer Gestalt. Das Wachstum wird durch die in der Viskosität und Oberflächenspannung von Plastiden- und Zytoplasmasubstanz gegebene Kräfte allein in nennenswerter Weise nicht gehemmt. An zahlreichen Beispielen kann man sehen, daß dadurch allein einzeln in Plastiden wachsende Stärkekörner (Meyers 1895 *monarche* oder einfache Stärkekörner) nicht gehindert werden können, sich nach allen Richtungen des Raumes gleichmäßig auszubilden, auch dann, wenn die betreffenden Plastiden im dünnen zytoplasmatischen Wandbelag eingebettet sind. Es muß daher in gewisser Hinsicht auffallen, daß in jenen Fällen, wo in einem Plastiden zwei oder mehrere Stärkekörner (Meyers *polyarche* oder zusammengesetzte Stärkekörner) gleichzeitig angelegt werden und diese beim Wachstum aufeinanderstoßen, nicht auch in ihrer primär ihnen zukommenden Gestalt sich ausbilden, da sie bei dem dazu notwendigen Auseinanderücken doch die gleichen Gegenkräfte zu überwinden haben, wie in jenen Fällen, wo nur ein Stärkekorn im Plastiden wächst. Bei vielen Pflanzen entstehen beim gleichzeitigen Wachstum mehrerer Stärkekörner im Plastiden Stärkekorngestalten, die so aussehen, als hätten sich die Stärkekörner an den einander zugekehrten Seiten durch Verhinderung einer Substanzablagerung an der Ausbildung der primär zu erwartenden gewölbten Oberfläche gehindert, als wären sie hier nicht weitergewachsen, sondern nur an den freien Oberflächen. Die Untersuchung des submikroskopischen Baues mittels des polarisierten Lichtes zeigt aber, und das scheint bisher nicht genügend betont worden zu sein, daß die Stärkekörner auch an den einander zugekehrten, ebenen Berührungsflächen weitergewachsen sein müssen. Daraus ist der Schluß zu ziehen, daß es nicht die mechanische Behinderung sein kann, auch nicht die mangelnde Zufuhr an Baumaterial in der dünnen, trennenden Plastidenlamelle zwischen den beiden Stärkekörnern, sondern daß es bestimmte Einflüsse, die dann erst zur Geltung kommen, wenn die Oberflächen der beiden wachsenden Stärkekörner einander sehr nahekommen, bewirken, daß die bisherige Richtung der kleinsten kristallinischen Einheiten der Stärkesubstanz, der sogenannten Micellen, aufgegeben wird und von nun an immer senkrecht auf die Plastidenlamelle abgelagert werden (Abb. 1 c). Welche Umstände es sind, die diese neue Anordnung der Mizellen bedingen und die eine Entstehung ebener Berührungsflächen zur Folge haben, ist unbekannt.

Bei anderen Pflanzen geht das Wachstum zweier oder mehrerer Stärkekörner in einem Plastiden in anderer Weise vor sich. Sobald die beiden Stärkekörner einander mit den Oberflächen nahekommen, bleibt anscheinend keine Plastidenlamelle zwischen ihnen als Trennungsfläche erhalten, so daß das weitere Wachstum

neuestens Zwickler (1921) auf Grund umf  
die Ansicht geäußert, daß die Schichtung d  
Kationengehalt (Kalium, Kalzium) entstehen  
Jost (1923) stellt aber wohl im Hinblick auf  
anderer Forscher diese Ansicht als fraglich hi

Schon der Meyerschen Anschauung  
zugrunde, daß die Schichtung im direkten Z  
den äußeren Milieubedingungen, nämlich dem  
und zwar dermaßen, daß die tags vorher zugeke  
in der Nacht wiederum von Enzymen angegriff  
teilweise wieder gelöst werden. Der Gedanke  
neu. Neu ist uns der Erklärungsversuch. Du  
Lösung soll die verschiedene Lichtbrechun  
Schichtenaufbau zustande kommen. Diese  
standekommens der Erscheinung ist, wenn  
Einzelheiten, so doch darin, daß eine Perio  
dem Lichtwechsel entsteht, bis in die neueste  
(Salter 1898, Sande Backhuyze  
indessen einen direkten Zusammenhang trotz  
achtungen bewiesen zu haben. Es scheint mi  
heutigen Stand unserer Kenntnisse einen so e  
hang gar nicht erwarten können.

Außer der Schichtung sehen wir bei  
höherer Pflanzen bisweilen eine Radialstre  
submikroskopischen Aufbau in irgendeinem Z  
Bei manchen Stärkekörnern ist sie ohne Vor  
deutlich zu sehen. Anderen Stärkesorten s  
Si... .. deutlich bzw. nachu...

in der Weise weitergeht, daß die beiden oder mehreren Stärkekörner wie ein Einzelindividuum durch Anlagerung gemeinsamer Schichten weiterwachsen. Es entstehen so zusammengesetzte Stärkekörner. In diesem Falle scheint die mangelhafte Zufuhr an Baumaterial durch Diffusion zu den einander zugekehrten Flanken der Stärkekörner einen weiteren Zuwachs an den einander zugekehrten Flanken zu unterbinden. Ob die beiden Prozesse an die Eigenart der Plastidensubstanz der betreffenden Pflanze gebunden sind oder ob sie durch Veränderung des Plastidenzustandes in einer Pflanze nebeneinander vorkommen können, ist nicht sicher entschieden.

### 3. Die Innenstruktur.

Um den inneren Bau oder mit anderen Worten die Struktur eines Stärkekornes in den Zustand, wie er von der Pflanze erzeugt worden ist, zu untersuchen, stehen uns heute vier verschiedene Wege zur Verfügung: die mikroskopische, die ultramikroskopische Beobachtung, die Beobachtung im polarisierten und im Röntgenlicht.

#### a) Beobachtung im durchfallenden Licht.

Wir wissen durch die Untersuchungen vornehmlich von Nägeli (1856), Bütschli (1895, 1897, 1899, 1904), Meyer (1895), daß die Stärkekörner bei der üblichen mikroskopischen Beobachtung bei etwa 1000facher Vergrößerung, wenn auch nicht bei jeder Größe und nicht bei allen Pflanzen, meist eine Schichtung erkennen lassen, die durch eine verschiedene optische Dichte konzentrischer oder exzentrischer Schalen verursacht wird. Was die Ursache dieser Dichteverschiedenheit ist, ist auch heute nicht geklärt. Sie sollen nach den Anschauungen von Hugo v. Mohl (1858), Hofmeister (1867) durch verschieden großen Wassergehalt der einzelnen Schichten bedingt sein. Tatsächlich lassen sich auch die Schichten, wie man schon damals wußte, durch Veränderung des Wassergehaltes des Stärkekornes und durch Anwendung von Farbstoffen (z. B. Kramer 1910) verschieden deutlich darstellen. Die verschiedene optische Dichte ist indessen doch nur die Folge einer primär gegebenen verschiedenen Substanzbeschaffenheit. Meyer (1891a, 1895) glaubte, daß vornehmlich die neuerliche Lösung der jüngst angelegten Schichten durch diastatische Fermente verursacht sein soll. Trotz der uns heute richtig erscheinenden Kritik dieser Erklärung durch Kräbe (1890) hielt er an dieser Anschauung fest (1920). Schon der angenommene verschiedene Wassergehalt könnte darauf hindeuten, daß die Substanz der verschiedenen Schichten, die durch Anwendung des Namens „Stärke“ als etwas Einheitliches hingestellt wird, möglicherweise verschieden ist, daß also zwei oder mehrere, vielleicht nur kolloidchemisch, nicht aber chemisch ungleichartige Substanzen beteiligt sind. Die Ursache für den verschieden großen Wassergehalt der Schichten ist bis in die neueste Zeit nicht aufgeklärt worden. Es hat zwar

neuestens Zwickler (1921) auf Grund umfassender Versuche die Ansicht geäußert, daß die Schichtung durch verschiedenen Kationengehalt (Kalium, Kalzium) entstehen soll. Benneck-Jost (1923) stellt aber wohl im Hinblick auf die Untersuchungen anderer Forscher diese Ansicht als fraglich hin.

Schon der Meyerschen Anschauung liegt der Gedanke zugrunde, daß die Schichtung im direkten Zusammenhang mit den äußeren Milieubedingungen, nämlich dem Lichtwechsel, stehe, und zwar dermaßen, daß die tags vorher zugekommenen Schichten in der Nacht wiederum von Enzymen angegriffen werden und auch teilweise wieder gelöst werden. Der Gedanke war damals nicht neu. Neu ist uns der Erklärungsversuch. Durch ungleich starke Lösung soll die verschiedene Lichtbrechung und damit der Schichtenaufbau zustande kommen. Diese Möglichkeit des Zustandekommens der Erscheinung ist, wenn auch nicht in den Einzelheiten, so doch darin, daß eine Periodizität entsprechend dem Lichtwechsel entsteht, bis in die neueste Zeit erwogen worden (Salter 1898, Sande Backhuysen 1926 b), ohne indessen einen direkten Zusammenhang trotz eingehender Beobachtungen bewiesen zu haben. Es scheint mir, daß wir nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse einen so einfachen Zusammenhang gar nicht erwarten können.

Außer der Schichtung sehen wir bei den Stärkekörnern höherer Pflanzen bisweilen eine Radialstreifung, die mit dem submikroskopischen Aufbau in irgendeinem Zusammenhang steht. Bei manchen Stärkekörnern ist sie ohne Vorbehandlung ziemlich deutlich zu sehen. Anderen Stärkesorten scheint sie zu fehlen. Sie wird besonders deutlich bzw. nachweisbar bei Beginn der Quellung mittels schwacher Alkalien, Säuren, beim beginnenden Abbau der Körner mittels Enzymen und unter einer Reihe anderer, künstlich hervorgerufener Bedingungen (vgl. Mikosch 1887, Fischer 1903, Buscalioni 1893, Krämer 1910, Gertz 1922 b).

Diese Radialstreifung beruht optisch auf der gesetzmäßigen Anordnung der zu mikroskopisch sichtbarer Größe herangewachsenen Micellenverbände Nägelis, der Trichite Meyers.

In vielen Stärkekörnern ist das Zentrum der Schichtung besonders im trockenen Zustand des Kornes auffallend deutlich. Diesen Punkt nennt man das „organische Zentrum“. Von hier aus hat das Wachstum des Kornes seinen Anfang genommen. In ausgetrockneten Stärkekörnern findet sich an seiner Stelle häufig ein spaltenförmiger, mehrstrahliger Hohlraum, den wir uns nach den heutigen Vorstellungen in der Weise entstanden denken müssen, daß es durch die Wasserabgabe der wasserreicheren inneren Schichten zur Zerreißen der innersten Teile des Kornes kommt.

### b) Ultramikroskopische Beobachtung.

Mit diesen Einzelheiten ist wohl alles Wesentliche erschöpft, was unter den gewöhnlichen Beobachtungsverhältnissen im durchfallenden Licht erkannt werden kann. Man hat aber auch die



Ultramikroskopie zu Hilfe genommen, um weitere strukturelle Einzelheiten des Baues zu erfassen (Gaidukov 1906). Wenn auch die ultramikroskopische Beobachtungsmethode weit hinaus in jenes mit dem gewöhnlichen Mikroskop unerreichbare Gebiet vordringen läßt, so bleibt doch ihre Gesamtleistungsfähigkeit für den in Rede stehenden Zweck unvergleichlich weit hinter dem des gewöhnlichen Mikroskopes zurück. Im Wesen der Methode liegt es begründet, daß sie unsere Kenntnis vom Gefüge des Stärkekornes nicht fördern konnte. Mehr als bereits Bekanntes hat die Untersuchung nicht ergeben.

### c) Beobachtung im polarisierten und Röntgenlicht.

Frühzeitig wurde man darauf aufmerksam, daß die kugeligen Stärkekörner bei Betrachtung zwischen gekreuzten Nikolen ein bestimmt geartetes Aufleuchten zeigen. Dieses ist derart, daß die dunkelbleibenden Teile zusammen ein windflügelartiges Kreuz ergeben, dessen Arme senkrecht aufeinander stehen und mit den Schwingungsrichtungen der Nikole zusammenfallen. Diese Erscheinung wird nur verständlich auf Grund der Annahme einer Doppelbrechung kleinster Teilchen, die gesetzmäßig radiär angeordnet sind. Die Doppelbrechung ist zur Zeit Nägelis, v. Mohls, Bütschlis eingehend untersucht worden. Auf Grund der vorhin erwähnten Erscheinung hat auch Nägelis die bekannte geistreiche Hypothese über den Bau der „organisierten Substanz“, im besonderen der Stärkekörner, entwickelt. Diese eine Zeitlang aber wieder bestrittene Hypothese ist schließlich auf Grund der neuesten Forschungen zum Grundstein der modernen Kolloidchemie geworden.

Nägelis schloß aus der eigenartigen Aufhellung eines Stärkekornes zwischen gekreuzten Nikolen und dem Verschwinden dieser optischen Erscheinung bei der Lösungsquellung, daß die Stärkekornsubstanz aus winzig kleinen Teilchen bestehen muß, die eine nach kristallographischen Gesetzen geregelte Innenstruktur besitzen. Jedes Teilchen, welches er „Micell“ nannte, zeigt wie ein Kristall mit gerader Auslöschung die größte Helligkeit, wenn es mit seiner radialstehenden optischen Achse in der Diagonalstellung zwischen gekreuzten Nikolen steht. Da viele solche Micellen in gleicher Weise mit ihren kristallographischen Achsen einem Zentrum, dem „organischen Zentrum“, zugeordnet sind, muß die bekannte Figur entstehen.

Bei der „Lösung“ der Stärke werden nach den Vorstellungen Nägelis die Micellen aus ihrer Anordnung gebracht, und es kann daher auch beim Weiterbestehen ihrer doppelbrechenden Eigenschaften infolge ihrer Unordnung ihre Doppelbrechung nicht mehr gesehen werden.

Diese Vorstellung wurde in der Folgezeit zunächst allgemein angenommen (v. Mohl 1858, Hofmeister 1867), obgleich sie nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse noch nicht begründet war. Auch A. Meyer (1895) hat die Doppelbrechung

der Stärkekörner als Stütze für seine Auffassung der Stärkekörner als Sphaerokristalle, aufgebaut aus radial angeordneten Trichiten, herangezogen. Die von Nägeli entwickelte Vorstellung über die Entstehungsursachen der Doppelbrechung der Stärkekörner wurde später von H. Fischer (1898) und Czapek (1913) unter Hinweis darauf, daß auch Gelaggregate bei symmetrischer Verteilung innerer Spannungen doppelbrechend sind, angezweifelt. Bei der Durchsicht der älteren Literatur finde ich aber auch bei älteren Autoren, so bei Hofmeister (1867), bereits Stellen, aus denen hervorgeht, daß sie sich dieser Möglichkeit bewußt waren und daß sie diesen möglichen Einwand, so eingehend sie es damals konnten, berücksichtigt haben. Da sie offenbar übersehen worden sind und sie eigentlich schon die Einwände Fischers hinfällig machten, sei eine wörtlich wiedergegeben (Hofmeister 1867, S. 389):

„Das Amylum ist noch besser geeignet, die Entdeckung Nägelis vorzuführen, daß Spannungsverhältnisse an der Doppelbrechung organisierter Substanzen unbeteiligt sind, als die Zellmembranen. Unterwirft man eine eingefärbte Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskopes liegende isotrope kleine Glaskugel einem sehr mäßigen Drucke, indem man eine Glasplatte auf sie legt und schwach preßt, so flammt sie sofort in der intensivsten Interferenzfarbe auf. Amylumkörnchen dagegen kann man bis zum Bersten quetschen, ohne daß unter gleichen Verhältnissen ihre Beziehungen zum polarisierten Licht sich ändern.“

Wichtiger als der Fischersche Einwand war jedoch der, den man auf Grund der Wienerschen Entdeckung machen konnte (nach Ambronn 1926). Dieser hat nämlich gefunden, daß eine an sich amorphe, also einfach brechende Substanz, falls sie in Form von Blättchen oder Stäbchen in paralleler Anordnung zusammengefügt ist, also von andersbrechenden Zwischenlagen gesetzmäßig durchsetzt ist, Doppelbrechung ergibt. Die Richtigkeit der Nägelischen Vorstellungen, daß die Stärkemzellen Eigen Doppelbrechung besitzen, die von ihm seinerzeit noch ungenügend begründet war, ist aber schließlich durch die Untersuchungen von Ambronn (1917, siehe 1926, daselbst sind die früheren Mitteilungen zitiert), mittels des polarisierten Lichtes und von Herzog und Janke auf röntgenspektroskopischen Wege eindeutig erwiesen worden.

Ambronn hat darauf aufmerksam gemacht, daß eine täbchendoppelbrechung keinen nennenswerten Anteil an der Doppelbrechung der Stärkesubstanz haben kann, da sich die Stärke der Doppelbrechung bei Durchtränkung nicht ändert.

Da das polarisierte Licht ein verlässliches und für manche Zwecke ein willkommenes Hilfsmittel darstellt, den inneren Aufbau kennenzulernen, soll in Kürze auf das Wesentlichste, soweit es das Stärkekorn betrifft, eingegangen werden.

Von dem optischen Verhalten der einzelnen Micelle ist in Erinnerung des früher Gesagten noch zu bemerken, daß es sich nach

den verschiedenen Richtungen des Raumes nicht gleich verhält. Würden in den verschiedenen Richtungen im Micell die entsprechenden Brechungsexponenten wie in einem Kristall als Radienvektoren gezeichnet, so ergäbe sich eine bestimmt geformte Fläche, die als Indexellipsoid oder optische Indikatrix bezeichnet wird. Bei der Betrachtung eines Kristalles könnte jeweils nur eine Schnittfläche des so gedachten Indexellipsoides gesehen werden. Jene Schnittfläche, welche zwei aufeinander senkrecht stehende Achsen dieses Ellipsoides enthält, bezeichnet man als die Indexellipse. Um durch Untersuchung mittels des polarisierten Lichtes die Beschaffenheit des Indexellipsoides zu kennzeichnen, ist es

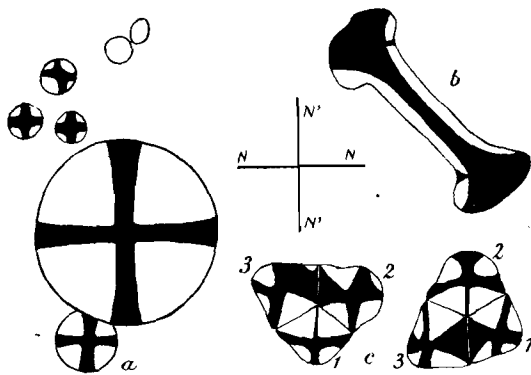


Abb. 1.

Umrißzeichnungen von verschieden geformten Stärkekörnern mit schematisch eingezeichneter, im polarisierten Licht sichtbarer Aufhellungsfigur.  $NN$  und  $N'N'$ , Polarisationsebenen. a) *Secale cereale* (Endosperm); die beiden ohne schwarzes Kreuz versehenen Stärkekörner geben die Größenordnung an, wo keine Aufhellung mehr sichtbar ist. b) *Euphorbia splendens* (Milchsaft); in einer um 45 Grad von dieser gedrehten Stellung bleibt das Korn dunkel. c) Ein zusammengesetztes Stärkekorn von *Zea Mays*. Beachtenswert die Art der Aufhellung an den Berührungsseiten. Mit Zeichenapparat; 666fache Vergr.

notwendig, wenigstens zwei dieser drei möglichen Indexellipsen zu untersuchen, um das Achsenverhältnis des Indexellipsoides festzustellen und zu entscheiden, ob wir es mit einem zwei- oder dreiaxigen Ellipsoid (optisch ein- oder zweiachsigen Kristall) zu tun haben.

Im Stärkekorn müssen aber die Micellen so angeordnet sein, daß eine der Achsen des Indexellipsoides senkrecht auf der Schichtfläche steht. Diese Gesetzmäßigkeit ist aus dem optischen Verhalten kugelig und unregelmäßig geformter Stärkekörner zu folgern. Betrachten wir nämlich exzentrisch oder unregelmäßig gebaute Stärkekörner bei hinreichender Größe zwischen gekreuzten Nikolen und beachten das einzig aufschlußreiche Verhalten jener Micellen, deren Achsen unter  $45^{\circ}$  zu den Nikolebenen liegen, so erblickt man kein orthogonales, sondern ein verzerrtes Kreuz oder eine Auslöschungsfigur, die noch mehr davon abweicht. Hier ist keine gesetzmäßige Orientierung der ausgelöschten Partien zum Entstehungszentrum des Kornes anzutreffen, wie wir es bei kugeligen Stärkekörnern finden. Man bemerkt jedoch, daß die Verteilung der aufgehellten Partien keine völlig regellose ist. Wir finden die maximal aufgehellten Partien überall dort, wo die Schichtenlinie des Stärkekornes unter  $45^{\circ}$  zur Schwingungs-

richtung der Nikole verläuft. Wenn hier also eine maximale Aufhellung der Micellen erfolgt, so müssen zwei Achsen ihres Indexellipsoides in der optischen Ebene und gleichzeitig unter  $45^{\circ}$  zu den Schwingungsrichtungen der Nikole liegen; d. h. die eine Achse des Indexellipsoides steht senkrecht auf der Schichtfläche. Bei den kugeligen Stärkekörnern, wo die Schichten Kugelschalen sind, ist die auf der Schichte senkrechtstehende Ellipsoidachse gleichzeitig radial im Korn angeordnet. Wir können daher umgekehrt überall dort, wo wir keine Schichtung sehen, die uns einen wichtigen Anhaltspunkt für die Wachstumsart des Stärkekornes abgibt, diese aus der Lage ausgelöschter Micellgruppen mit Sicherheit erschließen (Abb. 1 und 2).

Die Aufhellung einzelner Micellen ist zu unbedeutend, um erkannt zu werden. Dazu ist die gleichsinnige Wirkung vieler zu einer dickeren Schichte zusammengeordneter Micellen notwendig. Eine solche Schichte ist im Stärkekorn nur dort gegeben, wo die Schichtfläche unter  $90^{\circ}$  zur optischen Ebene und unter  $45^{\circ}$  zu der Schwingungsrichtung der Nikole steht. Bei kugeligen Stärkekörnern ist dies bei Betrachtung des Stärkekornes im größten optischen Schnitt der Fall. Die Micellen jener Schichtfläche, welche parallel zur optischen Ebene verläuft, haben zwar auch zwei Achsen ihres Indexellipsoides in der optischen Ebene angeordnet, aber die Achsen sind zueinander verschieden orientiert, so daß wir aus dem optischen Verhalten dieser Micellen im polarisierten Licht über das Verhältnis dieser beiden Achsen zueinander nichts erfahren. Mittels der Untersuchung im polarisierten Licht kann demnach nicht entschieden werden, ob das Stärkekornmicell optisch ein- oder zweiachsig ist. Nur aus den röntgenspektrischen Untersuchungen Herzogs und Janke's wissen wir, daß den Stärkekornmicellen ein dreiaxiges Ellipsoid, entsprechend dem rhombischen System mit dem Achsenverhältnis  $0,7252 : 1 : 0,5509$ , bei Reis-, Mais- und Weizenstärkekörnern identisch, zukommt. Dadurch, daß die dritte Achse offenbar keine bestimmte Orientierung im Stärkekorn besitzt, bleibt im polarisierten Licht die Doppelbrechung unsichtbar. Jene Micellen aber, deren eine auf der Schichte senkrechtstehende Ellipsoidachse in einem größeren Winkel zur optischen Ebene oder zur optischen Achse des Mikroskopes stehen, zeigen hinsichtlich ihres optischen Verhaltens eine Zwischenstellung zwischen den beiden Extremfällen.

Zum Schlusse dieser Schilderung der Strukturverhältnisse der phanerogamen Stärkekörner muß einer gewissen Ungenauigkeit,

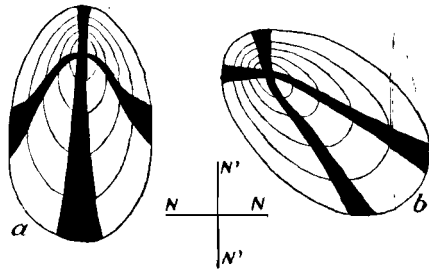


Abb. 2.

Veränderung der Aufhellungsfigur bei Drehung eines exzentrisch gebauten Stärkekornes (Kartoffel). Schematisiert. NN, N'N', Polarisationsebenen.

die wir bei der Darstellung dieser Erscheinungen in manchen Werken vorfinden, gedacht werden. Wir finden nämlich die unter gewissen Umständen mißverständliche Angabe, daß sich alle Stärkekörner doppelbrechend erweisen. Das ist offenbar so gedacht, daß alle Stärkekörner von einer bestimmten Größenordnung an sich im polarisierten Licht als doppelbrechend erweisen. Denn die kleinen Stärkekörner zeigen nicht die Erscheinungen der Doppelbrechung. Wenn wir auch mit gutem Recht annehmen dürfen, daß alle, auch die kleinsten Stärkekörner, doppelbrechend sind, so läßt sich diese Vermutung nicht direkt durch Untersuchung im polarisierten Licht erweisen. Die kleinsten Stärkekörner einer Kartoffelknolle oder anderer Speicherorgane bleiben, wie bekanntlich auch die sogenannten „autochtonen“ Stärkekörner der Chloroplasten höherer Pflanzen, zwischen den gekreuzten Nikolen völlig dunkel. Das dunkle Kreuz ist nicht mehr zu sehen, wenn die Stärkekörner die Größe von  $4 \mu$  Durchmesser unterschreiten. Von  $3 \mu$  Durchmesser bleiben sie zwischen gekreuzten Nikolen vollkommen unsichtbar.

Es findet sich schon bei Hofmeister (1867, S. 389) eine Stelle, wo eingehend auf diese Erscheinung hingewiesen wird. Er sagt dort: „Ganz junge, kleine Amylumkörner sind isotrop. Sehr bald aber werden sie doppelbrechend, lange bevor in den wachsenden Körnern die besten Mikroskope eine Spur von Schichtung erkennen lassen.... Von der Isotropie junger Amylumkörner überzeugt man sich mit Leichtigkeit bei der Untersuchung eines jeden Durchschnittes eines jugendlichen, Stärkemehl bildenden Gewebes (z. B. einer erbsengroßen Kartoffel) im gefärbten Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskopes. Die Amylumkörner in den jüngsten Zellen modifizieren gar nicht die Farbe des Gesichtsfeldes. Sie bleiben in der Kartoffel einfach brechend, bis sie einen Durchmesser von  $4 \mu$  überschritten haben. Je älter (und nur im allgemeinen größer) die Körner sind, um so intensiver ist ihre Doppelbrechung. Kleine,  $4-5 \mu$  Durchmesser haltende Körnchen aus alten Winterkartoffeln sind stark doppelbrechend. Im Chlorophyll“ (gemeint sind damit die Chloroplasten) „eingeschlossene oder aus solchen befreite Amylumkörner zeigen ganz in der Regel keine Spur von Doppelbrechung.“ Aus diesen Zeilen geht hervor, daß nicht alle Körner die in Rede stehenden Eigenschaften in erkennbarer Weise zeigen, wenn auch im einzelnen der Grund für das verschiedene Verhalten großer und kleiner Stärkekörner heute anders ausgelegt werden muß, als es von Hofmeister geschehen ist, der das heute bereits fallengelassene Intussuszeptionswachstum der Stärkekörner verteidigt hat. Wir dürfen nicht die kleinen Stärkekörner als einfachbrechend ansehen, weil sie die Doppelbrechung in erkennbarer Weise nicht zeigen. Für diese Auffassung liegt weder eine Notwendigkeit, noch ein Grund vor. Alle gleichgroßen Stärkekörner wachsender Kartoffeln und ausgereifter Kartoffeln sind, sobald sich ihre Größe unter  $4 \mu$  bewegt, ohne erkennbare Doppelbrechung; alle gleichgroßen Körner über  $4 \mu$  Durchmesser zeigen, wie ich mich durch eigene Untersuchungen

überzeugt habe, die Erscheinungen der Doppelbrechung. Auch über den Winter gelagerte Kartoffeln haben Stärkekörner vom gleichen Verhalten. Ein Einfluß des Alters der Stärkekörner konnte an Hand ihrer Doppelbrechung nicht nachgewiesen werden.

#### 4. Sonstige physikalische Erscheinungen.

##### a) „Die Löslichkeit“ der Stärkekörner.

Die intakten Stärkekörner geben in Wasser von Zimmertemperatur (20° C) nichts ab. Die Stärkekornsubstanz ist unter diesen Umständen praktisch unlöslich. Daher hat man die in besonderer Weise vorbehandelte Stärkekornsubstanz, die sich im Wasser zerteilen läßt, als „lösliche Stärke“ von der unbehandelten „nativen“ Stärke unterschieden. Praktisch ist die Unlöslichkeit an den käuflichen Stärkemehlen, die ein verschiedenes, längeres Reinigungsverfahren mitgemacht haben, nicht immer vollkommen. Es zeigt oft eine Aufschwemmung von Stärkekörnern Abgabe von Stärkesubstanz. Schon die rasche Austrocknung der Stärke im Vacuum bringt Veränderungen mit sich, die eine mehr oder weniger starke Verteilbarkeit der Stärketeilchen erlaubt (W o l f f und F e h r e n b a c h 1905, M a l f i t a n o und M o s c h k o f f 1910). Daß sich die native Stärkekornsubstanz in Wasser von Zimmertemperatur nicht zerteilen läßt, scheint durch die jüngsten Untersuchungen von Z w i c k e r (1921) und die Beobachtungen v a n d e S a n d e B a k h u y z e n (1926 b) bestätigt zu sein. Der erste der beiden fand, daß sich auch im Wasser von Zimmertemperatur von Weizenstärkekörnern, falls sie zerrieben sind, schon im Verlauf von 10 Minuten etwas Stärkekornsubstanz verteilen läßt. Aus dieser Beobachtung läßt sich, worauf noch später zurückzukommen sein wird, der Schluß ziehen, daß die inneren Teile des Stärkekorns sich etwas anders verhalten als die peripheren. Man wird demnach im allgemeinen die unbehandelten und intakten Stärkekörner im Wasser auch in längeren Zeiträumen für unlöslich halten, wenn der Einfluß fremder Organismen ausgeschaltet ist.

Wird eine exsikkatorentrockene Stärke in reines Wasser von Zimmertemperatur eingetragen, so bemerkt man eine andere Erscheinung an ihr: die Quellung. Die Stärke nimmt unter beträchtlicher Wärmeentwicklung und Volumenzunahme eine beschränkte Wassermenge auf. Sind in dem Wasser verschiedene Stoffe gegenwärtig, so kann die Intensität der Quellung erhöht oder erniedrigt werden. Quellungsfördernd wirken Säuren, Basen und eine Reihe von Salzen. Die Wirkung der Salze ist hauptsächlich auf die Anionen zurückzuführen (S a m e c 1927).

Nach der Intensität ihrer Wirkung geordnet, ergeben sie die H o f m e i s t e r s c h e lyotrope Reihe. Dabei ist zu beachten, daß manche der in höherer (2—6 molarer) Lösung quellungsfördernden Anionen in niederen Konzentrationen quellungshemmend wirken. Bemerkenswert ist weiter, daß sich die Quellungswirkung mancher Salze bei Steigen der Temperatur umkehrt. Außer den genannten

Stoffen gibt es noch andere, welche Nichtelektrolyte sind, und die dennoch stark quellungsfördernd wirken. Genannt seien Harnstoff und Chloralhydrat. Ihr Verhalten ist recht auffallend.

Das Quellen der Stärke unter dem Einfluß der genannten Stoffe muß überall dort berücksichtigt werden, wo die Untersuchung der Gestalt und Struktur von Stärkekörnern nach Behandlung (Fixierung) erfolgt. Durch die einsetzende Quellung können andere Lagerungsverhältnisse vorgetauscht werden.

Im Wasser allmählich erwärmt, blähen sich die Stärkekörner bei Erreichen eines bestimmten Temperaturpunktes auf, wobei die resistenteren peripheren Schichten eine Art Hülle um den inneren, flüssigeren Inhalt bilden. Dann platzen diese Hüllen und der im Inneren befindliche Inhalt ergießt sich nach außen. Bei weiterer Temperatursteigerung kommt es zur vollständigen Lösungsquellung. Schon frühzeitig hat man verschiedene Stärkesorten auf diese Erscheinung hin untersucht und gefunden, daß sie sich untereinander hinsichtlich der wirksamen Temperaturhöhe verschieden verhalten. Die älteren Angaben über die Höhe jener Grenztemperatur lauten für die einzelnen Stärkesorten etwas verschieden. Der Grund liegt in der Bestimmungsmethode, die den Punkt nicht objektiv genug feststellen ließ. Erst in neuerer Zeit wurde eine Methode eingeführt, die für vergleichende Studien genaue Bestimmungen erlaubt (S a m e c). Diese neueren Bestimmungen ergaben als Grenztemperaturpunkte folgende Werte: *Oryza* 72°, *Zea* 68°, *Secale* 55°, *Triticum* 62°, *Solanum tuberosum* 72°. Diese Zahlen zeigen, daß diese Differenzen ganz erheblich sein können. Der Grund für dieses verschiedene Verhalten ist noch ungeklärt.

Eine starke Förderung der Stärkequellung hat man sich schon seit langem auch nutzbar gemacht. Wir tragen bekanntlich dann, wenn es sich um den Nachweis kleiner Stärkemengen in Form von kleinen Stärkekörnern im Gewebe oder in der Zelle handelt, in Chloralhydrat ein, das mit Jod gesättigt ist. Die an sich kleinen Stärkekörner vergrößern sich bedeutend und erscheinen durch ihren Farbton viel deutlicher von ihrer Umgebung abgehoben.

Völlig andersartig verläuft die Lösung der Stärke, wenn sie im Organismus „mobilisiert“ wird. Als bewirkendes Agens treten hier die Enzyme (Amylasen) auf. Hier kommt es nicht dazu, daß die Abbauprozesse die ganze Substanz eines Stärkekornes auf einmal verändern, sondern der Abbau geht immer nur an kleinen Partien vor sich. Die übrigen Teile bleiben, soweit wir es nach der Jodreaktion und der Struktur behaupten können, zunächst unversehrt weiter bestehen (K r a b b e 1890 u. a.). Der Abbau eines Stärkekornes kann dabei von allen Seiten gleichzeitig und mit gleicher Geschwindigkeit vor sich gehen, so daß wir diesen Vorgang bildlich mit einem „Abschmelzungsprozeß“ vergleichen könnten. Vielfach wird aber nicht die ganze Oberfläche gleichzeitig dem Abbau unterworfen. Nur bestimmte Partien werden von außen her angegriffen, während sich in unmittelbarster Umgebung unversehrt gebliebene Teile finden. Die Lösung schreitet an kleinen Partien aus unbekanntem Gründen allein in

die Tiefe des Kornes, so daß Kanäle, oft mit senkrecht abzweigenden Seitenkanälen, entstehen. Man spricht bekanntlich diese Erscheinung als die „Korrosion“ an. Durch Erweiterung der Kanäle kommt es zum Zerfall des Stärkekornes in Bruchstücke, die später auch dem Abbau verfallen. Auch außerhalb der Pflanze wird diese Art des Stärkekornabbaues seitens der Enzyme beobachtet.

#### b) Ihre Färbbarkeit durch Farbstoffeinlagerung.

Es ist eine Konsequenz der kolloiden Natur der Stärkekornsubstanz, daß sie Farbstoffe, die meistens selbst wohl Kolloide sind, aufnimmt. Von solchen besonders geeigneten sind zu nennen: Methylviolett (Meyer 1895), Neutralrot, Safranin, Fuchsin, Gentianaviolett, Methylgrün, Jofgrün, Brillantgrün, Nilblau, Thionin, Chrysoidin, Indulin (H. Fischer 1905). Weniger rasch aufgenommen werden: Hämatoxylin, Methylenblau, Bismarckbraun, S.-Fuchsin, Indigokarmin; nicht aufgenommen werden: Karmin, Kongorot, Anilinblau, Cyanin, wasserlösliches Nigrosin (H. Fischer 1905). Im Flemmingschen Dreifarbenmisch, das häufig zur Gewebe- und Zellfärbung angewendet wird, nehmen die Stärkekörner intensivviolette Färbung an. Auch gelingt eine Färbung der Stärkekörner durch Erzeugung eines Niederschlages von Berliner Blau (Meyer 1895, S. 120) oder durch Abscheidung von metallischem Silber in der aufeinanderfolgenden Behandlung der Stärkekörner mit Silbernitrat, Kochsalzlösung und Belichtung (Correns 1892, S. 331). Bei der sogenannten „inversen Tinktion“ (Němec 1906), bei welcher das Objekt zunächst mit Tannin behandelt wird, bleibt die Färbung der Stärkekörner z. B. mit Gentianaviolett unverändert. Das Wesen der Aufnahme der Farbstoffe ist nicht entsprechend untersucht und geklärt (siehe hierzu Haller 1927).

#### c) Jodreaktion.

Als ein sehr wichtiges Reagens für den Stärkenachweis muß das kolloide Jod, wie es sich z. B. in wässriger Lösung bildet, angesehen werden. Umstände, welche zur Aufhebung des kolloiden Zustandes des Jodes führen, wie z. B. die Anwesenheit von Stoffen, welche das Jod in echte Lösung bringen, Alkohol, Chloroform, Chloralhydrat in hoher Konzentration, oder die Anwesenheit reduzierender Stoffe, Pyrogallol, Brenzkatechin, Hydrochinon, Resorcin, Formaldehyd heben die Farbreaktion auf. Ebenso vernichten Alkalien die Jodfarbe. Unter dem Einfluß von J tritt bei der Stärke meistens eine Bläuung ein, die bei Gegenwart größerer Jodmengen in Schwarzblau übergeht. Die Färbung ist selbst unter gleichen Bedingungen bei den verschiedenen Stärkesorten aber nicht gleich. Der Farbton zeigt vielfach Abänderungen nach Violett und Rotviolett. Die Stärkekörner bestimmter Pflanzenteile mancher Pflanzen zeigen aber noch viel größere Abweichungen. Die Stärkekörner im Arillus von *Chelidonium majus* (Nägeli), im Endosperm von *Oryza sativa* var. *glutinosa* (Gris), in Em-



bryonen von *Serapias Lingua*, *Phalaenopsis*, *Stanhopea oculata* (T re u b), in den Laubblättern von *Iris germanica*, *Gentiana lutea* (M e y e r), *Swertia perennis*, *Monotropa Hypopitys* u. a. (R u s s o w), im Endosperm von *Panicum miliaceum* var. *candidum glutinosum*, *Sorghum vulgare* var. *glutinosum* (nach M e y e r 1895, S. 80), auch im Embryosack von *Podophyllum peltatum* (L u b l i n e r o w n a 1925) zeigen eine rote Jodfarbe. Diese Tatsache wurde viel zu Spekulationen über die chemische Beschaffenheit dieser Stärkekörner sowie der von Rhodophyceen herangezogen. Ein jedes solches Unternehmen muß in seinem Wert als sehr zweifelhaft hingestellt werden. Denn, wie gleich noch näher ausgeführt werden wird, spricht das Wesen der Erscheinung gegen solche einfache Zusammenhänge.

Diese längere Zeit für eine chemische Reaktion gehaltene Erscheinung ist nach den neuesten Untersuchungen (siehe K a r r e r 1925) eine Adsorptionserscheinung. Dafür lassen sich folgende Umstände anführen: 1. die Jodaufnahme erfolgt nach den Gesetzen der Adsorption; 2. eine ganze Reihe von Stoffen von gänzlich anderem Aufbau zeigen bei Jodzusatze die gleiche Farbenercheinung wie die Stärkekornsubstanz. Von solchen seien genannt: kristallisierte Cholsäure (blau), amorphe Cholsäure (braun), Lanthanazetat, Narcein, Saponarin u. a. M o l i s c h (1920) entdeckte die merkwürdige Tatsache, daß auch manche anorganische Salze (Natrium-, Lithium-, Kalium-, Ammonium-, Barium-, Silberkarbonat Kaliumnitrat) ebenso wie Pflanzenaschen bei Hinzufügen von Chlorzinkjodlösungen Stoffe ergeben, welche blaue Farbe annehmen. Bei den vorhin genannten organischen Stoffen tritt eine Jodfärbung auf, sobald die Substanz in Micellbildung übergeht, sie verschwindet, wenn die Micellarstruktur aufgegeben wird. Die Jodfarbenreaktion ist also an die bestimmte kolloide Beschaffenheit des Stoffes gebunden. Daß sich die Farbenercheinungen der andersartigen Stoffe ebenso verhalten wie die der Stärke, geht aus den Untersuchungen der Cholsäure hervor, wo ebenfalls die für Adsorptionserscheinungen charakteristischen Gesetzmäßigkeiten beobachtet wurden. Nun wissen wir aber auch, daß selbst bei einer weitgehenden Micellverkleinerung bei der Stärkekornsubstanz die Jodfarbe erhalten bleiben kann. Es sind Disaccharide und Trisaccharide bekannt, welche die Jodfarbe nicht in Lösung, sondern erst nach dem Ausfallen, nach Bildung von Molekülaggregaten, zeigen. Zur Beurteilung des Wertes der Jodreaktion muß noch im Auge behalten werden, daß sich selbst mit der Stärke nahe verwandte Kohlehydrate recht verschieden verhalten können. Erinnerung sei an das Paramylon der Euglenen, das doch strukturell wie auch physikalisch und nach dem Totalhydrolyseprodukt zu schließen mit der Stärke völlig übereinstimmt, weder unbehandelt noch behandelt nach Jodzusatze eine Farbreaktion zeigt (S. 214). Ferner sei darauf aufmerksam gemacht, daß die Jodfarbe der Stärkekörner höherer Pflanzen mit ihrer Abweichung nach Rot keine Gesetzmäßigkeit zu dem Amylopektingehalt der betreffenden Stärkesorte zeigt, der

zu erwarten wäre, da das Amylopektin allein mit Jod eine rotviolette Farbe, die Amylose allein eine reinblaue Färbung annimmt. Aus all den genannten Tatsachen geht hervor, daß auf Grund der Jodfarbe vorläufig keinerlei irgendwie gestaltete Vorstellungen über die chemische oder physikalisch-chemische Beschaffenheit des Kohlehydrates entwickelt werden können, da das Wesen der Farbenercheinung noch nicht geklärt ist.

Die Erscheinung wird derzeit so gedeutet, daß die Stärkekornsubstanz sowie andere ähnlich sich verhaltende Stoffe ein Schutzkolloid für das kolloide Jod abgibt. Die Anschauung wird auf folgende Tatsachen gestützt: Alle Umstände, welche die kolloide Natur des Schutzkolloides oder die Schutzwirkung dieses aufheben, wie z. B. Erwärmen, zu reichlicher Zusatz an Jodkalium, führen zur Vernichtung der Färbung. Restlos aufgeklärt ist indessen das Wesen der Erscheinung nicht. Neuerdings erst sind Erscheinungen bekannt geworden, welche auf die Existenz einer chemischen Verbindung hindeuten würden (Euler nach Karrer 1925).

Für den Biologen bemerkenswert ist vielleicht noch, daß durch Behandlung der Stärke mit Chromsäure (1—10 %) die Quellbarkeit und die Jodreaktion dauernd ausbleiben, ein Umstand, der gelegentlich beim Stärkenachweis ebenfalls zu berücksichtigen sein wird (Harz 1906). Auch die Gegenwart von Formaldehyd verhindert die Jodfarbe. Diese Erscheinung ist nach Wohlgemuth (1919) auf die mit Jod nicht reagierende Formaldehydstärkeverbindung zurückzuführen. Bemerkenswert ist auch die Beobachtung vom Němec (1902), daß durch Behandlung mit sehr hoher oder sehr niedriger Temperatur die Stärkekörner so verändert werden, daß sie nicht mehr die Jodreaktion zeigen. Sie erscheinen nur gelblich gefärbt. Erst nach Behandlung mit verdünnten Säuren stellt sich die normale Blaufärbung wieder ein.

## 5. Zur Chemie der Stärkekornsubstanz.

### a) Kolloidchemische Erscheinungen.

Durch Verquellung der Stärke entsteht eine Art „Lösung“, die seit langem als Kleister bezeichnet wird. Das gewonnene Produkt unterscheidet sich in physikalischer Hinsicht wesentlich von einer echten Lösung durch die Art der Stoffverteilung.

Viele anorganische und sehr viele organische Stoffe geben bekanntlich keine molekulardispersen Lösungen, sondern sie werden im Lösungsmittel nur zu größeren oder kleineren Molekülaggregaten zerteilt. Daß in diesen Aggregaten die einzelnen Moleküle gesetzmäßig zusammengeordnet sind, kann für gewisse Stoffe unter gewissen Umständen, nämlich dann, wenn sich die Molekülaggregate zu noch größeren Verbänden gesetzmäßig zusammenschließen, aus dem Verhalten im polarisierten Licht entnommen werden. Sind sie nämlich zu genügend großen Verbänden zusammengeschlossen, so erweisen sie sich als doppelbrechend. Zu Stoffen

von diesem Verhalten gehört auch die Stärkesubstanz. Aus der Beschaffenheit solcher kolloider Lösungen ergibt es sich ohne weiteres, daß es nicht möglich ist, sie rein chemisch zu charakterisieren. Die Konstitution und Konfiguration des einzelnen Moleküles kann in dieser Lösungsform nicht ermittelt werden. Bei manchen Stoffen mit der Eigentümlichkeit, keine molekular-dispersen Lösungen zu geben, gelingt es jedoch, durch Veränderung der Außenbedingungen (Lösungsmittel) die Verteilung des Stoffes weiterzutreiben, bis schließlich nur noch einzelne Moleküle im Lösungsmittel vorhanden sind. In solchen Fällen wird es möglich sein, über den Molekülbau, auch wenn der Stoff sonst meist in Molekülverbänden vorkommt, Aufklärung zu erhalten. Wenn es aber nicht gelingt, solche geeignete Außenbedingungen zu finden, in denen die Verteilung des Stoffes durch Überwindung der übermolekularen Kräfte, welche die Moleküle zu größeren Verbänden zusammenhalten, in die einzelnen Bausteine zu zerlegen, so werden wir über die wirkliche Molekülgröße und den Molekülbau im ungewissen bleiben. Das vorhin Genannte ist nur bei einer kleinen Anzahl von Stoffen möglich geworden, nicht aber bei den biochemisch wichtigsten Stoffen, den Kohlehydraten und Eiweiß. Um den konstitutionellen und konfigurativen Bau der Stärkesubstanz kennenzulernen, ist es auch hier unbedingt notwendig, die Substanz in die Elementarmolekel zu zertrümmern. Es wurden verschiedene Wege dazu eingeschlagen, ohne daß man indessen bis heute dieses Ziel erreicht hätte.

Um einen Anhaltspunkt über den Grad der Zertrümmerung von Molekülaggregaten zu besitzen, ist es zunächst notwendig, diese Zertrümmerung messend zu verfolgen. Die Stärke der Molekülaggregatzerrümmerung wird an der Größe der Molekülaggregate gemessen unter gleichzeitiger Kontrolle mit Jod. Für das Gewicht der Molekülaggregate hat S a m e c den Ausdruck „Molat“ eingeführt. Für den zahlenmäßigen Ausdruck gewinnt man die notwendigen experimentellen Grundlagen durch osmotrische Messungen. Die Messung der räumlichen Größe der Molekülaggregate geschieht durch Ultrafilter von gemessener Porenweite. An Hand dieser Beobachtungen ist es mit der wohl nicht ganz ausreichenden Zuhilfenahme von Jodreaktion und Reduktionsfähigkeit möglich, die in verschiedener Weise herbeigeführte Substanzzertrümmerung zu verfolgen. Die beiden letztgenannten mit herangezogenen Beobachtungsmethoden geben uns einen gewissen Anhalt, ob nicht gleichzeitig eine Zertrümmerung der Elementarmolekel einhergeht.

Untersucht man die unter bestimmten Umständen gewonnenen Stärkelösungen auf die Größe der Molekülaggregate bei verschiedenen Stärkesorten, so ergeben sich ganz verschiedene Werte. In der Tab. I. sind einige von S a m e c erhaltene, dem Buche K a r r e r s entnommene Zahlen aufgenommen. Diese Zahlen sind nicht konstante Größen. Sie sind sehr veränderlich je nach der Dauer der Behandlungsweise. Allgemein läßt sich beobachten, daß alle auf eine Veränderung der Molekülaggregat-

größe hinwirkenden Einflüsse stets nur eine Verkleinerung des Molekülaggregates ergeben. Will man daher verschiedene Stärkesorten in dieser Richtung miteinander vergleichen, so ist besonders darauf zu achten, daß die Untersuchungsbedingungen streng eingehalten werden.

Im Sinne der obigen Ausführungen, daß es für die Festlegung des chemischen Baues der Stärkesubstanz notwendig ist, diese in einzelne Moleküle zu zerlegen, war man auf verschiedensten Wegen bemüht, Methoden zu finden, die es erlauben, die großen Molekülaggregate in kleine Verbände und nach Möglichkeit in die Elementarmolekel zu zerlegen, ohne aber die Elementarmolekel selbst irgendwie zu verändern. Von einer Reihe verschiedener Verfahren kommen für analytische Zwecke nur wenige in Betracht, da die meisten anderen vorgeschlagenen Methoden in besonders starkem Maße auch das Elementarmolekel angreifen. Das sind besonders die Methoden, welche mit Säuren arbeiten. Diese eignen sich nur für technische Zwecke. Für wissenschaftliche Zwecke am brauchbarsten sind zurzeit nur jene Verfahren, welche mit neutralen Mitteln arbeiten. Zu nennen ist das Verfahren von Z u l k o v s k y (1880), M a l f i t a n o und M o s c h k o f f (1910).

Die von Z u l k o v s k y vorgeschlagene Lösung der Stärke geschieht durch Erhitzen in Glycerin auf 230<sup>o</sup> C. Das Produkt ist eine im Wasser leicht zerteilbare Substanz mit einer inneren Reibung kristalloid gelöster Stoffe. Man spricht daher die so behandelte Stärkesubstanz als „lösliche Stärke“ an. Das Produkt zeigt eine unveränderte Jodreaktion, reduziert nicht F e h l i n g -sche Lösung. Daß eine weitgehende Molekülaggregatzetrümmerung erfolgt ist, beweist der Umstand, daß es gelungen ist, einen gewissen Anteil dieser löslichen Stärke durch Kollodiummembranen zu ultrafiltrieren. Aus dieser Beobachtung folgt, daß die Molatgröße unter 2000 herabgedrückt worden ist, ohne mit den angewendeten Prüfmethode irgendwelche Anzeichen einer Molekülveränderung zu geben. Ob wir es in diesem ultrafiltrierten Anteil bereits mit den Elementarmolekeln zu tun haben, ist ungewiß.

Bei Einwirkung von Oxydationsmitteln gehen größere Veränderungen vor sich. Säuren spalten in der Hitze die Stärkekornsubstanz quantitativ in Glukose. Als Zwischenprodukte dieser Spaltung treten Stoffe auf, die man unter dem Sammelnamen „Dextrine“ zusammenfaßt. Unter dem Einfluß von Alkalien, z. B. Natronlauge, bilden sich Additionsverbindungen. Oxydationsmittel, wie Wasserstoffsperoxyd, Bromwasser, Salpetersäure u. a., bewirken immer erst eine Hydrolyse, dann erst eine Oxydation. Allen diesen Eingriffen geht eine Umwandlung voran, deren Ergebnis zunächst eine löslichgemachte Stärke ist. Die Vorgänge sind im einzelnen unbekannt.

Mit der Zunahme des Alters eines Kleisters entstehen in ihm unregelmäßige, bisweilen auch völlig rundliche Gebilde. Bei diesem Prozeß, der nach den neuesten Forschungen als ein Auslockungsprozeß anzusprechen ist, kommt es nach gewissen physiko-chemischen Veränderungen der in Lösung befindlichen

Molekülaggregate zur abermaligen Wirkung der im Verkleisterungsprozeß aufgehobenen übermolekularen Kräfte, und unter diesem Einfluß kommt es wieder zur Aggregation in größeren Micellverbänden. Maquenne (1903) bezeichnete diese Erscheinung als „Retrogradation“. Diese Erscheinung war aber schon vor Maquenne von Bütschli (1897 c) ausführlich beschrieben worden. Bütschli sah in diesem Prozeß die Bildung „künstlicher Stärkekörner“, weil die kugeligen Aggregate schon äußerlich eine gewisse Ähnlichkeit mit den Stärkekörnern besitzen. Vor allem war es aber der gleiche strukturelle Aufbau, der ihn dazu veranlaßte, in diesem Prozeß einen außerhalb des Plastiden möglich gewordenen Stärkebildungsprozeß zu sehen. Diese künstlichen Produkte zeigen ebenso wie die Stärkekörner radiale Struktur, mit dem von Stärkekörnern her bekannten kristalloptischen Verhalten. Trotzdem diese Gebilde in den beiden Richtungen den Stärkekörnern völlig gleichen, dürfen wir diese Erscheinung nicht zur Erklärung der Stärkekornbildung im Plastiden heranziehen. Die Untersuchungen von Samiec (1914) haben nämlich gezeigt, daß unter den Entstehungsbedingungen „künstlicher Stärkekörner“ die Viskosität der Lösung abnimmt und daß gleichzeitig damit die Leitfähigkeit zunimmt. Es handelt sich demnach um den Austritt von Elektrolyten aus den Stärkemicellen, die, wie wir noch hören werden, das kleisterbildende Prinzip des Kleisters darstellen. Die Bildung stärkekorähnlicher Aggregate ist also nach Samiec ein Denaturierungsvorgang.

Mit einer sehr ähnlichen oder gleichen Erscheinung hat es Bütschli (1897 b) zu tun gehabt, als er die gleiche Aggregation von Micellen zu den gleichen Gebilden aus der „löslichen Stärke, Kahlbaum“ durch Alkoholfällung erhalten hat. Mit dieser Angabe deckt sich auch gut eine Mitteilung von van de Sande Bacchuzen (1926 b), nach der die von zerriebenen Stärkekörnern in ganz kurzer Zeit bei Zimmertemperatur in Lösung gegangenen Micellen bei Alkoholfällung morphologisch und physikalisch gleiche Gebilde ergeben.

### b) Zur Chemie der Stärkekornsubstanz.

Die Aufbaukomponenten eines Stärkekornes.

Schon Nägeli (1858) hat zur chemischen Untersuchung der Stärkekornsubstanz die gelöste Form, also den Kleister, herangezogen. Er machte schon die Feststellung, daß im Kleister wenigstens zwei durch ihre Löslichkeit verschiedene Stoffe enthalten sein müssen. Die durch Fällung getrennten Komponenten unterschied er durch die Namen „Stärkezellulose“ und „Granulose“. In der Folgezeit hat sich zunächst A. Meyer (1895) mit der chemischen Zusammensetzung der Stärke befaßt. Den Untersuchungen entsprang eine neue Bezeichnungsweise: „Amylose  $\alpha$ “ und „Amylose  $\beta$ “. Auch diese Bezeichnungsweise hat sich aber nicht allgemein durchgesetzt. Sie wurde von der Maquenne (1903) vorgeschlagenen Bezeichnungsweise verdrängt.

Dieser Forscher hat die zwei isolierbaren Komponenten eines Stärkekornes eingehender präzisiert und hat sie durch die Namen „Amylose“ und „Amylopektin“ unterschieden. Auf die Charakterisierung der als Komponenten aufgefaßten Stoffe von seiten dieser genannten Autoren wird hier im einzelnen nicht eingegangen, weil sie heute nur mehr historisches Interesse besitzen.

Eine gewisse Ausführlichkeit innerhalb des hier gezogenen Rahmens soll nur den neuesten Forschungen in dieser Richtung zuteil werden.

Nach einer ausführlicheren Untersuchung dieser Dinge durch G a t i n G r u s z e w s k a (1912) hat in erster Linie S a m e c und seine Mitarbeiter einen tieferen Einblick in das Wesen der beiden Komponenten ermöglicht. Durch Heranziehung neuer Methoden zur Trennung (Elektrodialyse) an Stelle der Fällungsmethode mittels Alkohol oder Essigsäure wurde zunächst ein anderes Mengenverhältnis der beiden Komponenten festgestellt. Bei der Fällungsmethode stellte G a t i n - G r u s z e w s k a eine Amylopektinausbeute von 40—45 %, S a m e c mit dem gleichen Verfahren in manchen Fällen bis zu 60 % fest. Die Elektrodialyse ergab jedoch für die gleiche Stärkesorte (Kartoffel) 73,5 % Amylopektin. Auch die kolloidchemische Charakterisierung dieser Stoffe wurde nach neuen Methoden vorgenommen.

Zur Charakterisierung der aus dem Stärkekleister gewinnbaren Stoffe sei folgendes kurz zusammengestellt:

Die Amylose stellt im durch Dialyse entsprechend gereinigten Zustand eine völlig aschefreie, pulverig beschaffene Substanz dar. Ihre heißen, wässrigen „Lösungen“ sind klar, dünnflüssig und bilden keinen Kleister. Durch Jod wird sie blau gefärbt. Beim Abkühlen oder beim Altern solcher Lösungen fällt die Substanz wieder aus. Die Lösung ist optisch aktiv (189°). Das Molekulargewicht (Molat nach S a m e c) 80.000.

Das Amylopektin ist hingegen eine gummiartige Substanz, die sich bei der Elektrodialyse am positiven Pol ansammelt. Dieses Verhalten verdankt sie einem durch Dialyse nicht entfernbaren Phosphorgehalt (Kartoffel 0,175 %). Jodzusatz ergibt eine violette Färbung. Spezifische Drehung 195—196°. Molat 140.000. Der Phosphorgehalt ist für diese Substanz kennzeichnend. Auch alte Säuren oder Laugen vermögen ihn nicht abzuspalten. Nur durch andauerndes Erhitzen auf Siedetemperatur oder kürzeres Erhitzen auf höhere Temperaturen wird in Wasser oder Säure die Phosphorsäure abgespalten. Mit ihrem Abspalten verliert das Amylopektin die Fähigkeit zur Kleisterbildung, ohne jedoch die Jodfarbe zu verändern. Das phosphorfreie Amylopektin wurde von S a m e c als „Erythroamylose“ bezeichnet. In diesem Zustand unterscheidet sich, soweit es der Kolloidchemiker heute feststellen kann, das Amylopektin nur durch die Jodfarbe von der Amylose, die S a m e c entsprechend dem Ausdruck „Erythroamylose“ als „Amyloamylose“ bezeichnet hat. Chemisch dürften sich beide unterscheiden, wie einige Forscher vermuten, aber direkte Anhaltspunkte konnten dafür bisher einwandfrei nicht

vermag, glaube ich auf die Notwendigkeit einer Berücksichtigung hinweisen zu müssen. Jedenfalls erscheint es mir noch nicht möglich zu sein, Amylose und Amylopektin mit „Inhalts-“ und „Hüllsubstanzen“ gleichzusetzen.

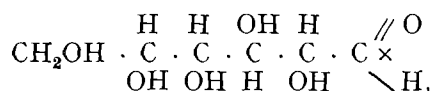
### Zur Chemie des Elementarmolekels.

Es gibt zwei Wege, auf denen man zur Feststellung des konstitutionellen und konfigurativen Aufbaues des Stärkeelementarmolekels zu gelangen trachtet. Der erste Weg sind die Versuche, durch künstliche Synthese von dem Totalhydrolyseprodukt, der Glukose, zu den polymeren dieser zu gelangen. Der zweite besteht in dem Studium der Abbauvorgänge der Stärke.

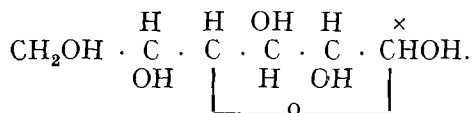
#### Synthese:

Was zunächst den Aufbau anlangt, so muß es gleich von vornherein heute noch ganz aussichtslos erscheinen, auf diesem Wege einen genügenden Einblick in die Aufbauwege zu erhalten. Zwecks Veranschaulichung der hier herrschenden Schwierigkeiten scheint es mir nicht überflüssig zu sein, auf die Mannigfaltigkeit der konfigurativen Möglichkeiten an Hand von Formelbildern hinzuweisen, wie sie von H. Pringsheim (1925) in seiner Zuckerchemie in übersichtlicher Weise gegeben sind. Mehr Einzelheiten findet man bei Zemplen (1922).

Um den beobachteten Erscheinungen an Zuckerlösungen, von denen uns die der Glukose als dem Totalhydrolyseprodukt der Stärke ganz besonders interessieren, gerecht zu werden, sah man sich dazu veranlaßt, den Zucker nicht in der Aldehydform:

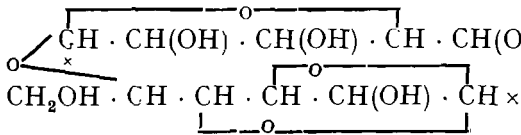
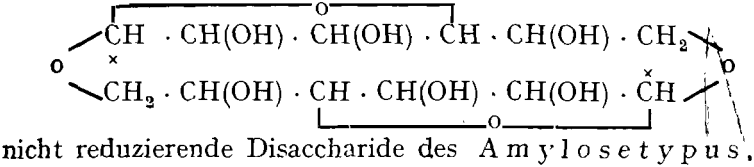
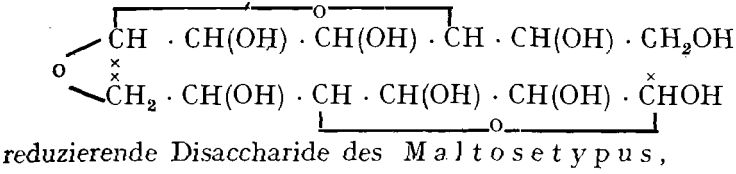
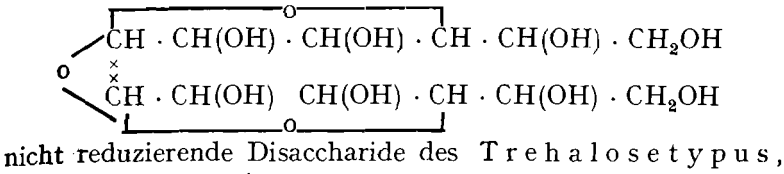


sondern in der nachstehenden Form bildlich darzustellen:



Da sich in einer Lösung überdies noch bis zu einem gewissen Zeitpunkt das anfängliche Drehungsvermögen ändert, ehe es konstant wird, nimmt man an, daß sich zwei Formen bilden. In dem Formelbild drückt man das durch die Stellung des H-Atoms am glukosidischen C-Atom (×) zur Sauerstoffbrücke aus. Die Zahl der Glukosen nimmt zu, wenn es durch Austritt eines Moleküls Wasser zur Bildung von Anhydrozuckern (Beispiele in Tabelle 2) kommt. Auf synthetischem und analytischem Wege hat man erkannt, daß die Glukosemoleküle in mannigfacher Weise zu Disacchariden zusammentreten können. Die verschiedenen Disaccharide werden in den Formelbildern durch die Zahl, Lage und

Spannweiten der Sauerstoffbrücken unterschieden. Von den vier wichtigsten Typen der Glukosedisaccharide:



cht reduzierende Disaccharide vom Anhydrose Typus,

und zur Veranschaulichung der hier herrschenden verwickelten Verhältnisse einige Beispiele in der entsprechenden Schreibart aufgenommen. Die Beispiele werden eindrucksvoll zeigen, daß die restlose Aufklärung eines Zuckers in konstitutioneller und konfigurativer Richtung insofern auf große Schwierigkeiten stößt, als zur Bestimmung der genannten Eigenschaften so nahe verwandter Stoffe nur die beobachteten Umsetzungen in andere einigen Aufschluß geben können. Dabei ist vorläufig gar nicht berücksichtigt worden, daß es außer der Glukose noch 31 andere Aldohexosen gibt, so daß die Zahl der Möglichkeiten ins Unübersehbare steigt.

Es überrascht daher nicht, daß die bisherigen Aufbauversuche noch nicht die gewünschten Erfolge hatten.

Es ist zwar bereits gelungen, eine Anzahl einfacher Saccharide rein synthetisch herzustellen. Aber alle chemischen Vorgänge, welche zu solchen Synthesen führen, sind ungemein umständlich und nicht geeignet zur Aufklärung der natürlichen Prozesse, sei es, daß es sich um totale Synthesen von Monosacchariden, sei es, daß es sich um die Überführung solcher in Disaccharide handelt.

Obgleich schon Methoden ausgearbeitet sind, die es ermöglichen, auch von Monosacchariden zu Di- oder Polysacchariden



zu gelangen, so ist bis heute noch nicht gelungen, die gerade in der Zelle vorkommenden Di- und Trisaccharide synthetisch herzustellen (s. Z e m p l é n 1922, S. 479). Bei allen diesen Methoden bedient man sich gewisser Umwege, die im Organismus nicht vorkommen dürften, so daß sie uns heute noch kein Verständnis für die synthetischen Vorgänge im pflanzlichen Organismus, welche ja von Enzymen vermittelt werden, ermöglichen.

In diesem Zusammenhange dürfte es nicht uninteressant erscheinen, daß Molekularsynthesen von Zuckern bei Anwesenheit gewisser biologischer Katalysatoren beobachtet worden sind. H. P r i n g s h e i m (1926) führt zwei Fälle an: Die Bildung von Maltose und Revertose durch  $\alpha$ -glukosidisches Hefeenzym und Emulsin aus Glukose, und die von Gentiobiose und Zellobiose durch ein  $\beta$ -glukosidisches Enzym mancher Hefen aus konzentrierten Zuckerlösungen nach längeren Zeiträumen. Bei Verdünnung tritt aber wieder Rückbildung ein. Es wird mit Recht ausdrücklich darauf hingewiesen, daß auch diese Prozesse im Zellgeschehen nicht vorkommen dürften. Eine andere, von Konzentration und Zeit unabhängige Maltosebildung, die ebenfalls auf Enzymtätigkeit zurückgeht, wurde bei Stärkeabbauprozessen beobachtet, wo reaktionsfähige Glukosereste zu Maltose zusammentreten. Auch übermolekulare Synthesen, solche, wo Moleküle durch besondere Kräfte „Molekularvalenzen“ (1926, S. 3018) zu höheren Verbindungen zusammengefügt werden, sind bekannt geworden. Als wichtigstes Beispiel ist die Synthese der Diamylose zu Hexamylose, die bereits kolloiden Charakter besitzt, zu nennen.

#### A b b a u.

Weit ergebnisreicher muß schon von vornherein jener Forschungsweg der Stärkechemie sein, der sich mit dem Chemismus des Abbaues befaßt, weil der Abbauprozess sich auch außerhalb der Pflanze ohne Mitwirkung lebender Zellen vollziehen läßt und daher leichter der Erforschung zugänglich ist. In der Darstellung der bisherigen Ergebnisse in dieser Richtung lehnt sich der eben folgende Abschnitt eng an die klare und erschöpfende Darstellung an, die H. P r i n g s h e i m (1926, S. 3010—3014) gegeben hat. Die auf dem Gebiete der Stärkechemie gemachten Fortschritte sind sehr bedeutungsvoll für die Vorstellungen vom Stärkeauf- und -abbau in der lebenden Zelle. Außerdem beleuchten sie scharf, wie primitiv die bisherigen Vorstellungen vom Auf- und Abbau in der Zelle waren.

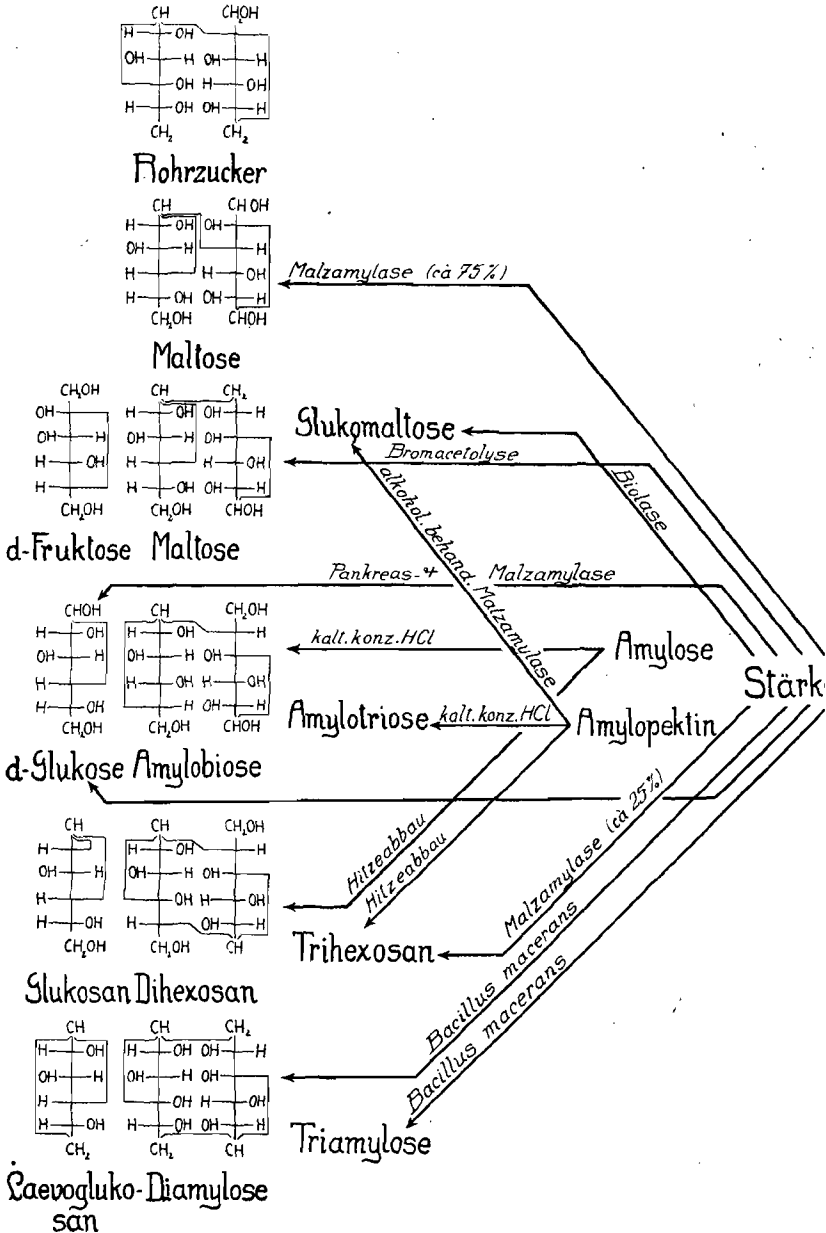
Es gibt chemische und enzymatische Abbauprozesse. Bei allen diesen sind höchstens die Endprodukte, nicht aber alle vorher durchlaufenen Zwischenprodukte heute bekannt. Immerhin ergibt sich als eine allgemeine Tatsache, daß die Endprodukte der verschiedenen Abbauvorgänge meistens verschieden sind. Hydrolyse mittels verdünnter Säuren gibt als Endprodukt ausschließlich Glukose. Während des Abbaues liegen hier ebenso wie bei anderen Abbauprozessen Gemische verschiedener Abbauprodukte vor, deren konstitutionelle und konfigurative Beschaffenheit natürlich

unter den früher genannten Umständen noch nicht genügend geklärt werden konnte. Eine kolloidchemische Charakterisierung der Dextrine beim Enzymabbau hat Samec (1919) gegeben. Man faßt sie bekanntlich als „Stärkedextrine“ zusammen. Ihre Bedeutung als Zwischenprodukte ist nicht bekannt. Bemerkenswert ist, daß dabei nicht ein einzelner Stoff vorherrscht. Nie wird bei diesen Abbauvorgängen Maltose gefunden, auch bei der Azetylierung nicht. Nur bei der Bromazetylierung wird Maltose (100 %) gebildet.

Werden die beiden Stärkebestandteile, die Amylose und das Amylopektin, getrennt abgebaut, so ergibt sich beim Abbau mittels kalter konzentrierter Salzsäure aus Amylose Amylobiose (ein Glukosedisaccharid), aus dem Amylopektin Amylotriose (Glukosetrisaccharid), in der Siedehitze aber aus beiden Glukose. Bei der Azetylierung mit schwacher Schwefelsäure erhält man Ester von Di-, im anderen Fall von Trihexosan. Diese beiden nicht reduzierenden Abbauprodukte erhält man auch bei Abbau in Glycerin mittels Hitze. Das tierische Glykogen, welches dem Amylopektin, und das Isolichenin, das der Amylose entspricht, zeigen die gleichen Abbauprodukte.

Der fermentative Abbau. Die stärke-spaltenden Enzyme des Tier- und Pflanzenreiches, zusammengefaßt unter dem Namen Amylasen (Waldschmidt-Leitz, 1926); liefern als Abbauprodukt Maltose neben einer geringen Menge (ca. 25 %) eines anderen Zuckers, der vielfach als Grenzdextrin bezeichnet wird. Er stellt Trihexosan dar, das auch bei Hitzeabbau gewonnen wird. Der unvollständige Abbau der Stärke zu Maltose ist in seinem Grenzpunkt nicht konstant. Es gelang, diese Erscheinung auf den verschiedengroßen Mangel an Aktivator zurückzuführen. Bei Anwesenheit des in autolyserter Hefe vorhandenen Komplementes (oder von Eiweißabbauprodukten) geht der Stärkeabbau restlos bis zur Maltose vor sich. Bei der Untersuchung tierischer Amylasen hat sich gezeigt, daß die Pankreasamylase nicht befähigt ist, Amylobiose in Maltose zu überführen, eine Eigenschaft, welche der Malzamylase zukommt. Da durch gleichzeitige Einwirkung beider ohne Mitwirkung des maltosespaltenden Enzymes die Stärke vollständig in Glukose zerfällt, so wird von Pringsheim der Schluß gezogen, daß in der Stärke überhaupt keine Maltosebindungen vorkommen und Maltose am Abbauwege nicht gebildet wird. Die mit Alkohol behandelte Malzamylase verwandelt das Amylopektin in ein Trisaccharid, Glukomaltose. Das gleiche Endprodukt gewinnt man beim Stärkeabbau mittels eines bakteriellen Enzymes, welches Biolase genannt wird, bei 70°. Bei tiefen Temperaturen spaltet dieses Enzym die Stärke restlos in Glukose. Von großer Bedeutung für die Vorstellung vom Bau des Stärkemoleküles ist schließlich der Abbau mittels eines Enzymes des *Bacillus macerans*. Die Abbauprodukte Tetraamylose und Hexaamylose zeigen einesteils deutliche Beziehungen zur Stärke durch ihr Verhalten zu Jod, durch die Aufnahme von jonisiertem und atomarem Halogen, anderenteils

zu den Hexosanen durch die  $\gamma$ -Glukosereste. Die Tetraamylose geht ohne strukturelle Veränderung und ohne Wasseraufnahme in Diamylose, die Hexaamylose in Triaamylose über. Es liegen in der



Diamylose und Triaamylose Körper vor, die ohne Zuhilfenahme von Molekularvalenzen, vielmehr durch besondere Kräfte, „übermolekulare“ Kräfte oder „Kristallvalenzen“, zu größeren Kom-

plexen zusammentreten können. Diese in enger Anlehnung an die Zusammenstellung von Pringsheim genannten Tatsachen lassen zur Genüge erkennen, daß die bisherigen Vorstellungen, welche in der physiologischen Literatur über den Stärkeaufbau erörtert worden sind, durch die bisherigen sowie kommenden chemischen Untersuchungen einer gründlichen Revision unterworfen werden müssen.

Zwecks Veranschaulichung der Tragweite der neuesten Ergebnisse chemischer Forschungen auf unsere Vorstellungen soll für den Nichtchemiker das eben über den Abbau Gesagte schematisch (nach H. Pringsheim, 1926) mit einigen unwesentlichen Veränderungen zusammengestellt werden. Wenn bei den Disacchariden Formelbilder an Stelle der Namen gesetzt werden, obgleich die Struktur und Konfiguration meistens noch nicht völlig klargelegt ist, so geschieht dies in der Absicht, möglichst eindrucksvoll die verwickelten Verhältnisse vorzuführen, soweit dies in Formelbildern zum Ausdruck kommt. Das in jedem Formelbild enthaltene vierbalkige Kreuz stellt die vier asymmetrischen Kohlenstoffatome dar. Der Buchstabe „O“ ist in den Sauerstoffbrücken der Einfachheit wegen fortgelassen.

### III. Zur Kenntnis des Algenstärkekornes.

#### 1. Über das Vorkommen kristallisierter Reservestoffe bei Algen.

Wird das System der Algen überblickt und dabei Umschau gehalten, wo Stärke oder stärkeähnliche Produkte vorkommen, so findet man, daß solche Stoffe auch bei Algen eine große Rolle als Reservestoffe spielen. Für ganze, große Gruppen ist Stärke der charakteristische Reservestoff. Zur Vermittlung eines rascheren Überblickes werden die notwendigen Anhaltspunkte in Tabellenform zusammengestellt. In dieser Übersicht werden die Ausnahmefälle, soweit sie aus den zu diesem Zweck herangezogenen Werken von Pascher, Süßwasserflora, und Oltmanns (1922) u. a. aufgeführt sind, hervorgehoben. Erwähnt werden gleichzeitig die Lokalisation der Stärke und das Auftreten besonderer Plastiden- oder Zytoplasmadifferenzierungen, welche als Pyrenoide bezeichnet wurden. Diese Gegenüberstellung dürfte zur Charakterisierung des Pyrenoides (seiner Funktion bei der Stärkeablagerung) zweckmäßig sein.

#### Cryptomonaden.

*Cryptochrysis*, *Cryptomonas*, *Chilomonas* (saprophytisch) stärkeähnliches Kohlehydrat außerhalb des Chromatophoren, keine pyrenoidähnlichen Gebilde,

*Protochrysis*, *Nephroselmis*, *Monomastix*, stärkeähnliches Kohlehydrat außerhalb des Chromatophoren, pyrenoidartige Gebilde im Zytoplasma, welche zur Abscheidung des Kohlehydrates nicht dienen.

*Rhodomonas*, *Chroomonas*, stärkeähnliches Kohlehydrat, pyrenoidähnliche Gebilde im Zytoplasma, an diesem Reservestoffabscheidung in Form zweier Kalotten.

*Cyathomonas*, *Naegeliella* u. a., Einzelheiten unbekannt.

#### Euglenen.

Paramylon als Reservestoff, welcher außerhalb der Chromatophoren abgeschieden wird. Pyrenoidartige Gebilde bei manchen Arten im Chromatophor, bei manchen im Zytoplasma; manchen Arten fehlen solche Differenzierungen.

#### Dinoflagellaten.

Ein stärkeähnliches Kohlehydrat außerhalb des Chromatophoren abgeschieden. Bei manchen Arten pyrenoidartige Differenzierungen im Chromatophor.

#### Volvokalen.

Polyblepharidinen. Fast alle Vertreter besitzen Stärke und stärkeführende Pyrenoide im Chromatophor.

Ausnahmen: *Spermatozopsis*, *Korschikoffia*, *Polytomella* (saprophytisch): führen Stärke, besitzen keine Pyrenoide. *Furcilla* (saprophytisch), *Collodictyon* (animalisch): keine Stärke, keine Pyrenoide. *Pocillomonas* Stärke außerhalb des Chromatophoren (!), keine Pyrenoide.

Chlamydomonaceen. Fast alle Vertreter führen Stärke und stärkeumhüllte Pyrenoide.

Ausnahmen: Stärkeführend, aber ohne Pyrenoide: *Scherfellia*, *Carteria oleifera*, *C. salina*, *C. malleolata*, *C. ovata*, *C. caudata*, *C. albobriata*, *C. lobata* (Korschikoffs Gattung *Tetramastix*), 30 *Chlamydomonas*-Arten der Untergattung *Chloromonas*, *Scourfieldia*, *Platychloris*, *Chlorobrachys*, *Phacotus subglobosus*, *Ph. crassus*, *Ph. glaber*, *Ph. australis*, *Polytoma* (chlorophyllfrei, saprophytisch), *Hyalogonium* (chlorophyllfrei, saprophytisch), *Chlamydo-blepharis* (chlorophyllfrei, saprophytisch), *Parapolytoma* (chlorophyllfrei, Stärke ist fraglich!). *Tussetia* (chlorophyllfrei, saprophytisch) bildet keine Stärke, keine Pyrenoide.

Volvocaceen. Alle bilden Stärke und führen stärkeumhüllte Pyrenoide.

#### Tetrasporalen.

Fast durchwegs Stärke und stärkeumhüllte Pyrenoide im Chromatophoren.

Ausnahmen: *Chlorangium* und *Chlorosarcina elegans* führen Stärke, aber keine Pyrenoide. *Schizochlamys* Stärke (?), aber nacktes Pyrenoid im Chromatophoren (!).

#### Protococcalen.

Fast durchweg Stärke und stärkeumhüllte Pyrenoide im Chromatophoren.

Ausnahmen: *Phytelios*, *Selenastrum*, *Scotiella*, *Chodatella* bilden Stärke, führen aber keine Pyrenoide. Ebenso einige Vertreter der Gattungen *Oocystis*, *Chlorella*, *Dictyococcus*, *Crucigenia*, *Tetrastrum*, *Ankistrodesmus*. Da die

Pyrenoide nicht immer gut zu erkennen sind und ein besonderes Nachweisverfahren vielleicht nicht immer angewendet worden ist, soll die namentliche Aufzählung unterbleiben. *Closteriococcus* führt keine Stärke und keine Pyrenoide.

o t r i c h a l e n.

Durchweg Stärke und stärkeumhüllte Pyrenoide im Chromatophoren.

Ausnahmen: Stärkeführend, aber ohne Pyrenoide:

*Microthamnion*, *Zoddaea*, *Ulvella*, *Gloeopanax*, *Phycopeltis*.

c r o s p o r a l e n.

Stärke wird in den Chloroplasten gebildet, Pyrenoide fehlen.

d o g o n i a l e n.

Durchweg Stärke und stärkeführende Pyrenoide im Chromatophoren.

n j u g a t e n.

Durchweg Stärke und stärkeführende Pyrenoide im Chromatophoren.

Ausnahme: *Mesogerron* bildet Stärke, führt aber keine Pyrenoide.

o h o n o c l a d i a l e n.

Durchweg Stärke und stärkeumhüllte Pyrenoide im Chromatophoren.

Ausnahme: *Chaetonella* bildet Stärke, führt aber keine Pyrenoide.

o h o n a l e n.

Dodiaceen. Nach E r n s t (1903, 1904) auf Grund der Beobachtung von *Udotea* Stärkebildung in den pyrenoidfreien Chloroplasten, nach eigenen, unveröffentlichten Untersuchungen am gleichen Objekt, aber in besonderen „Leukoplasten“; in den Chloroplasten niemals Stärke.

Bryopsidaceen. Stärke und stärkeumhüllte Pyrenoide in den Chloroplasten.

Derbesiaceen. Stärke und stärkeumhüllte Pyrenoide in den Chloroplasten.

Ausnahme: Bei *Derbesia neglecta* nach Untersuchungen von E r n s t (1904) Stärke in pyrenoidfreien Chloroplasten. Nach den Abbildungen und der Beschreibung könnte auch eine Stärkebildung in „Leukoplasten“ wie bei *Udotea* und *Caulerpa* angenommen werden.

Caulerpaceen. Nach eigenen, unveröffentlichten Untersuchungen Stärkebildung in „Leukoplasten“; in den Chloroplasten niemals Stärke.

Vaucheriaceen. Keine Stärke, keine Pyrenoide.

Ausnahme: *Vaucheriopsis* vielleicht doch Stärke. *Dichotomosiphon* nach E r n s t (1902) Stärkebildung in den pyrenoidfreien Chloroplasten. Nach den Abbildungen und der Beschreibung und meinen Beobachtungen an *Caulerpa* und *Udotea* dürfte hier eine Stärkebildung in „Leukoplasten“ vorliegen.

**B a n g i a l e n.**

Ein stärkeähnliches Kohlehydrat außerhalb der Chromatophoren. Im Chromatophoren pyrenoidartige Differenzierungen.

**R h o d o p h y c e e n.**

Ein stärkeähnliches Kohlehydrat außerhalb der Chromatophoren. Pyrenoidartige Differenzierungen im Chromatophor fehlen.

**C h a r a l e n.**

Stärkebildung in den Chloroplasten nach Art höherer Pflanzen. Pyrenoide fehlen.

Diese Zusammenstellung zeigt, daß die Stärke als Reservestoff bei den grüngefärbten Algen eine wichtige Rolle spielt. Nur bei wenigen Vertretern ist bis jetzt die Stärke nicht beobachtet worden. Ob diesen Organismen die Stärkebildungsfähigkeit vollkommen fehlt oder ob sie nur unter bestimmten Umständen, die bei den bisherigen Untersuchungen nicht vorgelegen haben, auftritt oder ob die bisherigen Beschreibungen auf Grund von Beobachtungen zufällig stärkefreier Zellzustände, welche bei jedem stärkebildenden Organismus beobachtet werden können, vorgenommen worden sind, ist zurzeit nicht zu ersehen. Aber es scheint nicht unwahrscheinlich, daß sich bei einer Anzahl dieser Organismen wird Stärke noch feststellen lassen, wie es bei manchen höheren Pflanzen durch Darbietung hoher Zuckerkonzentrationen möglich ist, wenn sie einmal in ihrem ganzen Entwicklungsgang und unter verschiedenen Ernährungsbedingungen werden untersucht werden. Aber auch Ausnahmefälle können im Hinblick auf ähnliche Verhältnisse bei den Phanerogamen nichts Überraschendes bieten. Bei stärkefrei beobachteten Organismen wurde vielfach Fett als Reservestoff angetroffen.

Von Stärke spricht man auch bei Rhodophyceen. Freilich wird diese Stärke dem Phanerogamenkohlehydrat meist nicht in dem Maße gleichgesetzt wie die Chlorophyceenstärke. Sie wird daher auch durch einen besonderen Namen „Florideenstärke“ von den beiden anderen Fällen unterschieden.

Als ein weiteres Vorkommen von Stärke ist das bei Cryptomonaden und Peridineen zu verzeichnen. Das Vorkommen der Stärke bei Flechten wird nicht besonders in der Tabelle hervorgehoben, weil das Vorkommen an die Anwesenheit stärkebildender Grünalgen als Symbiosenkomponente gebunden sein dürfte. Hier soll nur noch angemerkt werden, daß nach Tobler (1923, 1925) Stärkekörnchen auch außerhalb der Algenzellen zwischen den Hyphen des Pilzes vorkommen sollen. Die Existenz von Körnchen außerhalb der Algenzellen, welche Doppelbrechung, charakteristische Jodfarbe zeigen, soll nicht geleugnet werden, wenn darauf hingewiesen wird, daß damit die Gleichheit solcher Körnchen mit der Stärke höherer Pflanzen nicht bewiesen erscheint. Denn es kann sich auch um kristallinisch abgeschiedene Umwandlungsprodukte der Zellwandstoffe der beiden Flechtenkomponenten handeln. Daß solche Umwandlungsstoffe der Pilz-

zellmembranen entstehen und daß sie eine gewisse Ähnlichkeit mit der Stärke haben können, zeigen Beobachtungen an *Aspergillaceen* (siehe unten). Zugehörigkeit der von *Tobler* außerhalb der Algenzellen beobachteten Körnchen zur Stärke ist somit noch unsicher.

Stärke oder stärkeähnliche Kohlehydrate sind bisher nicht angetroffen worden bei den Vertretern der Cyanophyceen, Diatomeen und Phaeophyceen. Was bei der letztgenannten Gruppe eine Zeitlang als Stärke, „Phaeophyceenstärke“, angesehen wurde, ist nach *Kylin* (1913, 1915, 1918) nicht ein kristallisierter, sondern ein zähflüssiger Stoff. Er zeigt auch sonst keinerlei verwandtschaftliche Beziehungen zu Kohlehydraten.

Es ist von großem Interesse, daß bei einer Anzahl von Organismen, die sich wegen ihrer besonderen Zellorganisation in den aufgezählten systematischen Gruppen der Algen nicht einreihen lassen, ebenfalls Stärke vorkommt. Zunächst sei das plastidenfreie *Rhodochytrium* genannt. Dieser Organismus zeigt einerseits morphologische Verwandtschaftsbeziehungen zu den *Protococcalen*, andererseits ist aber seine physiologische Beschaffenheit wie die eines Pilzes. Hier kommt ein der Stärke sehr ähnlicher, kristallinischer Stoff als Reservestoff vor (*Griggs* 1912, daselbst die ältere Literatur).

Hier sind auch jene Organismen zu nennen, die von *Krüger* (1892) aus dem Saftfluß von Bäumen isoliert worden und von ihm in morphologischer, chemischer und ernährungsphysiologischer Richtung näher untersucht worden sind. (*Prototheca Zopfii* und *Pr. moriformis*). Es sind chlorophyllfreie Organismen, die durch die Zellvermehrungsart und durch die Abscheidung eines anscheinend kristallinischen, der Stärke vielleicht nahestehenden Reservestoffes mit den Grünalgen sehr nahe verwandt, sich aber durch die chemische Beschaffenheit der Zellmembran von diesen unterscheiden. *Krüger* hält die Organismen für Pilze. Ihre systematische Stellung ist aber bis heute nicht genügend geklärt. *Oltmanns* (1923) erwähnt sie bei den *Protococcalen*, *Pascher* (1915) hat sie in dieser Gruppe nicht aufgenommen. Der in Körnchen auftretende Reservestoff nimmt bei Jodzusatz eine rotbraune Färbung an.

Weit bemerkenswerter als *Rhodochytrium* und *Prototheca*, die als Stärkebildner trotz ihrer noch fraglichen systematischen Stellung nicht so auffallen, weil mehrere farblose stärkebildende Organismen unter den aufgezählten Gruppen eingereiht erscheinen, sind andere, erst in jüngster Zeit bekanntgewordene Fälle.

Zwei wegen des eigentümlichen Zellbaues in verschiedene Gruppen eingereihte Organismen sind die von *Geitler* (1923 b, daselbst die ältere Literatur) neuerdings untersuchten *Glaucocystis* und *Gleochaete*. Beide Organismen „stellen Formen dar, deren Chromatophoren eine deutliche Beziehung zu freilebenden Blaualgen besitzen. Sie sind aber physiologisch bereits vollkommen unselbständig und zeigen in ihrer Gestalt Abweichungen, die durch ihre Lebensweise bedingt sind“ (S. 21). Beide sind auffallender-



weise zur Stärkebildung befähigt (Chodat 1919, Geitler 1924b). Ein weiterer Organismus mit endophytisch lebenden Cyanophyceen und mit Stärkespeichervermögen ist die von Korschikoff (1924) beschriebene *Cyanophora paradoxa*. Ein Flagellat mit seitlich apikalen Geißeln, entfernt ähnlich der *Cyanophora*, ist von Herrn Prof. Pascher<sup>1)</sup> jüngst beobachtet worden. Er besitzt gewöhnlich vier fast kugelige Blaualgencellen eingelagert. Gelegentlich sind nur 3, 2 oder 1 Zelle vorhanden. Dies aber selten. Als Assimilationsprodukt tritt Stärke und etwas Fett auf. Bei Formen, die nur eine Cyanophyceenzelle im Protoplasten hatten, geschah es einigemal, daß bei der Flagellatenteilung eine cyanophyceenfreie Zelle gebildet wurde. Soweit Stärke von der Mutterzelle mitgegeben wurde, wurde diese verbraucht. Niemals ist aber bei diesen farblosen Formen eine Stärkeanreicherung gesehen worden, ebensowenig wie bei farblosen Formen, deren Genese nicht gesehen werden konnte, Stärke vorgelegen hat.

Anhangsweise sei noch darauf hingewiesen, daß auch bei Vertretern gewisser Gruppen von Protozoen im Zytoplasma Stoffe in Körnern vorkommen, die infolge der Farbreaktion bei Jodzusatze, ihrer Quellbarkeit, ihres morphologischen Aussehens ebenfalls an Stärke erinnern. Man unterscheidet diesen Stoff aber von der Stärke höherer Pflanzen durch den Namen „Gregarinstärke“. Eingehendere morphologische und mikrochemische Untersuchungen verdanken wir Bütschli (1870, 1885, 1904) Maupas (1885, 1886) und Meyer (1920. Hier ein ausführlicher Literaturnachweis). Auch bei den Pilzen, den Aspergillaceen, wird ein Vorkommen von „Stärke“ angegeben. Freilich unterscheidet sich dieses Kohlehydrat von dem, was wir sonst Stärke nennen, dadurch, daß es sich um einen Stoff, der durch Umwandlung der Pilzzellmembran entsteht und der in gelöster Form, nicht aber kristallisiert, sowohl in den Zellen als auch außerhalb dieser unter abnormen Außenbedingungen zur Abscheidung gelangt. Boas (1916, 1917, 1919 a und b) gab ihm den Namen „lösliche Stärke“ wegen des physikalischen und chemischen Verhaltens. Schmidt (1925) findet, daß es mit der Amylose höherer Pflanzen identisch ist.

Erst zukünftige chemisch-physikalische Untersuchungen und Untersuchungen des enzymatischen Abbaues werden zeigen, inwieweit die Anwendung des Namens Stärke in den genannten Fällen mit Berechtigung erfolgt ist.

Eine sehr auffallende Erscheinung ist der Umstand, daß bei einer sehr kleinen Gruppe von Algen, den Eugleninen, ein Reservestoff vorkommt, der sich nicht nur durch die Art der Lokalisation innerhalb der Zelle, durch die Form, in welcher er abgeschieden wird, sondern auch durch das Ausbleiben einer Färbung bei Jodzusatze und durch etwas andersartige Löslichkeitsverhältnisse von der übrigen Algenstärke unterscheidet. Wegen dieses besonderen Verhaltens wurde ihm frühzeitig ein besonderer Name, „Paramylon“, gegeben.

<sup>1)</sup> Nach freundlicher, mündlicher Mitteilung, da die Arbeit zur Zeit der Abfassung des Manuskriptes noch nicht erschienen war.

## 2. Die Chlorophyceen.

### A. Ökologie der Stärkeablagerung.

Bei den hier zusammengefaßten Algen ist das Vorkommen der Stärke innerhalb der Zelle bis auf wenige Ausnahmefälle (*Taulerpa*, *Udotea*, *Dichatomosiphon*, *Derbesia*, *Pocillomonas*) und die chlorophyllfreien Organismen auf die Chloroplasten beschränkt. Die eben genannten Ausnahmefälle werden wir aus dieser Gruppe herausheben und gesondert besprechen. Für die übrigen gilt heute der oben ausgesprochene Satz.

Unter den älteren Angaben sind einige Stellen, wo behauptet wird, daß bei einigen hierher gezählten Organismen Stärkekörner im Zytoplasma vorkommen können. Eine dieser Angaben stammt von S t r a s b u r g e r (1880), wo geschildert wird, daß in den Zytoplasmaströmen bei *Spirogyra* zwischen den Chloroplasten kleine Stärkekörner mitgeführt werden. In den späteren Untersuchungen, besonders in den von A. M e y e r (1920) und in eigenen, konnte trotz eingehender Beobachtung niemals Stärke im Zytoplasma festgestellt werden. Es ist wohl eine Verwechslung mit irgendwelchen Mikrosomen, welche sich in größerer Zahl darin vorfinden, erfolgt. Auch O v e r t o n (1889) will bei *Volvox minor* Stärke im Zytoplasma gesehen haben.

Da auch an diesen Objekten bei späteren Untersuchungen die Stärke ausschließlich im Chromatophor angetroffen wurde, so gilt der von A. M e y e r für die Phanerogamenstärke aufgestellte Satz, daß sie nur in Chloroplasten entstehen kann und daß sie darin ständig eingeschlossen bleibt, wohl auch für alle Vertreter der grüengefärbten Chlorophyceen.

Bemerkenswert ist daher, daß in jüngster Zeit doch ein Ausnahmefall beobachtet wurde. S t e i n e c k e (1926) beschreibt den neu entdeckten *Pocillomonas* als einen Volvokalenvertreter, der in seinen Zellen mehrere reingrüne pyrenoidlose, radiär angeordnete, ovale Chromatophoren führt und der seine Stärke außerhalb dieser in der Zellmitte um den Kern gruppiert ablagert (Abb. 17). Dieser Organismus verdient daher weitere Untersuchung. Vielleicht handelt es sich um einen Organismus, der einer anderen Algengruppe angehört und so seine scheinbare Ausnahmestellung, als der einzige unter vielen, hinsichtlich seiner Stärkebildung verständlicher macht.

Neben den erörterten Ausnahmefällen werden in der Literatur Fälle geschildert wo in Zellen, die normalerweise die Stärke im Chloroplasten führen, gelegentlich die Stärke im Zytoplasma vorkommen soll, so daß die Möglichkeit der Stärkeabgabe der Chloroplasten ans Zytoplasma in Erwägung gezogen werden kann. So sagt G e i t l e r (1924c, S. 442) bei der Beschreibung der Zoosporenbildung von *Sorastrum spinulosum*: „... Die Chromatophoren rücken auseinander und runden sich ab; zwischen ihnen sieht man schaumiges Plasma mit Stärkekörnchen, das ganze Plasma ist in Bewegung begriffen (Abb. 8) ...“ Wie die Stärkenatur dieser Körnchen erwiesen worden ist, ist an dieser Stelle nicht ausdrück-

lich gesagt. Auch in seiner Abb. 9 fällt auf, daß die als Stärkekörner angesprochenen Körnchen in den jungen Zoosporen alle außerhalb des Chromatophoren liegen. Das Vorkommen von Stärkekörnchen im bei der Zoosporenbildung übrigbleibenden Zytoplasma ist auch bei anderen Organismen unter ähnlichen Bedingungen zu beobachten. So wird z. B. bei *Mesotaenium* unter gewissen Umständen innerhalb der Zellmembran ein Teil des Protoplasten, und zwar der kernhaltige, von einer normal beschaffenen Zellmembran umschlossen. Dabei werden verschieden große, kernlose Protoplastenteile (Zytoplasma mit Chromatophorenteilen) vom Übrigen abgeschnürt. Diese Teile umgeben sich nicht mit einer Membran. Anfangs sieht man in ihnen noch den grüngefärbten Chromatophor mit Stärkekörner. Nach Vollzug der Abschnürung setzt aber sehr rasch die Entfärbung ein, wobei die Stärkekörner nicht abgebaut werden, so daß in einem späteren Zeitpunkt die Stärkekörner frei im Zytoplasma zu liegen scheinen. Das gleiche, glaube ich, kann in allen Fällen bei der endogenen Zellbildung vorkommen, wenn Chromatophorenteile nicht in kernhaltige Protoplastenteile mit einbezogen werden. Nicht immer wird sich die Genese so leicht feststellen lassen wie bei *Mesotaenium*. Die Beobachtungen an diesem Objekt zeigen aber, daß solche Fälle nicht als Ausnahmen der Regel von der Stärkelagerung in Betracht kommen.

Da bei der systematischen Einordnung der Organismen morphologische Eigentümlichkeiten die wichtigsten Einteilungsprinzipien darstellen, so werden den Grünalgen auch Organismen zugezählt, welche durch ihren Zellbau, Vermehrungs- und Fortpflanzungsart an grüne Formen erinnern oder ihnen gleichsehen, die sich aber durch den Mangel an Chlorophyll und somit natürlich durch ihre ganze Stoffwechselphysiologie unterscheiden. Daher wollen wir für unseren Zweck diese Formen aus der Gruppe der Grünalgen herausheben. Unter den wenigen hierher gezählten Formen sind einige Stärkebildner. Auch für diese kann der oben ausgesprochene Satz keine Geltung besitzen. Von diesen uns hier interessierenden Formen sind besonders bemerkenswert *Polytoma*, *Hyalogonium*, *Chlamydolepharis*, *Parapolytoma*. Am eingehendsten ist von diesen *Polytoma* untersucht worden. An diesem Organismus wurde festgestellt, daß die in den Zellen an beliebigen Stellen auftretende Stärke augenscheinlich im Zytoplasma unmittelbar eingelagert ist. Leukoplasten als ihr eigentliches Einbettungssubstrat konnten trotz mehrfacher Untersuchungen (zuletzt E. Pringsheim - F. Mainx 1926) bisher auch mit Spezialfärbverfahren nicht wahrscheinlich gemacht werden. Falls also das kristallinische Kohlehydrat dieser farblosen Formen mit der Stärke völlig identisch ist, so würde hier ein zweiter wichtiger Ausnahmefall der angedeuteten Regel vorliegen, der für das Verständnis der Stärkeabscheidung von Bedeutung werden könnte.

Für die Chlorophyceen, worunter wir hier die Volvocalen, Tetrasporalen, Protococcalen, Ulothrichalen, Mikrosporalen, Oedo-

gonialen, Konjugaten, Siphonocladialen und Siphonalen nach Fortlassung der genannten Ausnahmefälle verstehen wollen, ist die Stärkeablagerung innerhalb des Chromatophoren in den weitaus meisten Fällen in deutlicher Beziehung zu besonderen Differenzierungen desselben, die man seit langem als „Pyrenoide“ bezeichnet. Damit ist ein vorhergehender Versuch einer Charakterisierung des Pyrenoides gerechtfertigt. Daß ihm eine gewisse Ausführlichkeit zuteil wird, hat seinen Grund darin, daß bisher eine kritisch sichtende Darstellung der bisherigen Beobachtungen und der daran geknüpften Vermutungen und Vorstellungen nicht erfolgt ist und daß ohne eine Ausführlichkeit das viele Unklare und Widersprechende nicht zu einem einheitlichen Bild zusammengefügt werden kann.

Obgleich bei einer großen Zahl von Grünalgen die Pyrenoide als besondere Stärkeabscheidungsorte des Chromatophoren dienen, so sind sie, wie schon aus der tabellarischen Zusammenstellung hervorgeht, nicht unbedingt notwendig. Auf die Bedeutung dieser Organellen wird später noch zurückzukommen sein. Hier soll nur auf die Erscheinung hingewiesen werden, daß bei einzelnen Formen (P a s c h e r 1927, S. 33, *Chlamydomonas inversa*) noch deutlich an der Gestalt des Chromatophoren zu sehen ist, wo das Pyrenoid gelegen haben könnte. Solchen Formen, die einen Übergang von pyrenoidführenden Formen zu pyrenoidfreien darstellen können, wäre eine besondere Aufmerksamkeit zu widmen.

### Zur Kenntnis der Morphologie des Pyrenoides.

#### a) Bemerkungen über das Pyrenoid im allgemeinen.

Als „Pyrenoide“ hat Schmitz (1881) die besonders differenzierten Chromatophorenpartien vieler Algen verstanden, „welche in der Grundmasse des Chromatophoren ebenso eingelagert sind wie die Nukleolen der Grundmasse des Zellkernes“. Daß die Pyrenoide vieler Algen (Diatomeen, Bangiaceen) im Gegensatz zu den Grünalgen keine Reservestoffhülle besitzen, hat Schmitz durch eine besondere Bezeichnungsweise nicht hervorgehoben, obgleich ihm die Tatsache gut bekannt war. Diese nach rein morphologischen Gesichtspunkten erfolgte Zusammenfassung von physiologisch verschiedenartigen Zellorganellen wurde von späteren Autoren beibehalten, ja sogar weiter ausgedehnt auch auf Gebilde, welche im Zytoplasma auftreten und hier als Abscheidungsorganellen für kristallinische Kohlehydrate dienen (z. B. Cryptomonaden). Diese Unschärfe der Definition führte beim Fortschritt der Erforschung kleindimensionierter Organismen zu einer Unübersichtlichkeit der äußeren Erscheinungsformen des Pyrenoides, die eine gewisse Abhilfe erforderlich erscheinen ließ. In diesem Sinne vorgehend, hat Geitler (1926) nach morphologischen Gesichtspunkten eine „provisorische“ Übersicht über die verschiedenen Pyrenoidarten zu geben versucht. Er unterscheidet:

- I. Nackte Pyrenoide.
  1. Im Chromatophor gelagert.
  2. Außerhalb des Chromatophoren gelagert.
- II. Umhüllte Pyrenoide.
  1. Im Chromatophor gelagert.
    - a) einheitliche,
    - b) zusammengesetzte,
      - + zweiteilige,
      - ++ vielteilige,
      - = polare,
      - == nicht polare.
  2. Außerhalb des Chromatophoren gelagert.

In ähnlicher Weise ist gleichzeitig auch Pascher (1926) darangegangen, die verschiedenen Erscheinungsformen der Volvokalen-Pyrenoide übersichtlich zusammenzustellen:

- I. Freie Pyrenoide,
- II. Eingesenkte Pyrenoide:
  1. Geschlossene mit
    - a) einfacher Schale,
    - b) zweiteiliger Schale,
    - c) zusammengesetzter Schale,
  2. Offene Pyrenoide:
    - a) zweischalige,
    - b) zusammengesetzte.

Inwieweit die aufgezählten Pyrenoidtypen, die hier ohne Berücksichtigung der systematischen Stellung und der physiologischen Organisation des betreffenden Organismus in einem System zusammengeordnet erscheinen, bei den einzelnen Algengruppen vorkommen, soll im folgenden für jede systematische Gruppe von Algen Erwähnung finden. Dabei soll berücksichtigt werden, inwieweit ihre Existenz erwiesen ist und inwieweit sie zur Klärung des Wesens des Pyrenoides beitragen kann.

b) Bemerkungen über die Untersuchungsmethoden und deren Ergebnisse.

Schmitz (1881) war der erste, der auf breiterer Basis eine genauere Beschreibung des Organelles gegeben hat, das von Vaucher (1803) entdeckt, von Braun (1850) in seinem Wesen in groben Zügen erkannt worden war. Er sowie die nächsten Untersucher nach ihm beobachteten hauptsächlich lebendes Material. Das Bild, das man sich damals vom Wesen der Pyrenoide gemacht hat, war ein ziemlich einheitliches. Die späteren Untersucher haben jedoch bei der Verwendung fixierten und gefärbten Materials Beobachtungen gemacht, die sie zu neuen Vorstellungen geführt haben. Da eine gleichzeitige Berücksichtigung des Zellenzustandes, mit welchem sich das Aussehen der Pyrenoide im lebenden und fixierten Zustand ganz wesentlich ändern kann, oft unterlassen wurde, konnten die mehrfach nicht übereinstim-

menden Anschauungen in den letzten beiden Dezennien nicht zur Deckung gebracht werden. Dazu trug auch der Umstand bei, daß vorher nicht untersuchte Organismen herangezogen worden sind, ohne daß zuvor die alten Angaben entsprechend nachgeprüft worden wären. So kam es, daß Pascher (1926) mit Recht sagen mußte, daß das Pyrenoid „die dunkelste Erscheinung in der Algenzelle“ ist.

Über die Untersuchungsmethodik. Bei der morphologischen Untersuchung des Pyrenoides spielt sicherlich die Lebensbeobachtung die wichtigste Rolle. Nur wenn die Beschaffenheit im Leben genau bekannt ist, kann daran gedacht werden, durch Anwendung von Denaturierungsmitteln weitere Einzelheiten über den Bau zu erhalten. Abgesehen von der Notwendigkeit einer Feststellung der physikalischen Beschaffenheit liegt die Bedeutung einer Lebendbeobachtung noch darin, daß nur durch sie die zeitlichen Veränderungen in eindeutiger Weise festgestellt werden können. (Teilungsvorgang, Stärkebildungsvorgang, Strukturveränderungen). Solche Versuche hat Chmielewski (1899) unternommen. Man hat aber, das ist sehr auffallend, trotz vieler Anstrengungen, die Vorgänge in ihrem Verlauf kennenzulernen, meist am fixierten und gefärbten Pyrenoid die notwendigen Details zu gewinnen gesucht, wo man im Prinzip nichts anderes tat, als die vorhandene Auswahl an Stadien zu einer Entwicklungsreihe zusammenzuordnen.

Nur die vorhergehende Lebenduntersuchung erlaubt uns, die durch Denaturierung stattgefundenen Veränderungen zu erkennen, und nur auf Grund der Kenntnis dieser vermögen wir die beobachteten Strukturen richtig zu bewerten. Aber gerade in jenen Arbeiten, wo fixiertes und gefärbtes Material zur Untersuchung herangezogen worden ist, vermißt man eine eingehende Berücksichtigung der Denaturierungsveränderungen. Diese wäre notwendig gewesen, da weitgehende Schlußfolgerungen aus den beobachteten Bildern gezogen worden sind (z. B. Timberlake 1901 b, Lutmann 1911).

Auch für die Bewertung der vorliegenden, einander in vielen Punkten widersprechenden Literaturangaben ist eine Berücksichtigung dieser Verhältnisse wichtig. Die Fixierungslösungen, welche wegen ihrer Güte für zytologische Zwecke besonders oft angewendet werden, verändern die Pyrenoidsubstanz und durch ihre mehr oder weniger stärkeverquellende und stärkeabbauende Wirkung die Stärkehülle, und dadurch wird auch die Gestalt des Pyrenoides verändert (Chromsäure, Essigsäure, Pikrinsäure, Schwefelsäure, Formaldehyd). Das Pyrenoid hat in den für zytologische Zwecke nach bekannten Regeln vorbereiteten Dauerpräparaten einen ganz verwaschenen Stärkehof. Im lebenden Zustand ist der Stärkehof jedoch scharf konturiert. Auf diese Verschiedenheit, obwohl sie sehr auffallend ist, ist bisher nicht entsprechend hingewiesen worden. Es sind Dauerpräparate, in der üblichen Weise hergestellt, nur für den Nachweis der Pyrenoide und Feststellung ihrer ungefähren Lage im Protoplasten

geeignet, nicht aber zur Untersuchung der Pyrenoids substanz, der Vermehrung und der Beschaffenheit der Stärkehülle. Dies ist bisher nicht genug berücksichtigt worden. Wenn man sich die durch die Behandlungsweise bedingten Veränderungen vergegenwärtigt, wird es nicht Wunder nehmen, daß bei der Nichtbeachtung dieser Verhältnisse die Forscher zu widersprechenden Ergebnissen und Anschauungen gekommen sind. So glaubte z. B. T i m b e r l a k e, daß bei Hydrodictyon sich Teile des Pyrenoides ablösen und substantiell in Stärkekörner verwandeln. Obgleich eine solche Entstehung der Stärkekörner sonst nirgends beobachtet werden konnte, und auch aus Schilderungen K l e b s in der vorhergehenden Zeit für Hydrodictyon der übliche Stärkebildungsvorgang hervorzugehen scheint, wird immer wieder auf die von T i m b e r l a k e vertretene Anschauung in der Literatur ver-

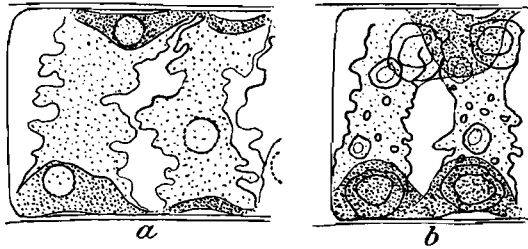


Abb. 3.

Zwei verschiedene Zustände des Chromatophoren von *Spirogyra varians* (absolute Reinkultur). Gezeichnet nur die Abschnitte in der oberen Zellhälfte. Chromatophorens substanz punktiert. a) Nach dreiwöchentlicher Kultur in saurerer (pH 5,4), b) nach ebensolanger Zeit in neutraler (pH 6,8) Nährlösung. In a) nur kleine, zahlreiche Körnchen an der Pyrenoidoberfläche, in b) mächtigere Stärkehüllen um verschieden große Pyrenoide und verstreute Stromastärkekörner.

Mit Zeichenapparat; 666fache Vergr.

wiesen, ohne daß man auf das Eigentümliche und Unwahrscheinliche des Falles hinweist. Der Fall ist auch bis heute noch nicht nachgeprüft worden.

Für den Nachweis von Pyrenoiden genügt die Untersuchung der lebenden Zellen meistens nicht. Wir müssen denaturiertes und gefärbtes Material heranziehen. Die Verwendung eines

solchen wird vor allem besonders dort notwendig, wo wir es mit dem Nachweis sehr kleiner Pyrenoide zu tun haben. Wie weit solche Untersuchungsmethoden geeignet sind, das Pyrenoid kennenzulernen, das kann uns erst ein genaues Studium der Denaturierungsvorgänge zeigen.

Bei der notwendig werdenden Wahl eines Fixierungsmittels für Pyrenoide sind wir etwas beschränkt. Es ist darauf Rücksicht zu nehmen, ob es eine Verquellung der Reservestoffhülle verursacht. Die für zytologische Zwecke geeigneten Fixierungsmittel sind sehr ungleich verwendbar. Für die dauernde Fixierung sind Alkohol und Sublimatalkohol am besten geeignet. Für Beobachtungen kurz nach der Fixierung sind außer Jodlösungen auch die übrigen Fixierungsmittel geeignet, weil sie bei kurzer Einwirkungszeit zunächst nicht nennenswerte morphologische Veränderungen bedingen. Als Einbettungsmedium eignet sich oft das Glycerin besser als Kanadabalsam. Trotz seiner aufhellenden

Wirkung gehen darin nicht so viele wichtige Einzelheiten wie im Kanadabalsam verloren. Aber selbst bei dieser Vorbehandlung des Materiales wird man in der Zusammenstellung der beobachteten Bilder zu Entwicklungsreihen bzw. bei ihrer Deutung vorsichtig vorgehen müssen.

Die Notwendigkeit bestimmter Entwicklungszustände bei der Untersuchung. Es finden sich sowohl bei der Untersuchung des lebenden wie auch des fixierten Zustandes nicht selten solche Stadien, die mehr oder weniger von dem sonst Beobachteten abweichen (vgl. Abb. 3 und 4). Ehe solche Zustände für irgendwelche Schlußfolgerungen verwendet werden können, muß erst festgestellt werden, ob es sich um Erscheinungen handelt, die zur normalen Beschaffenheit gehören, oder ob es sich um außergewöhnliche Zustände handelt. Schon die eben ausgesprochene Notwendigkeit läßt erkennen, daß man sich nicht mit der einmaligen Beobachtung eines Materiales begnügen darf, wie es bei zytologischen Untersuchungen von Algen oft geschehen ist.

Die Ausdrücke „normal“ und „abnormal“ oder andere mit der gleichen Bedeutung werden viel in der Literatur

zur Charakterisierung des Materiales im Augenblick der Untersuchung verwendet, ohne jedoch in ihrer Bedeutung irgendwie festgelegt zu sein. Diese der persönlichen Willkür völlig anheimgestellte Verwendung der Ausdrücke, besonders dann, wenn wenige Beobachtungsfälle vorliegen, hat ebenfalls manche Unklarheit in unsere Kenntnisse hineingetragen. Ganz besonders gilt dies vom Pyrenoid. In der folgenden Einschaltung, welche auf den Zellzustand ganz allgemein, auf den des Pyrenoides im besonderen Bezug haben soll, wird der Versuch unternommen, die beträchtliche Unsicherheit, welche durch das eben Gesagte zustandekommt, wenigstens einigermaßen auszuschalten. Eine völlige Klärung kann erst von den zukünftigen Untersuchungen erwartet werden.

Als „normale“ Zellbeschaffenheit in morphologischer und physiologischer Beziehung verstehen wir herkömmlicherweise jene,

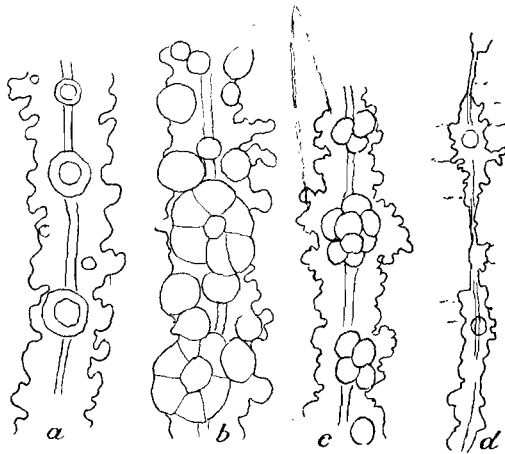


Abb. 4.  
Chromatophorenausschnitte von *Spirogyra setiformis* in verschiedenen Zuständen in der Natur beobachtet und nach dem Leben gezeichnet. Mit Zeichenapparat; 666fache Vergr.



die am häufigsten in der Natur angetroffen wird. Beim bisherigen Studium der Organismen, welches zunächst nur am natürlichen Material erfolgt ist und das erst in neuerer Zeit an künstlich kultiviertem vorgenommen wird, zieht man meist den am natürlichen Standort anzutreffenden Zellzustand als Vergleichszustand für das Verhalten unter künstlichen Bedingungen heran. Damit ist aber noch nicht unbedingt gesichert, daß die natürliche, gerade ange-troffene Zellbeschaffenheit der geeignete Vergleichszustand sein muß, da wir beim natürlichen Zellenmaterial nie sicher wissen, ob es unter optimalen Bedingungen gestanden hat. Auch eine große Individuenzahl, aus der man auf günstige Bedingungen schließt, ist kein verläßliches Kriterium. Die in einem früheren Zeitpunkt gegebenen günstigen Bedingungen können nach ihrem allmählichen Ausklingen schon morphologische und physiologische Veränderungen mit sich gebracht haben. Viele Organismen sind nicht einmal zur Zeit großer Individuenzahl beobachtet worden. Es können daher beträchtliche Fehler in unserer Kenntnis der Organismen vorliegen.

Es ist deshalb notwendig, festzulegen, welchen Zustand, d. h. Zellbeschaffenheit in morphologischer und physiologischer Hinsicht, wir als den allgemein anwendbaren und anzuwendenden, eindeutigen Vergleichszustand unseren Untersuchungen zugrunde zu legen haben, damit die bisherige Unsicherheit und Unklarheit ausgeschaltet wird.

Haben wir verschiedene Zellzustände zur Beurteilung vorliegen, so werden wir, entsprechend der allgemeinen Gepflogenheit, jenen morphologischen und physiologischen Zustand als Vergleichszustand zur Bewertung der übrigen festlegen, der zur Zeit reger Zellvermehrung zur Ausbildung gelangt ist. Aber die bloße Feststellung einer „regen“ Zellteilung reicht heute nicht mehr aus. Die Notwendigkeit einer schärferen Definition zeigen verschiedene Beobachtungen.

So führen z. B. die Zellen von *Chlorogonium elongatum* nach Untersuchungen von Hartmann (1919) in Knopscher Nährlösung zwei große Pyrenoide. Ein von diesen Kulturen abgeleiteter Stamm, der mir von Herrn Prof. Pringsheim freundlichst zur Verfügung gestellt worden war, zeigte auch in meinen Kulturen in Knopscher Nährlösung zwei große Pyrenoide in ausgewachsenen Zellen. Wird aber unter sonst gleichen Außenbedingungen noch eine verwertbare organische Kohlenstoffverbindung (z. B. Mannit, Maltose o. a.) in der Lösung geboten, so wird die Pyrenoidzahl unter Verkleinerung des einzelnen Pyrenoides stark erhöht (16—24). Es werden am Licht in kurzer Zeit Zellzustände erreicht, die denen von *Chlorogonium euchlorum* nach Dangeard (1899) gleichsehen. Gleichzeitig ändert sich damit die Entstehungsweise der Pyrenoide in den Tochterzellen. Eine ähnliche Vergrößerung der Pyrenoidzahl wurde auch bei einem unter autotrophen Ernährungsbedingungen mit einem Pyrenoid versehenen *Chlamydomonas* sp. (Nr. 1) beobachtet. Vielleicht kommt diese Erscheinung allgemeiner vor. Bei *Chloro-*

*gonium* findet sowohl in den Kulturlösungen mit als auch ohne Zusatz von organischen Kohlenstoffquellen eine rege Zellteilung statt. Da aber die Zellvermehrung unter völlig gleichen Außenumständen bei Zusatz von organischen Kohlenstoffquellen gesteigert wird, so wäre der dabei anzutreffende Zellzustand als Vergleichszustand heranzuziehen, da er unter größerer Zellvermehrungsintensität, d. h. Zellvermehrung pro Zeit- und Rauminheit ausgedrückt durch die Individuenzahl oder deren Gesamtvolumen, gegeben ist. Vielfach werden aber entgegen dem sonstigen Vorgehen solche Erscheinungen auf „Überernährung“ oder „Hypertrophie“ zurückgeführt. Es scheint uns, daß sich gegen eine Berechtigung zu solcher Auffassung noch andere Bedenken geltend machen lassen.

Von „Überernährung“ kann wohl überall da, wo eine in der Natur bisher nicht beobachtete hohe Vermehrungsintensität vorliegt, nicht gesprochen werden, da mit einer intensiveren Nährstoffaufnahme auch eine intensivere Zellvermehrung, also ein intensiverer Nährstoffverbrauch, einhergeht. Solange die Förderung der Produktion an lebender Substanz auf eine Förderung des aufbauenden und abbauenden Stoffwechsels hindeutet, kann kein Grund vorliegen, die z. B. in der Kultur erzielbaren Steigerungen der Vermehrungsintensität auf Überernährung oder Ähnliches zurückzuführen. Denn die Anwendung dieses oder ähnlicher Ausdrücke scheint uns nur dann sinngemäß möglich zu sein, wenn bei nachgewiesenermaßen gesteigerter Nährstoffaufnahme keine Mehrproduktion an lebender Substanz stattfindet.

Ferner erscheint es uns unbegründet, einer Klassifikation von Zellzuständen die Beschaffenheit eines Zellenmaterials zugrunde zu legen, das unter den für einen bestimmten Standort charakteristischen Außenbedingungen zur Ausbildung gelangt. Richtiger erscheint es uns, jenen Zellzustand als Vergleichszustand heranzuziehen, der sich unter jenen Außenumständen einstellt, wo die Produktion an lebender Substanz größer oder am größten ist, weil wir annehmen müssen, daß unter diesen Umständen die verschiedensten Lebensprozesse besser im Gleichgewichtszustand miteinander stehen.

Durch Heranziehung der zahlenmäßig, also objektiv darstellbaren Vermehrungsintensität ist erreicht, daß der gleichzeitig in Erscheinung tretende Zellzustand bestimmter festgelegt wird. Damit kommen wir in die Lage, die einander entsprechenden Zellzustände der verschiedensten Organismen in den verschiedensten Lebensräumen besser miteinander vergleichen zu können, als es bisher der Fall war.

Wenn auch anfangs ein Organismus in einem Lebensraum die günstigsten Bedingungen vorfindet, so gehen diese schon durch die Lebenstätigkeit allmählich verloren. Auch hier kann die Beobachtung der Vermehrungsintensität verhindern, daß nicht eine bereits veränderte Zellbeschaffenheit zu Vergleichszwecken herangezogen wird. Soweit eigene Beobachtungen reichen, scheint es für morphologische Zwecke zulässig zu sein, die Beschaffenheit

eines Individuengemenges in jenem ersten Abschnitt der Entwicklung als gleichgeblieben anzusehen, der durch den Wendepunkt der Kurve in der graphischen Darstellung des Wachstums nach Robertson (siehe Rippe 1925) beendet erscheint. Diesen ersten Abschnitt wollen wir der Kürze wegen im folgenden als „progressive“, den zweiten als „regressive“ Entwicklungsphase bezeichnen. Den letztgenannten der beiden Ausdrücke hat schon Zopf (1895) in sehr ähnlichem Sinn gebraucht. Ist bei Eintritt günstiger Bedingungen ein homogenes (Weber 1925) Zellenmaterial vorhanden, dann ist während des ersten Abschnittes der Entwicklung das Zellenmaterial homogen, vorausgesetzt, daß nicht die Art des Wachstums des betreffenden Organismus den Lebensrauminhomogen macht. Gerade für vergleichende Untersuchungen des Pyrenoides ist es unerläßlich, einander entsprechende Zellzustände heranzuziehen, weil das Pyrenoid ein Gebilde ist, das sich morphologisch beträchtlich mit dem allgemeinen Zellzustand ändert.

Größenordnung des Untersuchungsobjektes. Noch eines Momentes muß gedacht werden, ehe auf die Einzelheiten eingegangen werden kann, da dieses manches Widersprechen der Angaben verständlich machen kann. Die Pyrenoide sind im allgemeinen Gebilde von so geringer Größe, daß selbst mit der besten derzeitigen Optik Einzelheiten nicht mehr objektiv feststellbar sind. Die Anlage der im Text beigezeichneten Abbildungen ist, soweit es sich dabei um Originale handelt, nach Tunlichkeit in gleichem Maßstab gehalten, da die Größenordnung einen gewissen Anhalt bieten kann über die Zuverlässigkeit morphologischer Beobachtungen. Wenn man bedenkt, welche Unsicherheit selbst bei der Beobachtung der morphologischen Eigentümlichkeiten großer Pyrenoide (*Spirogyra setiformis*, *Sp. varians* mit 8—12  $\mu$  Durchmesser) herrscht, so wird man es verständlich finden, daß bei weit kleineren Pyrenoiden (etwa denen der einzellig lebenden Volvokalen mit 1—3  $\mu$  Durchmesser) von einer Größenordnung, die uns an die Grenze der Leistungsfähigkeit der besten optischen Hilfsmittel bringt, zur Stützung neuer Vorstellungen leider manches angegeben wurde, was sich weder beweisen noch widerlegen läßt. Sicherlich hat auch dieses Moment einen nicht geringen Anteil daran, daß das Pyrenoid als ein so wechselvolles Gebilde hingestellt wurde.

### c) Die Gestalt des lebenden Pyrenoides.

Schmitz hat dem Pyrenoid ganz allgemein die Kugelgestalt zugeschrieben. Das haben bald darauf Meyer und Schimper unter Hinweis auf andersartige Verhältnisse bei *Bryopsis*, *Cladophora*, *Mougeotia*, *Ulothrix*, *Spirogyra majuscula* bestritten. Hier sind von ihnen unregelmäßig konturierte Pyrenoide beobachtet worden. Da auch an den Schmitz'schen Angaben über eine unbenannte *Spirogyra* und andere Algen nicht zu zweifeln war, mußte daran gedacht werden, daß sich verschiedene Arten entweder etwas verschieden verhalten oder, daß es

sich in den beiden Fällen um verschiedene Zustände gehandelt hat, die man damals noch nicht zu unterscheiden wußte, oder schließlich, daß der S c h m i t z s c h e Ausdruck „kugelig“ nicht im genauen geometrischen Sinne, sondern als gleichbedeutend mit „rundlich“ zu verstehen ist. An die letzte Möglichkeit denkt man besonders dann, wenn man die verschiedenen Gestalten sieht, die bei flüchtigem Zusehen kugelig erscheinen, sich aber bei näherem Zusehen etwas unregelmäßig begrenzt erweisen. Vielfach glaubt man bei näherem Betrachten, solche Abweichungen ganz deutlich zu sehen. Sie sind aber doch so unbedeutend, daß sie in einer Zeichnung schwer in natürlicher Beschaffenheit ohne Übertreibungen wiedergegeben werden können. Solche Fälle können vielleicht von S c h m i t z als „kugelig“ bezeichnet worden sein, während andere Autoren sie als eckig bezeichnet hatten. Diese Möglichkeit hervorzuheben, scheint mir notwendig. Seither sind an weiteren Objekten eckige, an anderen kugelige Pyrenoide beschrieben worden. Daß der Streit um die Form des lebenden Pyrenoids überhaupt eine solche Bedeutung erreicht hat, geht darauf zurück, daß M e y e r (1881) und nach ihm S c h i m p e r (1885) in der eckigen Konturierung des optischen Pyrenoidschnittes die Stütze dafür sahen, daß das Pyrenoid ein Eiweißkristall ist. Diese Anschauung hat der erste von beiden trotz mancher laut gewordener Bedenken bis in die neueste Zeit (1920) verteidigt. Trotz vieler unternommener Pyrenoiduntersuchungen läßt sich auf Grund der vorhandenen Literatur die Frage nicht entscheiden. Es mußte daher getrachtet werden, durch eigene Untersuchungen klärende Beiträge zu liefern.

Wird eine größere Anzahl stärkeführender Pyrenoide von *Spirogyra varians* auf ihre Form näher angesehen, so ergibt sich als erste bemerkenswerte Tatsache, daß sie eine wechselnde Gestalt besitzen können und daß die Gestalt mit der Form der Stärkekörner in keinem Zusammenhange zu stehen scheint. In der Abbildung 5 wird eine größere Anzahl solcher Formen in mit Zeichenapparat entworfenen Zeichnungen wiedergegeben. Wir sehen bei 1000facher Vergrößerung auch bei Anwesenheit großer Stärkekörner absolut runde und solche, die mehr oder weniger von der regelmäßigen Gestalt abweichen.

Infolge ihrer Gestalt ragen die Pyrenoide ziemlich weit in den Zellsafttraum vor, indem sie die darüber gelagerte Schichte von Chromatophorensubstanz und Zytoplasma mit vordrängen. Wir sehen gleichzeitig, daß die in dieser Weise in den Zellsafttraum vorgedrängten Zytoplasmapartien als Aufhängepunkte des Zellkernes dienen, welcher bei den Spirogyren mitten im Zellsafttraum gelagert ist. Ist der Zellsafttraum durch die hervortretenden Pyrenoide sehr eingengt, wie es bei den dünnfädigen Spirogyren (Zelldicke unter  $40 \mu$ ) der Fall ist, ist eine Aufhängung des relativ großen Kernes mittels besonderer Zytoplasmafäden natürlich überflüssig. Der Kern, der mitunter sogar infolge der Enge des Raumes deformiert sein kann, ist fast unmittelbar an den hervortretenden Zytoplasmateilen angeheftet. Ist aber der Zellsafttraum

sehr weit, wie es bei den dickfädigen Formen der Fall ist, so vermitteln besondere Zytoplasmafäden die Aufhängung. Daß diese zytoplasmatischen Aufhängefäden an den Pyrenoidvorwölbungen ansetzen, halte ich für die Folge der Kohäsion der Zytoplasmamasse. Es fehlen indessen nicht Zytoplasmafäden, die auch anderen Teilen des Chromatophoren ansetzen.

Dieser Anordnung von Kernaufhängefäden eine besondere Bedeutung beizumessen, wie es v. Derschau (1909) getan hat, erscheint völlig überflüssig. Daß diese Fäden einen Stoffverkehr zwischen dem Kern und den übrigen Zellbestandteilen vermitteln, ist wohl mit Bestimmtheit anzunehmen. Der Schluß

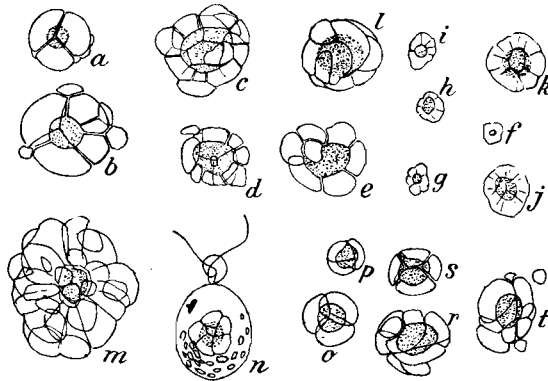


Abb. 5.

Verschiedene Gestalten von Pyrenoiden und Stärkehüllen. a—e) Pyrenoide von *Spirogyra varians*. c—e) Pyrenoide mit teilweise oder ganz eingebetteten Stärkekörnern. f—l) Verschieden große Pyrenoide von *Spirogyra Weberi*, wie sie in einem Chromatophor vorliegen. m) Pyrenoid von *Zygnum* sp. (Nr. 1). n) *Chlamydomonas* sp. (Nr. 1) mit stärkehüllten Pyrenoid und zahlreichen Stromastärkekörnern. Zelle mit JJK fixiert. o—t) Pyrenoide von *Spirogyra tenuissima*. In die optischen Schnitte wurden alle in der oberen Hälfte der Stärkehülle erkennbaren Stärkekornkonturen mit eingezeichnet. Pyrenoidsubstanz punktiert.

Mit Zeichenapparat; 666fache Vergr.

aber, daß ein Stoffverkehr zwischen Kern und Pyrenoid stattfindet, läßt sich aus dieser Beobachtung nicht ziehen, weil die Zytoplasmafäden in den über den Chromatophor ziehenden Zytoplasmasschichten enden und nicht durch den Chromatophoren in das Pyrenoid hineinreichen. Es sind keine „Kanälchen“, die den Kern mit dem Pyrenoid verbinden, wie es v. Derschau gesehen zu haben glaubt. Auch scheint er die zwischen den Stärkekörnern befindlichen Chromatophorenlamellen für fädige Gebilde angesehen zu haben, welche das Pyrenoid zwecks Stoffverkehr mit der Chromatophorenschicht verbinden sollen. Nach dem vorhandenen Tatsachenmaterial können diese offenkundig auf ungenügender Beobachtung fußenden Vorstellungen fernerhin un-

berücksichtigt bleiben. Innerhalb unserer Abhandlung mußten sie der Vollständigkeit wegen erwähnt werden.

Bei den von der Kugelgestalt abweichenden Gestalten ließ sich nirgends die Ausbildung scharfer Ecken beobachten, die bei Anwesenheit von Kristallen oder nach den Zeichnungen von Schimper (1885, *Derbesia*) oder Hieronymus (1894, *Dicranochaete*) zu erwarten wäre. In den ersten Tagen der progressiven Entwicklungsphase sinkt immer der Stärkegehalt der Zelle ganz beträchtlich. Die Gestalt der Pyrenoide nähert sich dabei mehr der Kugelgestalt, ohne sie jedoch zu erreichen. Solche Pyrenoide müssen eine hohe Viskosität besitzen, weil sie auch in der Richtung nach dem Zellinneren kugelig sind. Freilich sind dabei ganz geringe Abweichungen zu beobachten, die so gering sind, daß sie unter den gegebenen Verhältnissen in ihrer Natürlichkeit ohne übertriebene Deutlichkeit kaum festgehalten werden können. Es kommen aber auch vollkommen kugelige Pyrenoide gleichzeitig vor. Auch bei Anwesenheit sehr großer Stärkekörner (Abb. 5 b) kann das Pyrenoid völlig kugelförmig sein. Andererseits werden auch stark von der regelmäßigen Gestalt abweichende Formen nicht selten angetroffen (Abb. 10 c—h). Sehr bemerkenswert ist, daß auch Verbrauch der Stärke durch Ausschluß der Kohlensäureassimilation nicht zur völligen Abrundung der Pyrenoide führt.

Die Mannigfaltigkeit der Pyrenoidform bei *Spirogyra varians* zeigt, daß wir kein in seiner Gestalt bestimmtes Organell vor uns haben. Die Veränderlichkeit der äußeren Form bewirken anscheinend mehrere Momente, die Veränderlichkeit der Pyrenoidviskosität, die Veränderlichkeit der Chloroplastenviskosität und die Oberflächenspannung neben vielleicht noch unbekanntem inneren Bedingungen.

In gleicher Weise, was Veränderlichkeit der Pyrenoidgestalt anbetrifft, verhalten sich nach eigenen Untersuchungen andere *Spirogyra*-Arten (*Sp. Weberi* [Abb. 5 f—l], *Sp. tenuissima* [?, Abb. 5 o—t], *Sp. setiformis*, *Sp. majuscula* u. a.). Gerade die letztgenannte ist eine der Formen, von denen Meyer und Schimper die Kristallform behauptet haben. Die Pyrenoide dieser Art unterscheiden sich von denen der *Spirogyra varians* dadurch, daß sie unter gewissen Lebensbedingungen besonders oft unregelmäßige, eckig konturiert aussehende Querschnitte besitzen. Wodurch dieses eigentümliche Verhalten zustande kommt, ist nicht bekannt. Sie hängt offenkundig mittelbar mit den Ernährungsverhältnissen, unmittelbar wohl auch hier mit der Viskosität zusammen. Zu Zeiten reger Zellvermehrung sind die Pyrenoide auch bei dieser Art fast durchweg kugelig.

Etwas abweichende Anschauungen hinsichtlich der Pyrenoidgestalt haben Chmielewski (1896) und Strasburger (1880, 1920 S. 414) vertreten. Während nach den Beobachtungen der meisten Autoren wie auch nach meinen eigenen Untersuchungen die Stärkeabscheidung an der Oberfläche des Pyrenoides erfolgt und die Körner infolge des Wachstums in

sehr weit, wie es bei den dickfädigen Formen der Fall ist, so vermitteln besondere Zytoplasmafäden die Aufhängung. Daß diese zytoplasmatischen Aufhängefäden an den Pyrenoidvorwölbungen ansetzen, halte ich für die Folge der Kohäsion der Zytoplasmamasse. Es fehlen indessen nicht Zytoplasmafäden, die auch anderen Teilen des Chromatophoren ansetzen.

Dieser Anordnung von Kernaufhängefäden eine besondere Bedeutung beizumessen, wie es v. Derschau (1909) getan hat, erscheint völlig überflüssig. Daß diese Fäden einen Stoffverkehr zwischen dem Kern und den übrigen Zellbestandteilen vermitteln, ist wohl mit Bestimmtheit anzunehmen. Der Schluß

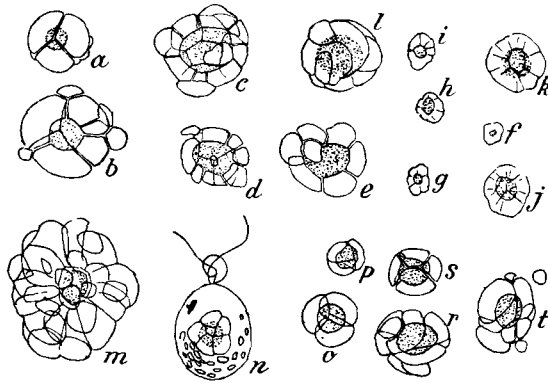


Abb. 5.

Verschiedene Gestalten von Pyrenoiden und Stärkehüllen. a—e) Pyrenoide von *Spirogyra varians*. c—e) Pyrenoide mit teilweise oder ganz eingebetteten Stärkekörnern. f—l) Verschieden große Pyrenoide von *Spirogyra Weberi*, wie sie in einem Chromatophor vorliegen. m) Pyrenoid von *Zygnema* sp. (Nr. 1). n) *Chlamydomonas* sp. (Nr. 1) mit stärkeumhüllten Pyrenoid und zahlreichen Stromastärkekörnern. Zelle mit JJK fixiert. o—t) Pyrenoide von *Spirogyra tenuissima*. In die optischen Schnitte wurden alle in der oberen Hälfte der Stärkehülle erkennbaren Stärkekornkonturen mit eingezeichnet. Pyrenoidsubstanz punktiert. Mit Zeichenapparat; 666fache Vergr.

aber, daß ein Stoffverkehr zwischen Kern und Pyrenoid stattfindet, läßt sich aus dieser Beobachtung nicht ziehen, weil die Zytoplasmafäden in den über den Chromatophor ziehenden Zytoplasmenschichten enden und nicht durch den Chromatophoren in das Pyrenoid hineinreichen. Es sind keine „Kanälchen“, die den Kern mit dem Pyrenoid verbinden, wie es v. Derschau gesehen zu haben glaubt. Auch scheint er die zwischen den Stärkekörnern befindlichen Chromatophorenlamellen für fädige Gebilde angesehen zu haben, welche das Pyrenoid zwecks Stoffverkehr mit der Chromatophorenschicht verbinden sollen. Nach dem vorhandenen Tatsachenmaterial können diese offenkundig auf ungenügender Beobachtung fußenden Vorstellungen fernerhin un-

berücksichtigt bleiben. Innerhalb unserer Abhandlung mußten sie der Vollständigkeit wegen erwähnt werden.

Bei den von der Kugelgestalt abweichenden Gestalten ließ sich nirgends die Ausbildung scharfer Ecken beobachten, die bei Anwesenheit von Kristallen oder nach den Zeichnungen von Schimper (1885, *Derbesia*) oder Hieronymus (1894, *Dicranochaete*) zu erwarten wäre. In den ersten Tagen der progressiven Entwicklungsphase sinkt immer der Stärkegehalt der Zelle ganz beträchtlich. Die Gestalt der Pyrenoide nähert sich dabei mehr der Kugelgestalt, ohne sie jedoch zu erreichen. Solche Pyrenoide müssen eine hohe Viskosität besitzen, weil sie auch in der Richtung nach dem Zellinneren kugelig sind. Freilich sind dabei geringe Abweichungen zu beobachten, die so gering sind, daß sie unter den gegebenen Verhältnissen in ihrer Natürlichkeit ohne übertriebene Deutlichkeit kaum festgehalten werden können. Es kommen aber auch vollkommen kugelige Pyrenoide gleichzeitig vor. Auch bei Anwesenheit sehr großer Stärkekörner (Abb. 5 b) kann das Pyrenoid völlig kugelförmig sein. Andererseits werden auch stark von der regelmäßigen Gestalt abweichende Formen nicht selten angetroffen (Abb. 10 c—h). Sehr bemerkenswert ist, daß auch Verbrauch der Stärke durch Ausschluß der Kohlensäureassimilation nicht zur völligen Abrundung der Pyrenoide führt.

Die Mannigfaltigkeit der Pyrenoidform bei *Spirogyra varians* zeigt, daß wir kein in seiner Gestalt bestimmtes Organell vor uns haben. Die Veränderlichkeit der äußeren Form bewirken anscheinend mehrere Momente, die Veränderlichkeit der Pyrenoidviskosität, die Veränderlichkeit der Chloroplastenviskosität und die Oberflächenspannung neben vielleicht noch unbekanntem inneren Bedingungen.

In gleicher Weise, was Veränderlichkeit der Pyrenoidgestalt anbetrifft, verhalten sich nach eigenen Untersuchungen andere *Spirogyra*-Arten (*Sp. Weberi* [Abb. 5 f—l], *Sp. tenuissima* [?, Abb. 5 o—t], *Sp. setiformis*, *Sp. majuscula* u. a.). Gerade die letztgenannte ist eine der Formen, von denen Meyer und Schimper die Kristallform behauptet haben. Die Pyrenoide dieser Art unterscheiden sich von denen der *Spirogyra varians* dadurch, daß sie unter gewissen Lebensbedingungen besonders oft unregelmäßige, eckig konturiert aussehende Querschnitte besitzen. Wodurch dieses eigentümliche Verhalten zustande kommt, ist nicht bekannt. Sie hängt offenkundig mittelbar mit den Ernährungsverhältnissen, unmittelbar wohl auch hier mit der Viskosität zusammen. Zu Zeiten reger Zellvermehrung sind die Pyrenoide auch bei dieser Art fast durchweg kugelig.

Etwas abweichende Anschauungen hinsichtlich der Pyrenoidgestalt haben Chmielewski (1896) und Strasburger (1880, 1920 S. 414) vertreten. Während nach den Beobachtungen der meisten Autoren wie auch nach meinen eigenen Untersuchungen die Stärkeabscheidung an der Oberfläche des Pyrenoides erfolgt und die Körner infolge des Wachstums in



dieser Lagerung die Gestalt von Kugelschalenausschnitten erhalten (siehe S. 176 ff., 183 ff.), glaubten die beiden Autoren, daß die Stärkekörner in der Pyrenoids substanz selbst nahe der Oberfläche gebildet werden. Infolge des Hineinwachsens der Körner in die Pyrenoids substanz sollen sie eine sternförmige Gestalt bekommen. Gegen die Richtigkeit dieser Angaben spricht der Umstand, daß ein solches Verhalten des Pyrenoides sonst niemals wieder aufgefunden worden ist. Gegen eine solche Abscheidung der Stärke spricht auch die Form und Struktur der Körner und das Verhalten der Pyrenoids substanz bei der Denaturierung (S. 159 f.). Wahrscheinlich sind die angetroffenen Bilder durch die heute unzweckmäßig erscheinende Fixierung mittels 10 %iger Blutlaugensalz- und 5,5 %iger Essigsäurelösung und nachherige Färbung mittels Dahlia entstanden.

Der Vorteil der Verwendung von Spirogyren für Pyrenoiduntersuchungen liegt darin, daß die bandförmigen Chromatophoren an der Zelllängswand ausgebreitet sind und daß ihre Betrachtung durch darüber und darunter gelagerte andere Protoplastenteile nicht gehindert ist. Hier sind die morphologischen Details am schärfsten zu erkennen.

Weniger deutlich, aber noch zuverlässig lassen sie *Mesotaenium*, *Mougeotia*, bisweilen auch *Cosmarium* erkennen. Bei *Zygnema*, *Cylindrocystis*, *Closterium* und ähnlich beschaffenen Algen sind diese Details sehr selten scharf konturiert zu sehen, weil durch die verwickelt gebauten Chromatophoren und allerhand andere Zellbestandteile die Konturen verwischt werden. Ein größeres Gewicht habe ich auf die Untersuchung jener weiteren Algen gelegt, bei denen Schimper (1885) kristallförmige Pyrenoide gesehen zu haben glaubte, weil von ihm auch hier die gleichen Verhältnisse vermutet worden sind, wie bei *Spirogyra majuscula*. Herangezogen wurden die Meeresformen von *Cladophora*, *Oedogonium* und *Bryopsis plumosa*. Anscheinend eckig konturierte Pyrenoide waren hier so häufig wie bei *Spirogyra majuscula*. Auch hier kann man bei genauerem Zusehen erkennen, daß die Ecken in den Abbildungen der Autoren (Schimper, Chodata) übertrieben scharf gezeichnet sind. Durch solche Zeichnungen wird naturgemäß die Annahme einer wohl ausgebildeten Kristallgestalt des Pyrenoides sehr unterstützt. Es ist beim Durchsehen einer größeren Anzahl von Pyrenoiden in verschieden stärkereichem Zustand unter dem Einfluß verschiedener Außenbedingungen auch bei *Cladophora*, *Oedogonium*, *Bryopsis* u. a. eine Mannigfaltigkeit der Gestalt zu bemerken. Auch bei diesen Objekten werden unter günstigen Wachstumsbedingungen völlig kugelige Pyrenoide angetroffen. Auch bei einigen Volvokalenvertretern (*Chlamydomonas* sp. [Nr. 1], *Chlorogonium elongatum*, *Chlorogonium euchlorum*, *Haematococcus pluvialis*) wird eine mit dem Entwicklungszustand der Zelle veränderliche Pyrenoidgestalt angetroffen. Es scheinen sich demnach alle isodiametrisch gebauten Pyrenoide gestaltlich gleich zu verhalten.

Für das Zustandekommen eines eckig konturierten Aussehens von Pyrenoiden ist ein Umstand, der nicht unwesentlich erscheint, bisher nicht erwogen worden. Die Stärkesubstanz ist optisch weit dichter als die umgebende Grundsubstanz und die Pyrenoids substanz. Es könnten daher die geringen Abweichungen der Pyrenoidkontur von der Kreislinie, welche bei ihrer Kleinheit sehr leicht eine eckige Konturierung vortäuschen, vielleicht auch zum Teil auf Brechung zurückgeführt werden. Daß dieser Erklärungsversuch nicht allgemein herangezogen werden kann, zeigt aber die Abb. 5 b. Da die Stärkekörner in der Größe und Gestalt sehr verschieden sein können, könnte diese Erscheinung in manchen Fällen mitspielen.

Zu erwägen wäre vielleicht auch noch die Möglichkeit, daß die Begrenzungslinien der dem Pyrenoid zugekehrten Stärkekornoberflächen, welche sphaerische Vielecke sind, unter gewissen Umständen eine streckenweise gerade Konturierung des Pyrenoidquerschnittes vortäuschen. Bei der Kleinheit der Pyrenoide läßt sich nicht entscheiden, ob und welche der genannten Möglichkeiten diese Erscheinung zustandekommen läßt.

Außer bei den genannten Fällen sollen eckig konturierte Pyrenoide noch bei weiteren Algen vorkommen.

Hieronymus (1892) hat bei *Dicranochaete reniformis* Pyrenoide beschrieben, die sich sowohl durch ihre Ausbildung als auch dadurch, daß sie nicht zur Stärkeabscheidung dienen sollen, von den übrigen Fällen auffallend unterscheiden. Dieses muß der wörtlichen Beschreibung entnommen werden. Vergleicht man aber die beigegebenen Abbildungen und berücksichtigt man dabei, daß es sich um sehr kleine Objekte handelt (1—3  $\mu$ ), so erscheinen die Differenzen nicht so groß. Er beschreibt die Pyrenoide als Organellen, die in einer mit Gentianaviolett färbbaren Grundsubstanz einen mit Safranin färbbaren Kristall führen. Das Verhalten der beiden Teile Farbstoffen gegenüber entspricht durchaus der Färbbarkeit von Stärke- und Pyrenoids substanz, so daß bei Betrachtung der Abbildungen des lebenden Objektes in der violetten „Grundsubstanz“ die Stärkehülle, in dem „eingebetteten Kristall“ das eigentliche Pyrenoid zu vermuten ist. Aus den Abbildungen der gefärbten Stadien, die bei der übermäßigen Vergrößerung sicherlich zu sehr schematisiert worden sind, ist nicht viel Sicheres zu entnehmen. Eine Nachprüfung am Objekt konnte ich leider nicht vornehmen.

Im Hinblick auf diese Mitteilung glaubte Klebahn (1891), der bis dahin auf Grund der Beobachtungen von Pyrenoidteilungen bei *Cosmarium* (1891) sich gegen die Möglichkeit einer Kristallstruktur der genannten Gebilde ausgesprochen hat, die schwebende Frage in der Weise einer Lösung zuführen zu können, daß er annahm, daß die Pyrenoide selbst keine Kristalle sind, „daß sie aber in vielen Fällen Kristalle enthalten und diesen ihre häufig eckige Form und unter Umständen ihre Doppelbrechung verdanken können. Die Pyrenoide von *Oedogonium Boscii* zeigen auch eckige Form und dürften daher kristallhaltig sein.“ (Anm. auf S. 242.)

Weitere Beispiele für eckig konturierte Pyrenoide finden wir in zahlreichen Abbildungen Chodats (nach Pascher 1927). Es handelt sich meist um kleindimensionierte Gebilde (*Phacotus angustus*, *Lobomonas Bernandinensis*, *Chlamydomonas intermedia*). Auch in einigen Abbildungen von Korschikoff sieht man eine eckige Konturierung von Pyrenoiden angegeben.

Neben der überwiegenden Zahl von Pyrenoiden, die sich gestaltlich wie die bei *Spirogyra* verhalten, gibt es bei einer kleinen Zahl von Organismen morphologisch anders beschaffene Pyrenoide. *Netrium*-Arten haben bekanntlich stabförmige Gebilde. Auch *Cylindrocystis*-Arten führen bisweilen solche. Die Vertreter der letzten Gattung zeigen, daß die Form der Pyrenoide hier in Anhängigkeit von der Chloroplastengestalt steht. Wo der Chloroplast infolge der Kürze der Zelle selbst kurz ist und eine der Morgenssternform nahestehende äußere Beschaffenheit erreicht, ist auch das Pyrenoid mehr oder weniger isodiametrisch ausgebildet. Mit der Verlängerung der Zelle wird auch der Chloroplast verlängert und erhält dann die Form einer mit Längsleisten versehenen Walze. In der Achse dieses liegt in derselben Richtung gestreckt das Pyrenoid. Auch hier ist mit der derzeit besten Optik nichts von mehreren isodiametrischen Einzelkristallen oder von einem prismatischen Einzelkristall zu sehen. Das Vorkommen solcher Pyrenoide erscheint deshalb interessant, weil an einer Art beide extremen Formen aufzufinden sind und *Cylindrocystis*-Pyrenoide daher zu denen von *Penium* hinüberleiten. Überdies sprechen diese Fälle eindeutig dafür, daß die Pyrenoide eine plastisch veränderliche Gestalt besitzen.

Von diesen Fällen aus könnten auch jene verständlich gemacht werden, wo wir es mit wurst- oder ringförmigen Pyrenoiden zu tun haben (nach Pascher, 1927, bei *Chlamydomonas cingulata*, *Chl. Braunii*, *Chl. parallelistriata*). Nach Dangeard (1899, S. 124 ff.) sollen die Zoosporen von *Chlamydomonas Monadina* (Paschers *Chl. cingulata*) je ein Stück des offenen Pyrenoidringes erhalten, das sich dann beim Heranwachsen der Zelle mehr oder weniger zu einem offenen Ring schließt. Geschlossene Ringe hat er nicht beobachtet. Pascher (1927) findet *Chlamydomonas cingulata* mit völlig geschlossenen Pyrenoidringen. Die Genese wurde nicht beobachtet, sondern nur ein Zerfall in unregelmäßig geformte Ringstücke. Wenn die Beobachtungen Paschers vollständig sind, so wird man im Hinblick auf die Schilderung Dangeards annehmen müssen, daß solche Ringe durch Verschmelzung der Pyrenoidenden entstanden sind. Gegen eine solche Annahme spricht allerdings ein gewisses Bedenken. Die Stärkehülle, die freilich in keinem Fall entsprechend eingehend beobachtet worden ist, die aber nach den Angaben von Dangeard die Pyrenoids substanz allseitig umschließt, müßte ein Hindernis beim Ringschluß darstellen. Diese in ihrem morphologischen wie übrigen Verhalten noch recht lückenhaft bekannten Pyrenoide, die nach den Beschreibungen der systematischen Werke alle Übergänge zur normalbeschaffenen zeigen sollen, sind zwar

nicht geeignet, unsere allgemeine Kenntnis vom Wesen der Pyrenoide zu klären, sie zeigen aber die Mannigfaltigkeit der Möglichkeiten. Nach den allgemeinen Vorbemerkungen über die Untersuchungsmethoden des Pyrenoides steht allerdings nicht fest, ob es sich um Erscheinungen handelt, die zum normalen vegetativen Leben gehören. Nach verschiedenen Bemerkungen könnte angenommen werden, daß es sich um Monstrositäten handelt.

Eine weitere, von der häufigen Form abweichende Pyrenoidgestalt liegt nach den Untersuchungen von Zimmermann (1923, 1924) bei *Platymonas tetrathele* und *Prasinocladus lubricus*

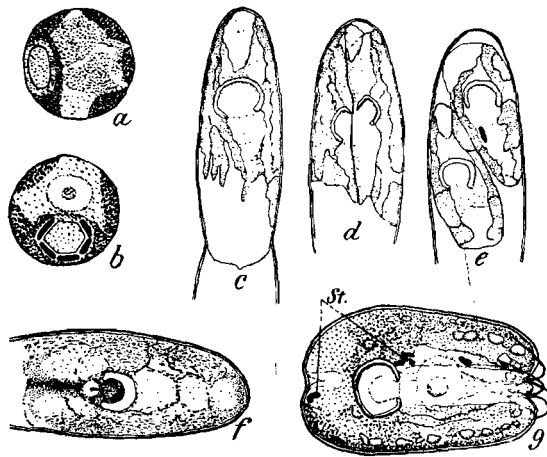


Abb. 6.

a—b) *Acanthosphaera Zachariasi* mit offener Stärkehülle; nach Geitler 1924 a. Protoplast. a) Nach dem Leben. b) Protoplast nach JJK-Behandlung. c—f) *Prasinocladus lubricus* mit offener Stärkehülle am Pyrenoid nach Zimmermann 1924. c) Zelle in Teilungsrufe. d—e) Zwei Teilungsstadien. f) Ruhezelle fixiert und gefärbt. g) *Platymonas tetrathele* mit napfförmigem Pyrenoid und ebensolcher Stärkehülle; Stigma. Nach Zimmermann 1924. Alle Objekte 1332fach vergrößert.

vor. Nach den Zeichnungen von *Platymonas* (1924, Taf. 1, Abb. 2 a—l, hier Abb. 6) sind hier vom Zellinneren her ausgehöhlte, somit napfförmige Pyrenoide vorhanden, die nur auf der nach außen gekehrten Oberfläche Stärkekörner abscheiden. Die Stärkehülle ist daher keine geschlossene Kugelschale, sondern napfförmig. Eine gleichfalls nicht geschlossene Stärkehülle, aber an kugeligen Pyrenoiden, besitzt *Prasinocladus*. Dem letztgenannten Fall ist der von Geitler (1924 a) beobachtete Fall von *Acanthosphaera Zachariasi* anzuschließen, da auch hier die Pyrenoidoberfläche nicht vollständig mit Stärkekörnern bedeckt ist, sondern auf der dem Zellinneren zugekehrten Seite nackt bleibt (S. 249, Abb. 1 c—d, hier Abb. 6 a—b). Geitler nennt solche Pyrenoide „polare“.

Die sonderbarsten Pyrenoide sind aber sicherlich die „zusammengesetzten“. Bei einzelnen Algen (*Tetraspora lubrica*, Mc Allister 1913, Geitler 1926, S. 133, *Stylosphaeridium stipitatum*, Geitler 1925, *Dyctiosphaeridium pulchellum*, Geitler 1925, 1926, S. 133, *Cladophora* Geitler 1925, S. 606, *Enteromorpha compressa*, Geitler 1926, S. 134, *Chlamydomonas biconveza*, Pascher 1927, *Heteromastix angulata*, Korschikoff nach Pascher 1927) kommen Pyrenoide vor, die mehr oder weniger linsenförmig gestaltet sind und aus zwei gleichen, plankonvexen Teilen bestehen. Mit der Zweiteiligkeit der Pyrenoide geht auch eine Zweiteiligkeit der Stärkehülle einher (Abb. 7a—d). Das Auffallende an diesen Pyrenoiden ist der Umstand, daß die beiden Pyrenoidteile vollkommen starr sein müssen, um ihre Gestalt nicht zu verlieren. Denn in der Stärkehülle die Ursache für die eigentümliche Gestalt zu suchen, scheint nach den Erfahrungen an anderen Pyrenoiden kaum möglich. Leider sind unsere Kenntnisse von dieser Pyrenoidart noch zu mangelhaft, um die Einzelheiten der bisherigen Feststellungen ausführlicher diskutieren zu können. So ist den Angaben nicht zu entnehmen, wie sich diese Pyrenoide im entstärkten Zustand verhalten, ob bei ihrer Denaturierung ebenfalls eine Kontraktion der Pyrenoids substanz erfolgt und ähnliches mehr. Geitler (1926 S. 134) erwähnt bloß, daß in fixierten und gefärbten Zellen die beiden Pyrenoidteile auseinandergerückt

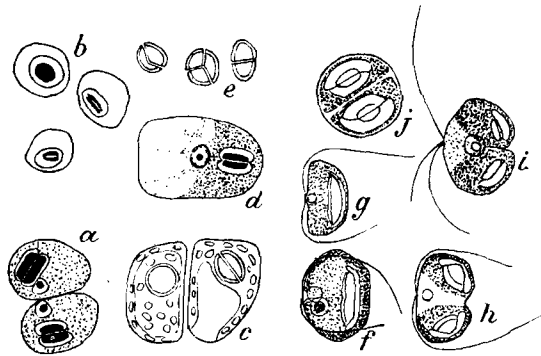


Abb. 7.

a und b) Zellen von *Tetraspora lubrica* mit zweiteiligen Pyrenoiden und Stärkeschalen. a) Gefärbt und fixiert, nach Geitler 1926. b) Zur Ermöglichung des Größenvergleiches bei 666facher Vergr. gez. c—e) *Enteromorpha compressa* mit zweiteiligen Pyrenoid und Stärkehülle nach Geitler 1926. c) Zwei Zellen nach JJK-Behandlung. Neben den Pyrenoiden Stromastärke im Chromatophor. d) Fixiert und gefärbt. e) Verschieden beschaffene Stärkeschalen. f—j) *Heteromastix angulata* mit zweiteiliger Stärkeschale; nach Korschikoff aus Pascher 1927. f—g) Zellen in Teilungsrufe. h—i) In Teilung begriffene Zellen. j) Junge Zygote.

hülle einher (Abb. 7a—d). Das Auffallende an diesen Pyrenoiden ist der Umstand, daß die beiden Pyrenoidteile vollkommen starr sein müssen, um ihre Gestalt nicht zu verlieren. Denn in der Stärkehülle die Ursache für die eigentümliche Gestalt zu suchen, scheint nach den Erfahrungen an anderen Pyrenoiden kaum möglich. Leider sind unsere Kenntnisse von dieser Pyrenoidart noch zu mangelhaft, um die Einzelheiten der bisherigen Feststellungen ausführlicher diskutieren zu können. So ist den Angaben nicht zu entnehmen, wie sich diese Pyrenoide im entstärkten Zustand verhalten, ob bei ihrer Denaturierung ebenfalls eine Kontraktion der Pyrenoids substanz erfolgt und ähnliches mehr. Geitler (1926 S. 134) erwähnt bloß, daß in fixierten und gefärbten Zellen die beiden Pyrenoidteile auseinandergerückt

erscheinen. Bei allen vorhin genannten Algen mit zweiteiligen Pyrenoiden entstehen diese durch Neubildung. Ihr morphologisches Verhalten dabei ist anscheinend noch unbekannt. Bei allen diesen Algen scheint auch eine Pyrenoidteilung möglich zu sein. In einzelnen Fällen ist eine solche wenigstens beobachtet worden. (Hierüber siehe S. 170.)

Durch eigene Untersuchungen konnte ich diese Lücken nicht ausfüllen. Von den hierher gehörigen Organismen lag mir nur *Tetraspora lubrica* mehrmals zur Untersuchung vor. Der betreffende Organismus zeigte zwar alle charakteristischen Eigenschaften von *Tetraspora lubrica*, aber er führte nicht die für diese Alge angegebenen Pyrenoide. Nach mündlicher Mitteilung des Herrn Prof. Dr. P a s c h e r ist „*Tetraspora lubrica*“ ein Sammelbegriff.

Das, was mir zur Untersuchung vorgelegen hat, besaß einheitliche, rundliche Pyrenoide mit mehrteiliger Stärkehülle, die sich auch durch die Denaturierungsvorgänge ganz so wie Pyrenoide von *Spirogyra* verhielten. Bei der Lebendbeobachtung machte es zwar anfangs den Eindruck, als läge ein Pyrenoid mit zweiteiliger Stärkehülle vor, da bei 1200facher Vergrößerung (Zeiß Apochrom. Immersion 120, Kompensationsokular 10) vielfach die in Abbildung 8 f—g dargestellte, über das Pyrenoid verlaufende Linie festgestellt wurde. Diese Linie erwies sich aber bei eingehender Betrachtung als die innere Kontur des Chromatophoren, was hier dadurch besonders erwiesen war, daß eine mehrteilige Stärkehülle vorlag.

Da sich bei den zweiteiligen Pyrenoiden eine Übereinstimmung der Pyrenoidteile mit den Teilen der Stärkehülle beobachten läßt und da Geitler (1926) bei *Pyramidomonas montana* Stadien beobachtet hat, wo das kugelige Pyrenoid aus mehreren distinkten Teilen zusammengesetzt und wo einem jeden dieser Teile ein Stärkekorn angefügt war, schließt der Genannte, daß alle Pyrenoide, welche eine zusammengesetzte Stärkehülle besitzen, aus ebensoviel Teilstücken zusammengesetzt sind, als Stärkekörner um das Ganze herum gelagert sind (auch P a s c h e r 1926, S. 32). Auch auf die Konjugatenpyrenoide dehnt er diese Vorstellung aus. Die Zusammengesetztheit der Pyrenoide bei *Pyramidomonas* hat er an fixierten und gefärbten Zellen beobachtet. Sie ist aber auch im Leben, wenn auch undeutlich, bisweilen erkennbar (*Pyramidomonas*, 1925, Fig. 9 f, g, h, i). Es läßt sich aber bei den großen Pyrenoiden von *Spirogyra* auch bei Stärkefreiheit keine Struktur finden, die auf einen solchen Sachverhalt schließen ließe. Auch bei kleineren Pyrenoiden ist außer den Grenzlinien der Stärkekörner, welche sich bei der Kleinheit der Objekte schwer ausschließen lassen, keine andere Struktur in der Pyrenoidsubstanz zu sehen. Im stärkereichen Zustand der Pyrenoide würden aber so zarte Strukturen ohnehin undeutlich werden.

Bei den Konjugatenpyrenoiden ist die Zusammengesetztheit eines rundlichen Pyrenoides aus ebensovielen Teilen von der

Gestalt von Kugelausschnitten als Stärkekörner vorhanden sind, unwahrscheinlich, weil nach Entstärkung eine mehrfach größere Zahl an Stärkekörnern angelegt wird, als vorher vorhanden waren. Es ist daher ohne weitere Hilfsannahmen nicht wahrscheinlich, daß ein Stärkekorn immer einem Pyrenoidteil entspricht. Auch andere, weiter unten zu nennende Umstände sprechen gegen eine Zusammengesetztheit der Konjugatenpyrenoide und damit auch anderer kugeligler Pyrenoide mit mehrteiliger Stärkehülle.

#### d) Die Innenstruktur des lebenden Pyrenoides.

Da vielerlei Strukturen am lebenden und fixierten, hernach gefärbtem Objekt beschrieben und ihnen oft eine besondere Bedeutung beigemessen worden ist (besonders Wollenweber 1908, 1926, Timberlake 1903—1904, Lutmann 1911) und solche auch an anderen Objekten bisweilen festgestellt werden können, ist es besonders wichtig, am lebenden Pyrenoid, dort, wo ein guter Einblick möglich ist, auf das Vorkommen von Strukturen oder Differenzierungen in verschiedenen Entwicklungszuständen des Pyrenoides, vor allem in der progressiven Entwicklungsphase, zur Zeit der Stärkearmut der Pyrenoide, zu achten.

Bei *Spirogyra* (*varians*, *tenuissima*, *setiformis*, *majuscula*), die wegen besonderer Größe der Pyrenoide und ihrer vorteilhaften Lagerung an der Zellwand ein außerordentlich günstiges Objekt darstellen, erscheinen die Pyrenoide zur Zeit hoher Vermehrungsgeschwindigkeit vollkommen homogen; so auch bei *Haematococcus pluvialis*, *Chlamydomonas spec.* (Nr. 1), *Chlorogonium elongatum*, *Chlorogonium euchlorum*, *Mougeotia genuflexa*, *Cosmarium impressulum*, *C. Botrytis*, *Mesotaenium caldariorum*, *Bryopsis plumosa*, *Chaetomorpha*, *Oedogonium* u. a. Die Existenz einer Radialstruktur, die Wollenweber (1908, 1926) in den Pyrenoiden von *Haematococcus Droebacensis*, *Chlamydomonas sp.* und *Chlamydomonas pulsatilla* gesehen haben will und abbildet, konnte niemals gesehen werden. Überall erscheinen sie zur Zeit hoher Vermehrungsintensität der betreffenden Zellen vollkommen strukturlos. Zur Feststellung irgendwelcher sichtbarer Strukturen im Pyrenoid ist die Wahl großer Pyrenoide unerlässlich, weil bei kleinen Pyrenoiden durch die darüber und darunter gelagerten Stärkekörner zu leicht Strukturen in Form verschwommener Linien (die Begrenzungslinien der Stärkekörner) nach Art der von Wollenweber (1908, S. 251—252, Abb. 4 b, 4 d) beschriebenen vorgetäuscht werden und andere vielleicht vorhandene dadurch nicht erkannt werden können.

Vielfach beobachtet wurden aber schon von verschiedenen Forschern eigentümliche Gebilde in der Pyrenoidsubstanz, die sowohl im Leben, als auch im denaturierten und gefärbten Zustand den Eindruck von Vakuolen machen. Diese meist rundlichen, oft aber auch unregelmäßig länglichen Gebilde sind sehr verschieden groß. Sie liegen in der Ein-, auch Mehrzahl, meist zentral in der Pyrenoidsubstanz eingebettet. In der

Literatur wurden diese Gebilde gelegentlich erwähnt und als Vakuolen beschrieben.

Bei *Spirogyra varians*, *Haematococcus pluvialis*, *Chlorogonium elongatum*, *Spirogyra majuscula* und anderen Algen habe ich diese Gebilde sehr oft angetroffen. Bei *Spirogyra* wurde ihnen mehr Aufmerksamkeit gewidmet. Diese Gebilde sind, wie man sich mittels der Jodreaktion leicht überzeugen kann, Stärkekörner. Zum Teil scheinen sie dicht unter der Stärkehülle des Pyrenoides angelegt zu werden; sie drängen sich bei ihrer Größenzunahme in die Pyrenoidsubstanz hinein (Abb. 5 e). Kleine und große Stärkekörner finden sich aber auch zentral in der Pyrenoidsubstanz eingebettet (Abb. 5 d, 8 d, e). Nach der Form und den Größenverhältnissen muß angenommen werden, daß sie hier entstanden sind, und daß die größeren Körner durch Wachstum aus den kleinen hervorgegangen sind. Die Entstehung und das weitere Schicksal dieser vollkommen eingebetteten Stärkekörner konnte durch unmittelbare, kontinuierliche Beobachtung leider nicht sicher genug festgestellt werden, weil ein bestimmtes Pyrenoid wegen der durch das Wachstum bedingten Torsionen und Verschiebungen des Fadens nicht genügend lange Zeiträume hindurch beobachtet werden kann, und weil *Spirogyra* als typischer Wasserbewohner auf Nähragar als fixierendem Substrat nicht völlig zusagende Bedingungen vorfindet und bald mit einer übermäßigen Stärkespeicherung einsetzt. Eine Versuchsanordnung zur Ermöglichung der Benützung stärkster Vergrößerungssysteme bei Aufrechterhaltung großer Vermehrungsgeschwindigkeit konnte bisher nicht geschaffen werden.

Auf Grund häufiger Beobachtungen einer wachsenden Watte läßt sich immerhin folgendes feststellen. Die Bildung und das Wachstum solcher im Pyrenoid eingebetteter Stärkekörner erfolgt nur unter bestimmten Bedingungen. Vorzugsweise trifft man sie nach Erneuerung der Kulturlösung. Mit Beginn der regressiven Entwicklungsphase scheinen keine solche mehr angelegt zu werden. Unter diesen Umständen fehlen meistens solche im Pyrenoid. Bei der Pyrenoidteilung werden sie nämlich, wie wir noch ausführen werden, aus dem Inneren beseitigt, indem sie mit zum Aufbau der neuen Stärkehülle verwendet werden. Wir finden daher in späteren Stadien in keinem der Pyrenoide eingeschlossene Stärkekörner, obgleich sie vorher in fast jedem großen Pyrenoid angetroffen werden können. Da wir es bei der Erneuerung der Nährlösung mit einem ganzen Komplex von Veränderungen zu tun haben, ist aus dem mitgeteilten, veranlassenden Außenumstand nicht zu entnehmen, in welcher Weise die einzelnen wirksamen Faktoren auf die Stärkebildung in der Pyrenoidsubstanz Einfluß nehmen.

Abgesehen von dem gelegentlich in der Pyrenoidsubstanz eingebetteten Stärkekörnern erscheint die Pyrenoidsubstanz vollkommen homogen und infolge der geringen optischen Dichte wie ein Loch innerhalb der Stärkeschale.

Nimmt mit dem regressiven Entwicklungszustand der Zellen die Stärkehülle an Mächtigkeit zu, so werden schon durch das



Heranwachsen der Stärkekörner am Pyrenoid, in der Hauptsache aber durch die nun hinzukommenden Stromastärkekörner die Beobachtungsverhältnisse sehr ungünstig. Man findet dann nur in wenigen Fällen Situationen, die einen einigermaßen günstigen Einblick in das Innere gestatten. In solchen Fällen ist aber genau so wie früher die Pyrenoids substanz vollkommen homogen. Die Einwand also, daß es zu einer Kristallbildung vielleicht dann erst kommt, wenn eine reichliche Stärkeabscheidung (allgemeine Reservestoffabscheidung) einsetzt, kann infolge der Eindeutigkeit der beobachteten Stadien auch nicht zur Rettung der Kristallnatur des Pyrenoides herangezogen werden (Abb. 5 b). Wenn schon die denaturierten Pyrenoide nichts von der Kristallnatur durch die Gestalt verraten, die vielleicht bei der Denaturierung zerstört worden sein kann, so müßte sich wenigstens im Leben davon mehr feststellen lassen, wenn sie zuträfe. Das Vorkommen von Stärkekörnern innerhalb der Pyrenoids substanz, und zwar an recht verschiedenen Stellen, spricht überdies gegen die Möglichkeit der Kristallnatur des ganzen Pyrenoides, wie es Meyer aufgefaßt wissen will, und auch gegen die von Overton vorgebrachte Vorstellung, daß die Pyrenoide nach Art der Aleuronkörner z. B. von *Ricinus*, in einer gallertigen oder zähflüssigen Grundsubstanz einen Kristall führen und daher nach außen hin nicht immer eckig begrenzt erscheinen.

Daß den Pyrenoiden auch eine submikroskopische, kristalline Struktur nicht zukommen kann, zeigt der Umstand, daß die lebenden Pyrenoide, ebenso wie die denaturierten, im polarisierten Licht unter allen Umständen, wie ich mich neuerdings an einer ganzen Anzahl von Objekten nochmals überzeugt habe, dunkel bleiben. Wieso Meyer Doppelbrechung beobachtet hat und diese trotz der mehrfachen gegenteiligen Feststellungen von Schmitz (1884), Schimper (1885) u. a. noch in seiner Zusammenfassung (1920) behauptet, ohne Angabe des Objektes und der Beobachtungsumstände, ist nicht ersichtlich. Aber selbst die Annahme einer kristallinen Struktur nach dem tesseralen System (entsprechend den Angaben von Schimper [1885]) kann in Anbetracht des Vorkommens von Stärkekörnern im Pyrenoid nicht mehr aufrecht erhalten werden. Zur Annahme einer nur gelegentlich auftretenden kristallinen Struktur, die nach vorübergehender Existenz wieder aufgegeben werden kann um später wieder angenommen zu werden, liegt kein Grund und keine Notwendigkeit vor. Aus der Entstehungs- und Vermehrungsart, die später besprochen werden soll, geht überdies hervor, daß wir es hier mit einem Zellorganell und nicht mit einem Reservestoff zu tun haben.

#### e) Über die Größe der Pyrenoide.

Die Größe des Pyrenoides ist je nach dem Organismus eine sehr verschiedene. Einige Anhaltspunkte bieten die hier beigefügten geschlossenen Zeichnungen, die zum Zweck des unmittelbaren

Vergleiches in derselben Vergrößerung beobachtet und gezeichnet wurden. Ihr Volumen scheint zunächst wenig gesetzmäßige Beziehungen zum Zellvolumen zu zeigen. Immerhin läßt sich folgendes feststellen.

Wo die Pyrenoide der Zelle auf eine kleine, konstante Zahl beschränkt sind (z. B. *Asterococcus*, *Chlamydomonas*-Arten mit einem Pyrenoid, *Mesotaenium*, *Zygnema*, *Hyalotheca* und gewisse Cosmarien mit zwei Pyrenoiden, gewisse Cosmarien mit vier Pyrenoiden, dürfte die Gesamtmasse der Pyrenoids substanz im Zeitraum zwischen zwei aufeinanderfolgenden Zellteilungen zwischen zwei Grenzwerten schwanken, die sich zueinander wie 1 : 2 verhalten (Abb. 9, 10).

Das Massenverhältnis zwischen eben geteilten und bereits wieder teilungsfähigen Pyrenoiden deutet darauf hin, daß eine Relation zwischen ihrer Gesamtmasse und Protoplastenmasse besteht, so ähnlich, wie wir es vom Kern und von den Chromatophoren wissen. Bei *Zygnema*, das sich wegen seiner leichten Kultivierbarkeit und seiner großen Pyrenoide zum Nachweis dieser Zusammenhänge eignet, sieht man in Zellen, die sich aus irgendwelchen Ursachen über die normale Größe verlängern, entsprechend dieser Volumsvergrößerung ein Zunehmen der Pyrenoidmasse. Die weitere Vergrößerung der Gesamtmasse wird hier allerdings nicht immer durch entsprechende Vergrößerung der einzelnen Pyrenoide, sondern auch durch Vergrößerung ihrer Zahl bei gleichzeitiger Chromatophorenteilung vorgenommen, so daß wir Zellen mit 3 oder 4 solcher Organellen vorfinden. Vielleicht ist hier im Gegensatz zu anderen Algen ein Überschreiten der Maximalgröße von Pyrenoiden normaler Zellen nicht möglich.

Inwieweit das über die Pyrenoidplasmarelation Gesagte im einzelnen zutrifft, wird sich aber kaum genau feststellen lassen. Volumsberechnungen der Pyrenoide und der Zellen sind bei ihrer Vielgestaltigkeit und Kleinheit nicht mit der notwendigen Genauigkeit durchführbar. Bei der Kleinheit der Objekte müßte aber auf möglichster Genauigkeit bestanden werden, um die notwendigen zahlenmäßigen Unterlagen zu gewinnen. Dazu kommt noch der erschwerende Umstand, daß auch bei solchen Arten, die oben in der Gruppe mit kleiner und konstanter Zahl genannt worden sind, neben den großen Pyrenoiden auch noch sehr kleine, nur nach Färbung sicher zu erkennende Pyrenoide vorkommen. Infolge ihrer Kleinheit und der großen Fehler der Berechnungsweise können sie kaum mit in Rechnung gesetzt werden. Das Vorkommen solcher ist bei *Zygnema* von Schmitz (1881) und Klebs (1886), bei gewissen Cosmarien von Carter (1920), bei *Hyalotheca dissiliens* von Potthoff (1927) beobachtet worden. Ich finde ähnliches auch bei *Chlamydomonas*. Obgleich meine Angaben nur auf Schätzungen zurückgehen, die an Hand von entsprechenden Zeichnungen vorgenommen worden sind, glaube ich doch das Vorhandensein solcher Beziehungen mit Bestimmtheit annehmen zu können. Bestärkt wird man darin durch die Beobachtung, daß es manchmal bei Organismen möglich ge-

worden ist, die Zelle unter Beibehaltung ihres Volumens zur Vergrößerung der Pyrenoidzahl zu bringen. Dabei wird das Einzelpyrenoid verkleinert. Bei *Mesotaenium* wurden diese Veränderungen in einer Nährsalzlösung mit Dulcitzusatz, bei *Chlorogonium elongatum* in einer mineralischen Nährsalzlösung mit Zuckerzusatz (Maltose, Glukose, Mannit) beobachtet. Da das Verhältnis zwischen Pyrenoid- und Zellvolumen, soweit Schätzungen möglich waren, konstant geblieben zu sein scheint, könnten auch diese Beobachtungen einen Beitrag zu dem vorigen abgeben.

Da bei Reservestoffen nie solche Beziehungen zum Zellvolumen vorkommen, muß der Schluß gezogen werden, daß damit der Reservestoffcharakter der Pyrenoids substanz widerlegt ist.

Im Gegensatz zu den Grünalgen mit einer bestimmten Zahl von Pyrenoiden enthalten andere Grünalgen in ihren Zellen zur Zeit der progressiven Entwicklungsphase meist eine weit größere, und dabei veränderliche Zahl von Pyrenoiden. Die Pyrenoide einer Zelle untereinander verglichen zeigen von einer für die betreffende Art charakteristischen Maximalgröße alle Übergänge der Größe bis zu einer solchen, die eben noch sichtbar ist (Abb. 3 b, Abb. 5f—1). Diese Tatsache hängt damit zusammen, daß bei diesen Formen die Pyrenoide, wie später noch näher zu erörtern sein wird, „de novo“ entstehen. Wenn durch Außenumstände (auch innere Bedingungen) die Zellvermehrung eingestellt wird, dabei aber Zellängenwachstum fort dauert, können auch bei solchen Algen die starken Größenunterschiede mitunter bis zur Gleichheit aller Pyrenoide ausgeglichen werden (s. Abb. 3 a.). Wollen wir daher die Größe der Pyrenoide als verlässliches Kriterium zur Entscheidung heranziehen, ob in einem bestimmten Fall Neubildung oder Teilung als Vermehrungsmodus der Pyrenoide in Betracht kommt, so muß dafür Sorge getragen werden, daß wir ein in intensiver Zellvermehrung stehendes Material (progressive Entwicklungsphase!) heranziehen. Wenn wir unter gewissen Umständen in der regressiven Entwicklungsphase der Zellen von *Spirogyra* nur gleichgroße Pyrenoide in einer Zelle vorliegen sehen, so könnte man zu dem unrichtigen Schluß kommen, daß sich die Pyrenoiden hier nur durch Teilung vermehren können. In diesem Schluß würde man bestärkt werden, wenn dann beobachtet wird, daß ein solches Zellenmaterial bei Überführung in günstige Wachstumsbedingungen in den ersten Tagen, während der Umstellung der Lebensprozesse auf die neuen Außenbedingungen, eine ganze Anzahl von Pyrenoidteilungen beobachten läßt. Die Ausgleichung der Größenunterschiede der Pyrenoide bei *Spirogyra* kann besonders häufig in der Natur beobachtet werden, wo ja die Veränderung der Außenbedingungen bedeutend allmählicher verlaufen, als es in der künstlichen Kultur der Fall ist, wo also zwischen dem Aufhören der Zellvermehrung und Aufhören des Zellenwachstums allein weit mehr Zeit verstreicht. Auch in der künstlichen Kultur ist es mir gelungen, *Spirogyra*watten mit Zellen heranzuziehen, die nur gleichgroße Pyrenoide besaßen. Die Pyrenoide waren dabei etwas größer als in der üblichen Kulturlösung, waren völlig kugelig und

mit einer dünnen, vierteiligen Stärkehüllung umgeben. Nach Überführung in normale Nährlösung hatten die Zellen nach Verlauf von 8 Tagen das gewöhnliche Aussehen, nämlich Chromatophoren mit sehr verschiedenen großen Pyrenoiden. Das Wesen in diesem Komplex von Veränderungen ist auch hier zurzeit nicht entwirrbar.

Der Umstand, daß auch hier in der progressiven Entwicklungsphase des Zellenmaterials, also zur Zeit der Zellvermehrung, ständig neue Pyrenoide angelegt werden, kann zugunsten einer „Pyrenoid-Plasma-Relation“ aufgefaßt werden. Die bereits vorhandenen Pyrenoide werden auf die beiden Tochterzellen verteilt und durch Neuanlage von Pyrenoiden und Wachstum der vorhanden gewesenen wird das Massenverhältnis aufrecht zu erhalten gesucht. Diese Gesetzmäßigkeit statistisch nachzuweisen, muß natürlich hier noch aussichtsloser erscheinen, als es bei Zellen mit sehr kleiner Pyrenoidzahl der Fall ist. Dazu kommt hier noch der erschwerende Umstand, daß neben der Neubildung auch noch eine verschiedenen große Zahl von Pyrenoidteilungen vorkommt.

Diese hier für *Spirogyra* geschilderten Verhältnisse scheinen auch bei den übrigen Algen mit mehreren, in ihrer Zahl nicht genau festgelegten Pyrenoiden vorzuliegen. (*Haematococcus*, *Sphaeroplea*, *Cladophora* n. a.)

Die Größe eines Pyrenoides hängt also von der Substanzzunahme ab, die wir, wie die Substanzzunahme des Kernes oder des Chromatophoren, als Wachstum bezeichnen können. Hieronymus (1891) war wohl der Einzige, der eine Vergrößerung der Pyrenoide durch Verschmelzung zweier oder mehrerer angenommen hat. Diese Möglichkeit ist seither wohl niemals ernstlich erwogen worden. Bei eingehender Kenntnis des Verhaltens der Pyrenoide sind solche Vorgänge kaum vorstellbar. Wie sollen sich zwei Pyrenoide vereinigen, wenn sie unter den üblichen Außenbedingungen immer von Stärkekörnern bedeckt sind? Es lag auch für Hieronymus keine zwingende Notwendigkeit vor, die Stadien, welche vor und nach ihm als Teilungsstadien angesehen worden sind, als Verschmelzungsstadien aufzufassen. Die gegebene Begründung für eine solche Auffassung ist völlig unzureichend.

Wenn auch der Versuch Hieronymus' nicht ernstlich dazu zwingt, das Vorkommen von Pyrenoidverschmelzung in Erwägung zu ziehen, so müßte dies doch auf Grund anderer Angaben geschehen. Es wurden oben Pyrenoidformen beschrieben, die zur Voraussetzung haben, daß es Verschmelzungsvorgänge bei Pyrenoiden gibt. Es kommen, wenn auch vielleicht als Monstrositäten, gebogene hufeisenförmige Pyrenoide vor, die sich manchmal zu Ringen schließen. Da die vorliegenden Angaben verschiedene Lücken enthalten und Zweifel zulassen, können sie vorläufig ebenfalls nicht als Tatsachen angesehen werden, die ein Vorkommen von Pyrenoidverschmelzungen wahrscheinlich machen.

In späten Stadien der regressiven Entwicklungsphase erfolgt bei Grünalgen eine starke morphologische und physiologische

Veränderung der Zellen. Dabei wird auch das Pyrenoid betroffen. Bei *Mesotaenium* z. B. verwandelt sich die Stärke in Öl. Mit der Auflösung der Stärke erfolgt gleichzeitig eine Schrumpfung des inzwischen schon stark vergilbten Chromatophoren. Bei diesen Veränderungen, welche wir bei vielen, wenn nicht allen landbewohnenden Algen antreffen, werden durch anscheinend tiefer greifende Veränderungen die Pyrenoide kleiner und schwerer kenntlich, bis sie schließlich nicht einmal mit Färbung nachweisbar sind. Ob sie in solchen Stadien als völlig resorbiert angesehen werden sollen, läßt sich nicht mit Sicherheit aussagen. Denn auch die geschrumpfte, übrig gebliebene Chromatophorensubstanz verändert sich auffallend. Sie wird stark färbbar und daher läßt sich nicht erkennen, ob in ihr die Pyrenoide noch vorliegen. Aus anderen Bildern könnte man folgern, daß die Pyrenoiden gleichzeitig ihre Färbbarkeit einbüßen. Die Veränderungen des Pyrenoides bei der „Degeneration“ der Zellen sind nicht systematisch untersucht worden. Vielleicht läßt sich in der Veränderung eine Regelmäßigkeit finden. Selbst bei weitgehender Veränderung der Zellen können diese noch lebensfähig bleiben; sie kehren nach Wiederherstellung günstiger Wachstumsbedingungen zur üblichen Zellbeschaffenheit und Lebenstätigkeit zurück. *Haematococcus* und andere verändern den Zellzustand so, daß sie weit länger ungünstige Zeitperioden überdauern können, als Algen vom Typus des *Mesotaenium*. Die Zellzustände stellen Dauerzustände dar. Während dieser Zeit bleiben die Pyrenoide, soviel wir aus fixierten und gefärbten Präparaten wissen, erhalten. Über die Größe und sonstige Beschaffenheit wissen wir nichts, weil wir in die lebenden Zellen keinen Einblick haben. Bei einer weiteren Gruppe von Algen, hierher gehören die meisten Wasser bewohnenden Algen z. B. *Spirogyra*, sterben die Zellen nach vorhergegangener Stärkeaufspeicherung ab, ohne wesentliche Veränderung im Pyrenoid zu zeigen. (Siehe schon K l e b s 1886, S. 557.)

Es gibt noch andere Kombinationen von Außen- und Innenumständen, bei denen es ebenfalls zu einer Größenreduktion der Pyrenoide kommen kann. Welcher Art diese Umstände sind, wissen wir nicht. So beobachtet man bisweilen, in Kulturen von *Spirogyren* und auch am Standort im Freien, an einem kleinen Bruchteil der Zellmasse, daß sich die Chromatophoren ihrer Reservestoffe entledigen, ganz im Gegensatz zu den übrigen Zellen. Dabei werden die Pyrenoide kleiner und schwächer lichtbrechend.

Pyrenoidveränderungen stellen sich ein, wenn zwei Zellen zur geschlechtlichen Fortpflanzung schreiten. Haben die beiden Gameten je einen oder mehrere Chromatophoren mit einem oder mehreren Pyrenoiden, so wird, in manchen Fällen wenigstens, z. B. *Spirogyra*, der Chromatophor des männlichen Gameten resorbiert. Die Resorption beginnt mit der Auflösung der Stärke des Chromatophoren, der sich zunächst ebenso wie der weibliche Chloroplast mit Stärke angefüllt hatte, dann bleicht aber die Chromatophorensubstanz aus, Pyrenoide und Chromatophorensubstanz verschwinden allmählich. Die weiblichen Chromato-

phoren bleiben mit ihren Pyrenoiden erhalten. Trotzdem der größte Teil der Stärke in Öl verwandelt wird, bleibt immer ein Teil der Stärke um die Pyrenoide herum erhalten. (Tröndle 1911.) Die Pyrenoide erscheinen weit kleiner als in vegetativen Zellen; sie scheinen aber ihre normale Färbbarkeit im denaturierten Zustand beizubehalten. Bei *Cylindrocystis* bleiben aber nach den Beschreibungen von Kaufmann (1914) beide Chromatophoren erhalten. Zur Zeit der Reduktionsteilung werden Pyrenoide mit Stärkehüllen angetroffen. Manchmal, Kaufmann führt dies auf die Dauer der Ruhezeit und auf die Außenbedingungen (feuchte oder trockene Aufbewahrung) zurück, sind die Pyrenoide von *Cylindrocystis*zygoten völlig stärkefrei oder färberisch nicht mehr nachweisbar.

Bei anderen Algen, z. B. *Volvox*, *Sphaeroplea*, bringt der männliche Gamet nur unscheinbare Chromatophorenreste in die Zygote, obgleich die betreffenden Spermatozoidmutterzellen solche Organellen besessen haben. In diesen Fällen muß eine Rückbildung (Resorption) vor oder bei der Gametenbildung stattgefunden haben. Diese Fälle leiten uns bereits zu einer anderen Kategorie von Erscheinungen hinüber.

Es ist nämlich anscheinend eine häufige Erscheinung, daß bei Algen vor, während oder nach der endogenen Mehr- (Vielzell-)bildung die alten Pyrenoide der Mutterzellen „aufgelöst“ werden. In den gebildeten Schwärmern (Zoosporen, Autosporen, Gameten) entstehen dann „de novo“ neue Pyrenoide. Der Auflösungsprozeß ist in seinen Einzelheiten noch viel zu wenig untersucht, um hier klar zu sehen. Im Leben beobachtet spielt sich der Vorgang in der Weise ab, daß die vorhandenen Pyrenoide ihre Stärkehülle verlieren, um dann selbst zu verschwinden. Den Auflösungs-vorgang beschreibt Pascher (1927) in folgender Weise (S. 31): Das Pyrenoid vergrößert sich zunächst, „um dann matter zu werden. Plötzlich ist die Kontur verschwunden, aber eine matte Stelle zeigt noch lange den Platz an“. Im Stadium der Auflösung werden die denaturierten Pyrenoide schwächer färbbar, bis sie schließlich auch durch Färbung nicht mehr nachgewiesen werden können. Dabei können sich einzelne Teile ungewöhnlich regellos in der Stärke ihrer Färbbarkeit verhalten und allerhand Strukturen aufweisen. Ihre Entstehung und Bedeutung sind unbekannt. Andere Algen lassen die Pyrenoide beim Abbau in verschieden große, kugelige „Trümmer“ zerfallen. Da alle diese Veränderungen nur an denaturierten Objekt zu sehen sind, dabei aber der Einfluß der verschiedenen Denaturierungsmittel unbekannt ist, ist aus diesen Bildern über die Vorgänge am lebenden Objekt wenig zu entnehmen.

Über die Verbreitung dieser Erscheinungen siehe Abschnitt „Vermehrung der Pyrenoide“.

) Verhalten der lebenden Pyrenoide gegen grobe physikalische und chemische Eingriffe.

Beim Eintragen von pyrenoid-haltigen Zellen in konzentrierten Alkohol (oder Sublimataalkohol) erfolgt eine mit sichtbaren Ver-

änderungen vor sich gehende Denaturierung des Pyrenoides. Die innerhalb der Stärkehülle befindliche Substanz, die im Leben der Stärkehülle direkt anliegt, zieht sich unter dem Einfluß des Denaturierungsmittels unter bedeutender Zunahme ihres Lichtbrechungsvermögens zusammen. Das gleiche geht auch unter dem Einfluß anderer Denaturierungsmittel, wie sie in der pflanzlichen Cytologie zum Studium der Zellstrukturen verwendet werden, vor sich. Da aber bei diesen meistens auch eine Verquellung der Stärke eintritt, so sind bei Anwendung solcher Mittel die durch Kontraktion entstehenden Veränderungen nur kurze

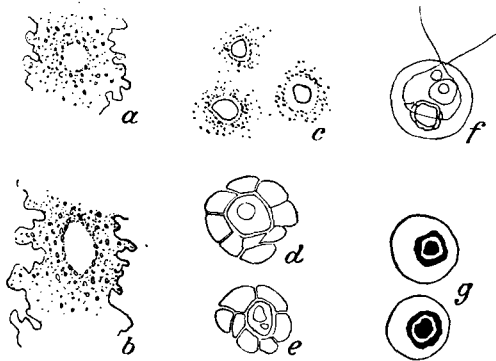


Abb. 8.

a—c) Durch Verdunklung entstärkte Pyrenoiden von *Spirogyra majuscula*. a—b) Lebende Pyrenoiden. c) Pyrenoid nach JJK-Fixierung zeigen einen durch Kontraktion entstandenen dichten Zentralteil. d—e) Pyrenoiden von *Spirogyra varians* mit eingebetteten Stärkekörnern nach Alkoholfixierung. f—g) *Tetraspora lubrica* (Hirschberg). f) Lebende Zelle mit mehrteiliger Pyrenoidstärkeschale. Die über das Pyrenoid verlaufende Kontur ist die innere Grenzfläche des Chromatophoren, nicht aber die Berührungslinie zweier Pyrenoidstärkekälotten. g) Zwei Zellen nach JJK-Behandlung zeigen den kontrahierten Zentralteil (schwarz) und die zwischen der Stärkehülle (schwarz) entstandene Oberflächenschichte. Alles mit Zeichenapparat; 666fache Vergr.

Zeit nach Beginn der Denaturierung deutlich zu sehen. Später wird der entstandene Zwischenraum unkenntlich und besonders in Dauerpräparaten un auffindbar. Das mag wohl einer der Gründe sein, weshalb bisher diese Tatsache vollkommen übersehen oder zumindest unerwähnt geblieben ist. Da sich mehrfach die Anwendung der Fixierung bei Untersuchungen notwendig macht, so muß auf die Bedeutung des Alkoholes als ein Fixierungsmittel, welches die Stärkehülle unverändert läßt, beim Studium der Pyrenoiden, auf die

Pyrenoidkontraktion bei jeder Fixierung und ihre Bedeutung bei Schlußfolgerung an Hand fixierter Stadien hingewiesen werden.

Die Schrumpfung des Pyrenoides geht in der Weise vor sich, daß die vor der Denaturierung sichtbar gewesene Querschnittsfigur in der Art ihrer Begrenzung vollkommen erhalten bleibt (Abb. 8 a—c, g). Es entsteht zwischen der Stärkeschale und dem kontrahierten Pyrenoid ein überall gleich schmaler Raum, der sich durch geringere Lichtbrechungs fähigkeit von seiner Umgebung außerordentlich abhebt. Danach wird man sich vorstellen, daß durch die Gerinnung (Entmischung) eine flüssige Substanz außerhalb des gerinnenden Pyrenoides abgeschieden wird und daß von ihr der entstehende Zwischenraum ausgefüllt wird. Aber durch die Fixierung wird auch diese Substanz fest, so daß der

kontrahierte innere Pyrenoidteil räumlich fixiert erscheint. Sehr ähnliches finden wir ja auch bei der Fixierung des Zellkernes wo der kontrahierte Nukleolus und das Chromatin bzw. Chromosomen im „Kernsaft“ unverrückbar eingebettet sind.

Daß es sich bei der Gerinnung der Pyrenoide und bei der Entstehung des Zwischenraumes um eine Kontraktion des inneren Teiles, nicht aber um eine Erweiterung der Stärkehülle durch Verquellung handelt, wurde durch Vergleich genau hergestellter Zeichnungen vor und nach der Denaturierung sichergestellt. Außen durch diesen Nachweis ist es noch durch folgenden Umstand bewiesen. Auch die völlig entstärkten Pyrenoide zeigen im mittels Alkoholes fixierten Zustand die gleiche Kontraktion eines inneren Teiles und Bildung einer anders beschaffenen Oberflächenschichte. Das im Leben einfach konturierte, stärkefreie Pyrenoid ist nach der Fixierung doppeltkonturiert (Abb. 8 c).

Diese Feststellungen lassen erkennen, daß der Lebendbeobachtung eine sehr wichtige Rolle zufällt und daß sie nicht versäumt werden darf. Besonders beim Studium der Vermehrung und der Stärkebildung, der in den letzten drei Dezennien fast ausschließlich nur am fixierten und gefärbten Material aus den gleichzeitig nebeneinander befindlichen Stadien rekonstruiert worden ist, wird an die morphologischen Veränderungen beim Denaturieren zu denken sein. Sicherlich sind der Überschätzung des Wertes präparierter Pyrenoide einige auffallende Ergebnisse T i m b e r - a k e (1901 b), C h m i e l e w s k i (1902) zuzuschreiben.

Die geschilderten, äußerlich gleichen Denaturierungsvorgänge lassen sich bei der Einwirkung siedenden Wassers beobachten. Genau so, wie bei der Anwendung säurehaltiger Fixierungsmittel, erfolgt aber in wenigen Sekunden Verquellung der Stärkehülle.

Nicht unerwähnt darf hier bleiben, daß B o u b i e r (1899) wohl aus der Bildung einer Oberflächenschichte bei der Denaturierung den Schluß zog, daß die Pyrenoiden von einer besonderen Substanz umgeben sind, in der die Stärkekörner entstehen. Da im Leben weder an jungen noch an alten, weder an stärkefreien noch an stärkeführenden Pyrenoiden eine besondere Schichte mit Sicherheit gefunden wurde, handelt es sich sicherlich um dieses, bei der Fixierung entstehende Kunstprodukt. Solche Hofbildungen sind übrigens, wie wir noch anmerken wollen, auch um die Nukleolen zu bemerken.

Wird ein lebendes Pyrenoid direkt in Mineralsäuren (Salz-, Schwefel- oder Salpetersäure) eingetragen, so verquillt es sehr rasch. Schon in 0,2 %iger Lösung ist dies in kurzer Zeit der Fall Z a c h a r i a s (1910).

Bei den Algen mit abweichender Pyrenoidgestalt — zweieilige Pyrenoide bei *Tetraspora*, *Enteromorpha* und andere, napfförmige Pyrenoide bei *Platymonas tetrathele*, *Prasinocladus*, hufisenförmige und ringförmige Pyrenoide bei *Chlamydomonas ingulata* (siehe S. 148) — ist das Verhalten der Pyrenoidsubstanz bei der Denaturierung noch unbekannt. Geitler (1926 S. 133 bis 34) erwähnt bloß, daß bei der Fixierung der zweiteiligen Pyrenoide von *Tetraspora* die beiden Teile auseinander weichen.



## g) Verhalten des denaturierten Pyrenoides.

Das denaturierte Pyrenoid speichert fast mit der gleichen Intensität Farbstoff wie der Nukleolus des Zellkernes (z. B. Tröndle 1907). Färben wir das Pyrenoid mit einem der vielen geeigneten Farbstoffe, z. B. Hämatoxylin, so färbt sich immer nur der innere, kontrahierte Teil der Pyrenoides, nicht aber die ihn umgebende Substanzschicht und die Stärkehülle. Wurde, wie es meistens der Fall ist, ein säurehaltiges Fixierungsmittel verwendet, so ist dabei die Stärkehülle nur verschwommen begrenzt, und sie erscheint bei Einbettung in stark lichtbrechende Medien (Kanadabalsam) mit der ungefärbten äußeren Pyrenoidzone als einheitliche Zone, als der sogenannte „Stärkehoff“. Der zentrale Teil des Pyrenoides ist, falls wir lebhaft wachsende Zellen heranziehen, auch im gefärbten Zustand (Säurefuchsin) meist vollkommen strukturlos, wenn von den schon früher genannten vakuolenartigen Gebilden, den Stärkekörnern, im zentralen Teil abgesehen wird.

Wird aber ein Zellmaterial, daß sich in späten Abschnitten der regressiven Entwicklungsphase befindet, nach sonst gleicher präparativer Vorbehandlung untersucht, so kann mitunter eine ganze Reihe von Strukturen durch Färbung im zentralen Teil zur Darstellung gebracht werden. Meist handelt es sich dabei um Zellzustände, die sich auch in anderer Beziehung vom Zustand lebhaft wachsenden Materiales unterscheiden. Da vielfach ein solches Material zu einer völligen Desorganisation der Zelle hinüberleitet, kommt offenbar solchen Feststellungen vorläufig nur ein geringer Wert zu. Überdies sind die feststellbaren Strukturen so verschieden in den Einzelheiten untereinander, daß auch aus diesem Grunde nicht daran gedacht werden kann, ihnen eine besondere Bedeutung, wie etwa den Kernstrukturen, zuzuschreiben. Daher müssen Folgerungen, die auf Grund der beobachteten Strukturen gemacht worden sind, ohne daß die betreffenden Zellen der progressiven Entwicklungsphase einwandfrei angehören, zunächst unberücksichtigt bleiben. In Dauerpräparaten ist eine sichere Erkennung des betreffenden Zellzustandes kaum möglich, so daß sicherlich allerhand zu normalen Strukturen gezählt worden ist, was nichts damit zu tun hat.

Der zentrale Teil des Pyrenoides zeigt alle bekannten Eiweißreaktionen: Jodreaktion, Xanthoprotein-, Biuret-, Millonsche Reaktion ebenso wie die chromatische Substanz oder die Nukleolen des Zellkernes. Den genannten Kernbestandteilen und dem zentralen Teil des Pyrenoides ist ferner die gleiche Färbbarkeit eigen. Trotzdem sind die Schlußfolgerungen von Mereschkowskij (1905) und von Derschau (1909) auf genetischen Zusammenhang der beiden Substanzen und die Zimmermanns (1892) auf nahe Verwandtschaft der beiden unbegründet. Denn alle genannten Reaktionen sind entweder Adsorptionserscheinungen oder chemische Reaktionen auf einzelne in der Substanz enthaltene Molekülgruppen und daher in keinem Fall spezifisch.

Die gleiche Färbbarkeit der beiden Stoffe geht so weit, daß nur ein einziges Verfahren bekannt geworden ist, welches die Färbung der Pyrenoide erlaubt, ohne dabei auch die Kernbestandteile zu färben. Zimmernann (1892) gibt folgende Vorschrift: Fixierung mittels Pikrinschwefelsäure oder konzentrierter alkoholischer Sublimatlösung. Hierauf wird das Objekt in einer auf das dreifache Volum verdünnten 2 %igen Lösung von Schwefelsäure behandelt und nachher mit einer 0,2 %igen Fuchsinlösung gefärbt. Dieses Verfahren gestattet manchmal eine alleinige Differenzierung der Pyrenoide. Er sagt selbst: „Bei gut gelungenen Präparaten sind dann allein die Pyrenoide intensiv rot, auch die Nukleolen ganz farblos.“ (S. 202.)

Geitler (1926) empfiehlt neuerdings die Färbung mit Äurefuchsin und Gegenfärbung mit Lichtgrün nach Sublimatalkoholbehandlung.

Der Proteinkern ist in Lauge quellbar, außerdem läßt er sich mit Pepsinsalzsäure verdauen Zimmernann (1892). Overton (1889) fand außerdem, daß die mit Alkohol denaturierten Pyrenoiden in Eisessig gelöst werden. (Auch West 1916.) Der Pyrenoidproteinkern ist im denaturierten Zustand ebenso wie im lebenden einfach brechend, wie bereits Schmitz (1881) und Schimper (1885) gesehen haben. Damit fällt ein weiteres Moment, das A. Meyer zur Stützung seiner Anschauung von der Kristallstruktur der Pyrenoides angeführt hat.

#### h) Die Vermehrung der Pyrenoide.

Für die Beantwortung der Frage, ob wir es bei den Pyrenoiden mit Gebilden zu tun haben, die eine Ablagerung eines Reservestoffes in Form von Eiweiß darstellen, wie es Meyer (1920) es in die neueste Zeit hinein aufgefaßt haben will, oder mit besonderen Zellorganellen, wurde schon frühzeitig auch das Moment der Entstehung herangezogen.

An sich kann der Nachweis der Vermehrungsart keine Schwierigkeiten bereiten. Es ist bloß notwendig, die Veränderungen eines Pyrenoides oder eines Chromatophoren von einer Zellteilung aus zur nächsten am lebenden Objekt zu verfolgen. Praktisch stößt aber die Feststellung auf manche Schwierigkeiten. Zunächst ist die Kleinheit der Objekte zu nennen, dann aber auch die Undeutlichkeit der Einzelheiten selbst bei großen Pyrenoiden infolge der Überlagerung durch verschiedene Zellbestandteile, schließlich die Schwierigkeit, den Vorgang mikroskopisch dauernd zu verfolgen. Lange Zeit ließen sich Algenformen, die zur Untersuchung besonders geeignet erscheinen mußten, nicht kultivieren. Hier konnte man dem Einwand, daß sekundäre, schädliche Einflüsse die regulären Vorgänge verändert haben könnten, nicht Entsprechend begegnen. Man hat daher zu fixiertem und gerärbtem Material, das man aus der Natur geholt hat, gegriffen und hat aus den in einem Zeitpunkt nebeneinander beobachteten Umständen die Vermehrungsart zu rekonstruieren versucht. Daß

ein solches Unternehmen nicht immer zu einer glücklichen Lösung führen muß, liegt nach dem früher Gesagten (S. 139 ff. u. 162) auf der Hand. Bei solchen Versuchen wurde oft von einer bestimmten Annahme ausgegangen und es wurden die beobachteten Bilder zugunsten der vorgefaßten Meinung verwertet. Da an ein und demselben Organismus zwei Vermehrungsarten, wie noch zu erörtern sein wird, vorkommen können, so erscheint es verständlich, daß für ein und dasselbe Objekt die bisherigen Angaben über die Vermehrungsart verschieden lauten, indem von einem Forscher die Teilung, von einem zweiten die Neubildung behauptet wurde. Da „degenerierte“ Pyrenoide die verschiedensten, heute noch unverständlichen Differenzierungen nach einer Färbung zeigen können, und da diese bei den bisherigen Untersuchungen nicht entsprechend ausgeschaltet worden sind, erscheint es nicht wunderlich, daß manches zur Stützung einer Anschauung herangezogen worden ist, was nicht zu den regulären Veränderungen gehört.

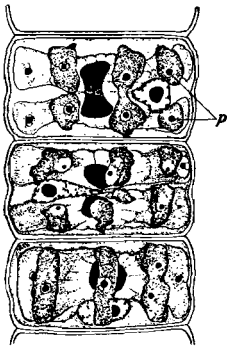


Abb. 9.  
*Hyalotheca dissiliens* nach  
Fixierung Färbung; nach  
P o t t h o f f 1927. Drei  
Zellen eines Fadens. Ruhendes, sich teilendes und geteiltes großes Pyrenoid. Daneben in den Chromatophorenlappen kleine Pyrenoide mit Stärkehöhlen. 666fache Vergr.

Schon bei den umfassenden Untersuchungen Schmitz', der seine Vorstellungen hauptsächlich auf Beobachtungen lebenden Materiales gestützt hat, ließ sich eindeutig feststellen, daß die Pyrenoide mancher Algen eine Vermehrung durch Teilung erfahren. Die entsprechenden Stadien wurden von Hieronymus (1892) als Verschmelzungsstadien angesehen. Die Richtigkeit der ersteren Deutung wurde in der Folgezeit an mehreren Objekten bestätigt. (*Zygnema* Klebahn 1891, Kursanoff 1912, Scherrer 1914, Bourquin 1917, *Cosmarium* Klebahn 1891, Carter 1916, *Hyalotheca* Pott h o f f 1927 u. a.). Diese Vermehrungsart nahm man auch in anderen Fällen an, z. B. bei *Spirogyra* (Strasburger 1880, Kolkwitz 1880, Chmielewski 1897, Scherrer 1914 u. a.). Aber schon Schmitz sah sich vor der Schwierigkeit, daß selbst bei Objekten mit einer kleinen, konstanten Pyrenoidzahl, wie etwa *Zygnema*, Stadien angetroffen werden, die eine Neubildung nicht ganz ausschließen (siehe Abb. 9). Freilich neigte er selbst noch zur Annahme, daß diese kleinen Pyrenoiden in den Chromatophorenstrahlen durch ungleiche Teilung entstanden sind.

Die Tatsache der Pyrenoidteilung war wenig geeignet, die Ansicht Meyers, Pyrenoide seien Kristalle, zu stützen. Über die Schwierigkeiten, auf welche andere Autoren verwiesen haben, half er sich (1920) mit der Annahme, „daß der Eiweißkristall bei der Teilung des Chromatophoren sich nicht aktiv teilt, sondern

durch Enzyme in der Brücke des sich teilenden Chromatophoren besonders stark angegriffen wird, so daß er in zwei Stücke zerfällt, welche dann wieder gesondert heranwachsen“ (S. 71). Er hält sich daneben noch andere Möglichkeiten offen. Trotz der erwähnten Schwierigkeiten sieht er in der Neubildung der Pyrenoide eine Stütze für seine Anschauung, daß es sich um einen „nicht lebenden“ Zellbestandteil handelt.

Je nach der persönlichen Einstellung des Forschers wurden die verschiedenen Fälle, wo neben großen auch kleine Pyrenoide vorkommen, entweder auf Ungleichteilung der Mutterpyrenoide oder auf Neubildung zurückgeführt, ohne dabei durch geeignete Stadien wahrscheinlich gemacht zu sein. Obgleich in der Folgezeit eine größere Anzahl von Organismen auf die Pyrenoidvermehrung untersucht worden ist, ist nichts Bestimmtes über die Verbreitungsart des einen oder des anderen Vermehrungsmodus gewonnen worden. Der Grund dafür liegt offenbar darin, daß in den letzten Dezennien durchwegs eine Lösung der Frage an Hand von fixierten und gefärbten Präparaten angestrebt wurde.

Um einigermaßen klarer zu sehen, ob eine bestimmte Vermehrungsart der Pyrenoide eine an den jeweiligen Organismus gebundene Erscheinung ist, ob und wann bei einem einzelnen Pyrenoid beide Prozesse vorkommen können und ob eine Regel zwischen Pyrenoidvermehrung und Chromatophorenorganisation besteht, wurde zu eigenen orientierenden Untersuchungen gegriffen. Für diesen Zweck wurden von mir kultivierte Organismen herangezogen und die Frage durch Lebendbeobachtung und durch Färbung nach Fixierung zu entscheiden gesucht.

Die Beobachtungen wurden in der Weise vorgenommen, daß das Verhalten während des Wachstums verfolgt wurde. Wenn mehrtägige Beobachtungen beabsichtigt waren, wurde das Nährsubstrat in besonderen Kulturgefäßen untergebracht, wo das Wachstum völlig ungestört mit Immersionssystemen verfolgt werden konnte. Für ein- bis zweitägige Beobachtungen wurde der Nähragar in Petrischalen untergebracht und das Objekt durch ein darübergelegtes Deckglas hindurch beobachtet.

Für *Mesotaenium caldariorum*, *Zygnema*-Arten, *Cosmarium Botrytis* mit 4 Pyrenoiden, *Cosmarium impressulum* mit 2 Pyrenoiden konnte damit die von verschiedenen Autoren bereits beobachtete Pyrenoidvermehrung durch Teilung bestätigt werden (Abb. 10 a bis b). Auch dann, wenn die Pyrenoidzahl mit der Vergrößerung der Zelle erhöht wird (*Mesotaenium*, *Zygnema*, Stadien, die schon S c h e r r e r 1914 beschreibt), erfolgt diese stets durch Teilung. Ein Vorkommen von sehr kleinen Pyrenoiden in den Lappen der Chromatophoren von *Zygnema*, wie es S c h m i t z (1881) und K l e b s (1886 S. 557) beobachtet haben, habe ich bisher in meinen Kulturen nicht angetroffen. Ihr gelegentliches Vorkommen scheint aber nach den neuesten Beobachtungen von P o t t h o f an *Hyalotheca* (1927) auch in der Natur allgemeiner sicher gestellt zu sein. Ihr Entstehen ist von ihm nicht unmittelbar beobachtet worden. Auf Grund der Größenunterschiede glaube ich,

daß solche kleine Pyrenoide nie durch Teilung, sondern durch Neubildung entstehen. Ihr weiteres Schicksal in der Zelle ist unbekannt.

Bei *Spirogyra*, einem Vertreter jener Algen, wo wir im Gegensatz zu den eben genannten Formen eine größere und in der Zahl nicht genau festgelegte Pyrenoidzahl haben, wurde von allen Untersuchern mit Ausnahme von B o u b i e r (1899), der Teilung und Neubildung angibt, die Teilung als einziger Vermehrungsmodus verzeichnet. (N. Pringsheim 1879, S.304, Schmitz 1881, Strasburger 1880, Chmielewski 1897, Kolkwitz 1880, Scherrer 1914, Geitler 1926 u. a.) Eine Nachprüfung dieser anscheinend in ihrer Richtigkeit kaum anzuzweifelnden Ergebnisse wurde aber trotzdem notwendig, weil sich bei der Kultur dieser Objekte (Czurda 1925 b, 1926 a) Feststellungen ergeben haben, die mit den früheren Beobachtungen schwer in Einklang zu bringen waren. So konnte ich am lebenden Objekt zu keiner Tageszeit ein „massenhaftes“ Auftreten von Pyrenoidteilungen vor der in der künstlichen Kultur genau bekannten Zeit des Zellteilungsmaximums sehen. die nach Chmielewski, dem genauesten Beobachter dieses Vorganges, bei seinem Objekt am Abend, also etwa 6 Stunden vor dem Maximum der Zellteilung zu erwarten wäre. Diese Angaben stehen überdies zu früheren Feststellungen von Kolkwitz (1880) in einem gewissen Widerspruch. Dieser fand nämlich, daß die Chlorophyllbänder von *Spirogyra* allmählich (interkalar) wachsen. Es mußte daher, wenn beide Beobachtungen richtig sind, während eines gewissen Zeitraumes der Abstand der Pyrenoide untereinander etwa auf das Doppelte dessen heranwachsen, das er nach der Teilung hat. Trotz vieler Untersuchungen konnte nie die zu erwartende Vergrößerung des Abstandes, aber auch keine massenhafte Pyrenoidteilung angetroffen werden. Durch die Feststellungen Chmielewskis war ferner die Entstehung von so verschieden großen Pyrenoiden, daß von den großen angefangen eine kontinuierlich Reihe bis zu den kleinsten, die sich der Sichtbarkeit beinahe entziehen, aufstellbar ist, keineswegs hinreichend geklärt. Überdies sind die in der Literatur enthaltenen Angaben über die Teilung der Spirogyrapyrenoide, bei denen die Vorgänge doch am klarsten zu sehen sein müßten, unklar und unbestimmt. Eine Ungleichteilung wurde nur aus gelegentlich angetroffenen, gefärbten Stadien erschlossen.

Bei *Spirogyra* konnte ich mich nicht der Dauerbeobachtung eines auf Nähragar wachsenden Zellmaterials bedienen. *Spirogyra* speichert unter diesen Umständen (wohl weil sie ein typischer Wasserbewohner ist), in kürzester Zeit so viel Stärke, daß wir es mit völlig veränderten Chromatophorenverhältnissen zu tun haben. Dazu kommt noch der Umstand, daß durch die beim normalen Wachstum auftretenden Fadentorsionen ein ins Auge gefaßtes Pyrenoid nicht lange genug beobachtet werden kann. In Agar eingeschlossenes Zellmaterial zeigt zwar nicht so auffallend diese Erscheinungen, aber die wünschenswerte Beobachtung

mit Immersionssystemen läßt sich bei dieser Versuchsanordnung nicht durchführen. Ich mußte mich daher auf die Beobachtung eines in Flüssigkeit gehaltenen Materiales, von dem durch mehrfache Probenentnahme der jeweilige Zustand festgestellt wurde, beschränken. Eine Nachprüfung der Befunde wurde auf Agar mit schwächeren optischen Systemen vorgenommen.

Mit der Verlängerung der Zelle erfolgt eine Verlängerung der Chromatophoren durch interkalares Wachstum, wie es bereits K o l k w i t z (1880) beobachtet hat. 24 Stunden nach der Impfung besaßen die Chromatophoren des vollkommen homogenen Zellmaterialies sehr verschieden große Pyrenoide. Mit dem Längenwachstum der Chromatophoren rücken die vorhandenen Pyrenoide auseinander. Zwischen den vorhandenen Pyrenoiden werden (vorwiegend in den Vormittagsstunden) kleine, eben sichtbare Gebilde angelegt, die von einem Kranz anderer Punkte umgeben sind. Diese wachsen, und in wenigen Stunden ist mit Jodchloralhydrat nachweisbar, daß die zu einem Kranz angeordneten Gebilde kleine Stärkekörner sind. Das zentrale Gebilde ist das neu entstandene Pyrenoid. Sie rücken inzwischen selbst wieder allmählich auseinander und geben Raum zur späteren Entstehung solcher Pyrenoide. Entsprechend diesem Neubildungsvorgange, der bei *Spirogyra* anscheinend bisher vollkommen übersehen worden ist, finden wir immer zur Zeit üppigen Wachstums zu jeder beliebigen Tageszeit von winzig kleinen, eben noch sichtbaren Pyrenoiden bis zu ganz großen alle Übergänge. Hört die Zellvermehrung auf, so unterbleibt die Neubildung von Pyrenoiden. Mit dem Zellenwachstum wachsen die vorhandenen Pyrenoide, so daß an einem Zellmaterial der regressiven Entwicklungsphase die Größenunterschiede nicht so groß sind. Unter Umständen kann es so weit kommen, daß alle Pyrenoide gleich groß sind. (S. Abb. 3 a.) Die Größenzunahme ist anfangs sehr deutlich nach Verlauf von 24 Stunden zu bemerken. Später wird sie undeutlicher und nicht mehr in so kurzen Zeitabschnitten nachweisbar. Mit dem Heranwachsen bis zu der für die Art charakteristischen Größe vergehen mehrere Tage. Das Pyrenoidwachstum scheint nicht in einem direkten korrelativen Zusammenhang mit der Zellteilung, wohl aber mit dem Chromatophorenwachstum zu stehen.

Neben der Neubildung kommen auch Teilungen vor. Durch Einschnürung zerfallen die ganz großen Pyrenoide in zwei Tochterpyrenoide (Abb. 10 c—h). Dieser Vorgang tritt aber an einem Zellenmaterial der progressiven Entwicklungsphase zahlenmäßig sehr stark zurück. Denn, da die Pyrenoide mehrere Tage zum Heranwachsen zur teilungsfähigen Größe brauchen, müssen die in dieser Zelle vorhandenen Pyrenoide infolge der inzwischen vor sich gehenden mehrfachen Zell- und Chromatophorenteilung auf eine ganze Anzahl von Tochterzellen verteilt werden. So kommt es, daß in teilungsfreudigen Zellen 1 bis höchstens 3 teilungsfähige Pyrenoide vorkommen. Werden aber Zellen, in denen infolge der Sistierung der Zellteilung die Pyrenoide zur annähernd gleichen Größe herangewachsen sind, zu neuen Teilungen veranlaßt (durch

Übertragung auf frisches Nährsubstrat), so werden bei den ersten Zellteilungen die Pyrenoidteilungen häufiger sein als sonst. Vielleicht hatte Chmielewski gerade ein solches Material zur Untersuchung herangezogen.

Die für *Spirogyra varians* erörterten Verhältnisse finden sich auch bei den übrigen Spirogyren verwirklicht, wie mir Beobachtungen an Kulturen und Freilandmaterial zeigen. Ebenso konnte ich an Hand von Agarspeziesreinkulturen von *Mougeotia genuflexa* den gleichen Sachverhalt nachweisen, womit die Beobachtungen

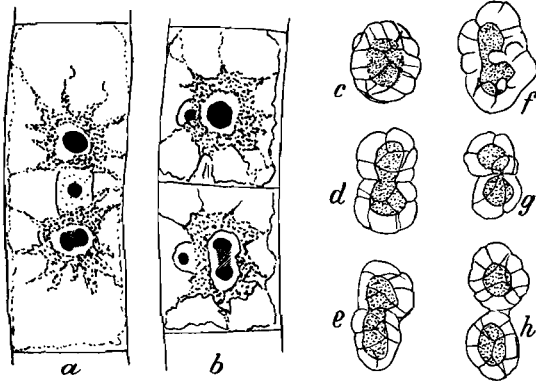


Abb. 10.

a—b) Zellen von *Zygnema pectinatum* mit Pyrenoidteilungen. a) Pyrenoidteilung vor der Zellteilung quer zur Zelllängsachse. b) Pyrenoidteilung nach der Zellteilung in der Zelllängsachse. Nach fixiertem und gefärbtem Präparat. c—h) Pyrenoidzerfall bei *Spirogyra Weberi*. Sechs verschiedene Pyrenoide, welche die Gestaltveränderung bei diesem Prozeß zeigen. Nach dem Leben. In die optischen Schnitte wurden alle in der oberen Hälfte der Stärkehülle erkennbaren Stärkekornkonturen mit eingezeichnet. Pyrenoidsubstanz punktiert. Mit Zeichenapparat 666fache Vergr.

von Peterschilka (1923) an fixiertem und gefärbtem Material bestätigt werden.

Diese Erfahrungen scheinen zu dem allgemeinen Schluß zu berechtigen, daß die Pyrenoide überall dort, wo wir verschiedene Größen von winzig kleinen bis zu solchen mit beträchtlicher Größe vorliegen haben, durch Neubildung entstehen (Cladophora, Oedogonium, Hydrodictyon, Drapanaldia, Sphaeroplea, Micrasterias, gewisse Closterien und Cosmarien u. a.). Auch die winzig kleinen Pyrenoide, die mehrfach in Zellen mit sonst konstanter Pyrenoid-

zahl gelegentlich vorkommen können (*Zygnema* Schmitz 1881, Klebs 1886, S. 557, *Hyalotheca* Potthoff, Abb. 9), dürften, nach den Größenunterschieden zu schließen, durch Neubildung entstehen, da sowohl die Neubildung als auch die Teilung in einer Zelle nebeneinander vorkommen können.

Die Beschreibung des Teilungsvorganges im einzelnen erschöpft sich mit dem Satz: das Pyrenoid zerfällt in zwei Teile (Abb. 10 c—h). Auf das Verhalten der Stärkehülle kommen wir später zurück. Strukturen können dabei im Leben nicht beobachtet werden. Auch während des Teilungsprozesses erscheint die Pyrenoidsubstanz wie ein Loch innerhalb der Stärkehülle (*Spirogyra*, *Mesotaenium*). Bei *Zygnema* können aber an fixierten und gefärbten, sich teilenden Pyrenoiden Strukturen sichtbar sein, die manchmal sogar an komplizierte Strukturdifferenzierungen denken lassen können (Abb. 10 a u. b). Da häufiger aber solche

Differenzierungen fehlen, kann ihnen, vorläufig wenigstens, keine besondere Bedeutung zuerkannt werden.

Bei Algen mit einer bestimmten niedrigen Pyrenoidzahl wie etwa *Zygnema*, *Cosmarium*, *Chlamydomonas* und andere muß mit einer jeden Zellteilung auch eine Teilung des Pyrenoides erfolgen, wenn die Zahl erhalten bleiben soll. Wenn auch der Zeitpunkt sehr häufig ein ganz bestimmter ist, so besteht immerhin keine Regel hinsichtlich des Eintrittes der Pyrenoidteilung während der Zellteilung. Pyrenoidteilungen können bei den genannten Algen den Zellteilungen lange voraneilen, so daß in den Zellen mehr Pyrenoide vorliegen, als sonst den Zellen zuzukommen pflegen. Auch umgekehrt können bei Zellen mit vier Pyrenoiden (*Cosmarium*, *Mesotaenium*) Kern- und Zellteilung bereits abgeschlossen sein, ehe Pyrenoidteilung vor sich geht. P a s c h e r (1926, S. 32) beobachtete bei *Volvocales* mit einem Pyrenoid auch ein Ausbleiben der Pyrenoidteilung. Er nimmt an, daß solche Zellen ihr Pyrenoid nachbilden. Ferner glaubte er beobachtet zu haben, daß bei nicht näher bestimmbareren Formen eine Teilung des basalen Pyrenoides und eine gleichzeitige Auflösung der übrigen vorgenommen wurde. Er schließt daraus, daß die Pyrenoide einer Zelle untereinander nicht völlig gleichwertig sind. Ähnliche Erscheinungen beobachtete er bei Formen mit zwei axial gelegenen Pyrenoiden, wo nur das hintere Pyrenoid geteilt, das vordere aber aufgelöst wurde. Junge Zellen hatten nur das hintere Pyrenoid. Das vordere wurde erst später angelegt.

Die beiden entstehenden Teile sind nicht immer gleich groß. Sie können sogar nicht unbeträchtlich verschieden sein. Ausdrücklich ist aber zu betonen, daß diese Ungleichteilungen der Pyrenoide zur Erklärung des Vorkommens so verschieden großer Pyrenoide, wie es bei *Sprogyra* der Fall ist, schon zufolge des Grades des Größenunterschiedes nicht in Betracht kommen kann. Ein im normalen Zellgeschehen vor sich gehender Pyrenoidzerfall in mehr als zwei Teile ist bisher nicht angetroffen worden. Ein solches Verhalten könnte dort erwartet werden, wo der Protoplast durch endogene Zellbildung in mehrere Teile zerfällt. Die Verteilung der Pyrenoidsubstanz erfolgt jedoch hier niemals durch einen Zerfall des Pyrenoides in die entsprechende Zahl von Teilstücken, sondern es verschwindet das alte Pyrenoid wohl ausschließlich nach vorheriger Auflösung der Stärkehülle vor, während oder nach der Zellteilung. In den Tochterindividuen bilden sich neue Pyrenoide. Pyrenoidzerfall kann freilich auch vorkommen, ohne aber nachgewiesenermaßen mit der Zellteilung etwas gemeinsam zu haben. (Geitler 1926, *Pyramidomonas*, *Chlamydomonas*, Pascher 1926, S. 32.) Ich neige dazu, vorläufig solche Stadien als pathologische Zerfallserscheinungen anzusehen. Auch erscheint es mir gegenwärtig noch fraglich, ob solche Zerfallserscheinungen, auch wenn sie zum normalen Zellgeschehen gehören sollten, eine Stütze dafür abgeben können, daß die Pyrenoide vor dem Zerfall aus mehreren Teilen zusammengesetzt sind.



Morphologisch dem Pyrenoidteilungsmodus von *Spirogyra* sehr ähnlich sind die Zerfallerscheinungen der langgestreckten Pyrenoide von *Penium*, *Netrium* und bisweilen auch von *Cylindrocystis*. Auch dadurch, daß die beiden Prozesse weit mehr Zeit, mehrere Tage mitunter, in Anspruch nehmen können, kommen sie einander sehr nahe und unterscheiden sich vornehmlich durch die Dauer des Prozesses von der Pyrenoidteilung von *Zygnema*, *Mesotaenium* oder anderen ähnlich organisierten Algen, wo dieser Prozeß, weil er mit der Zellteilung Schritt halten muß, rasch vollzogen zu werden pflegt. Für eine Unterscheidung von Teilung und Zerfall des Pyrenoides, die Geitler (1926) vorschlägt, scheint demnach die Berechtigung zu fehlen.

Ein besonderes Interesse wird man den Teilungsvorgängen der zweiteiligen Pyrenoide entgegenbringen. Teilungsvorgänge solcher Pyrenoide können, wie gleich weiter unten noch zu besprechen sein wird, nur in vereinzelten Fällen erwartet werden, da solche Pyrenoide nur bei Algen vorkommen dürften, die sich durch endogene Mehrzellbildung vermehren und die nach Auflösung der alten Pyrenoide in den Tochterzellen neue anlegen. Manchmal kommt es jedoch auch in solchen Zellen während der Teilungsruhe der Zelle zu einer Pyrenoidvermehrung durch Teilung. Über solche Vorgänge sind wir nur sehr knapp unterrichtet. Nach Geitler (1926) „erfolgt die Teilung quer zur Längsachse (siehe auch Abb. 6 h, i), so daß die Tochterpyrenoide von vornherein wieder zweiteilig sind“. Bei der Berücksichtigung der komplizierten Bauart solcher Pyrenoide werden die großen Lücken in unserer Kenntnis recht auffällig.

Nicht besser sind wir über die Teilungsvorgänge jener Pyrenoide unterrichtet, die napfförmig gestaltet sind oder die eine einseits offene Stärkehülle führen. Nach den Abbildungen (vgl. Abb. 7 d, e) scheint nach einer vorübergehenden Streckung die Teilung quer zu der durch die besondere Beschaffenheit gegebenen Pyrenoidachse zu erfolgen. Weitere Einzelheiten fehlen.

Geitler (1926) beobachtete bei nicht näher genannten Objekten manchmal, was hier anhangsweise erwähnt sein mag, ein Hervorsprossen der Pyrenoidsubstanz zwischen den Stärkekörnern und Abschnürung dieser stärkefreien Teile. Er hält dies für pathologische Vorgänge.

Aus den Beobachtungen an *Spirogyra* geht die wichtige Feststellung hervor, daß eine Algenspezies zu beiden Bildungsweisen des Pyrenoides befähigt ist und daß beide Entstehungsweisen am einzelnen Pyrenoid verwirklicht sein können. Wenn die eine oder die andere Entstehungsweise vorherrschen kann, so bestimmen anscheinend die jeweiligen Organisationseigentümlichkeiten der Zelle den Vorgang. Es scheint naheliegend, nachzusehen, ob sich nicht auch aus den übrigen Angaben die vermuteten Zusammenhänge ableiten lassen. Ein solcher Versuch muß zwar zurzeit als verfrüht angesehen werden, da viele der Angaben, die herangezogen werden müssen, unvollständig und in manchen Punkten unzuverlässig sind. Die beobachteten Organismen sind

meistens nur in einem Zustand untersucht worden, so daß ihr sonstiges Verhalten unbekannt ist. Manche der jetzt heranzuziehenden Angaben bedürfen daher einer Revision.

Immerhin scheint sich folgendes ableiten zu lassen:

Überall da, wo endogene Vielzellbildung („wandfreie Zellteilung“ nach Brandt 1925, S. 310) als Zellvermehrungsmodus vorkommt, verschwindet in der Mutterzelle das alte Pyrenoid vor, während oder nach dem Umgestaltungsprozesse, als dessen Ergebnis mehrere Tochterzellen entstehen. Die Tochterzellen (Zoosporen, Autosporen, Gameten) bilden ihre Pyrenoide „de novo“. *Oedogonium*, *Cladophora*, Strasburger (1880), *Volvox*, Overton (1889), Zimmermann (1921), *Sphaeroplea*, Golenkin (1899), *Hydrodictyon*, Klebs (1891), Timberlake (1901, 1902), *Bryopsis*, N. Pringsheim (1871), Schimper (1885), Provazek (1901), *Valonia*, Kuckuck (1907), *Tetraspora*, McAlister (1913), *Ulothrix*, Haase (1910), *Tetradismus*, *Scenedesmus*, *Characium*, *Pediastrum*, *Tetraedron*, Smith (1913—1918), *Chlamydomonas* sp., Goroschankin (1890), Geitler (1926), *Acanthosphaera*, Geitler (1924a), *Sorastrum*, Geitler (1924c), *Chlorogonium*, Hartmann (1919), *Pleodorina*, Grove (1915), *Monostroma*, Carter (1926), *Ulva*, Carter (1926), *Stylosphaeridium* Geitler (1925), *Chorella* sp., Geitler (1926) u. a. Während sich bei den meisten der aufgezählten Algen ein Zusammenhang von Pyrenoidauflösung und Neubildung mit der endogenen Zellbildung klar zu ergeben scheint, könnte ein solcher Zusammenhang bei einigen von ihnen bestritten werden. Schon die genannten Vertreter der Ulvaceen bedürfen einer Nachprüfung. Carter hält zwar ein Verschwinden der Pyrenoide bei der endogenen Zellbildung für nachgewiesen, betont aber, wie es scheint, mit Recht, daß die beobachteten Stadien infolge der nicht gleich nach dem Einsammeln erfolgten Fixierung ungewöhnliche Veränderungen aufweisen. Auch bei *Sorastrum* und *Chlorella* hat Geitler gelegentlich auch während der endogenen Vielzellbildung eindeutig Pyrenoidteilungen festgestellt. (Abb. 11 e, d.) Hier ist auch *Chlorogonium euchlorum*, das nach den Untersuchungen von Dangeard (1899) und Geitler (1926) im Gegensatz zu *Chlorogonium elongatum* die in der ruhenden Zelle vorhandenen zahlreichen Pyrenoide an die Tochterzellen direkt weitergibt, als Ausnahmefall der vermuteten Regel zu nennen. Ein weiterer dagegensprechender Fall ist die Protococcacee *Calytrobactron indutum*, welche von Geitler (1924 a) zum erstenmal beschrieben worden ist.

Die genannten Ausnahmefälle der vermuteten Regel vom Zusammenhang von Pyrenoidschwund und endogener Mehrzellbildung könnte mit der Annahme verständlich gemacht werden, daß auch bei der endogenen Mehrzellbildung das Verhalten des Pyrenoides nicht ein für allemal feststeht, sondern jeweils durch die bei Eintritt der endogenen Mehrzellbildung gegebene Zellorganisation bestimmt wird. Dafür möchte ich folgendes besonders

anführen: Geitler (1924 c) hat gefunden, daß *Sorastrum*, welches unter Standortsbedingungen nur ein großes Pyrenoid in der Zelle führt (Abb. 11 b, c), dieses bei der endogenen Zellbildung (Zoosporenbildung) auflöst und in jeder Zoospore ein neues Pyrenoid „de novo“ anlegt, daß aber bei weitgehender Vermehrung der Pyrenoidzahl im Ruhezustand der Zelle diese bei der Zoosporenbildung nicht aufgelöst werden, sondern den Tochterzellen direkt weitergegeben werden (Abb. 11 d, e). Die gleichen Verhältnisse hat Geitler auch bei *Chlorella* angetroffen. Neuestens hält es aber Geitler (1926, S. 141—142) für wahrscheinlich, daß diese Pyrenoide später noch aufgelöst worden wären. Ein weiteres Beispiel für die Existenz der angedeuteten Zusammenhänge ist *Chlorogonium elongatum*. Hartmann (1919) hat bei Kultur in Knopscher Nährlösung eine Auflösung der beiden Pyrenoide

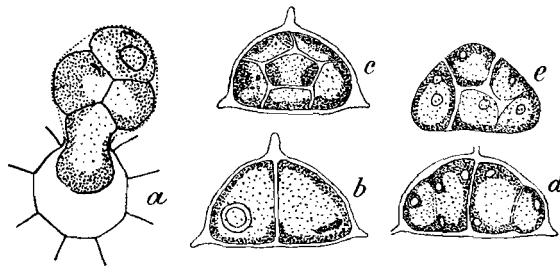


Abb. 11.

Endogene Mehrzellbildung und das Verhalten des Mutterpyrenoides. a) *Acanthosphaera Zachariasii* nach Geitler 1924 a. Das Mutterpyrenoid ist noch in einer Tochterzelle erhalten. b—c) *Sorastrum spinulosum* nach Geitler 1924 c. b—c) Protoplastenzerfall mit Auflösung des Mutterpyrenoides. d—e) Bereits zahlreiche vorliegende Pyrenoide werden an die Tochterzellen weitergegeben.

zur Zeit der endogenen Zellbildung festgestellt. Das vom gleichen Stamm herrührende *Chlorogonium*material, das ich zu Untersuchungen herangezogen habe, bildet bei Darbietung organischer Kohlenstoffquellen (Zucker) eine große Anzahl von Pyrenoiden (8—24) aus. In diesem Zellzustand werden nun bei der endogenen Zellbildung die Pyrenoide nicht aufgelöst, sondern an die Tochterzellen direkt weitergegeben, so wie es nach den Untersuchungen von Dangeard und Geitler bei *Chlorogonium euchlorum* der Fall ist (Abb. 12). In den Tochterzellen bilden sich bei ihrem allmählichen Heranwachsen durch Teilung nach und nach wieder viele Pyrenoide aus. *Chlorogonium euchlorum* reduziert die Zahl seiner Pyrenoide in Knopscher Nährlösung auf zwei in erwachsenen Zellen. Bei der endogenen Zellbildung eines solchen Materials lassen sich durch Färbung Pyrenoide nicht nachweisen. Es liegt also der gleiche Fall wie beim *Chlorogonium elongatum* vor. Sind viele Pyrenoide bei Eintritt der endogenen Zellbildung vorhanden, so gehen die Pyrenoide ohne vorherige Auflösung

auf die Tochterzellen direkt über; sind wenige (zwei) Pyrenoide vorhanden, so werden diese aufgelöst und in den Tochterzellen neu angelegt. Die Artunterschiede zwischen den beiden Chlorogonien liegen demnach nicht in der Art der Pyrenoidvermehrung (Hartmann 1919), sondern in anderer Richtung.

Die letztangeführten Tatsachen glaube ich dahin verwerten zu können, daß ich annehme, der Pyrenoidschwund mit nachheriger Neubildung sei primär bei allen Algen mit endogener Vielzellbildung gegeben, wo infolge der Größe oder der Zahl der Pyrenoide die Tochterzellen diese Organellen nicht mitbekommen können, daß aber der ganze Komplex von Veränderungen sekundär fortfällt, wenn durch Ernährungsverhältnisse die betreffende Zelle vor Eintritt in Zellteilungsprozesse bereits über eine entsprechende

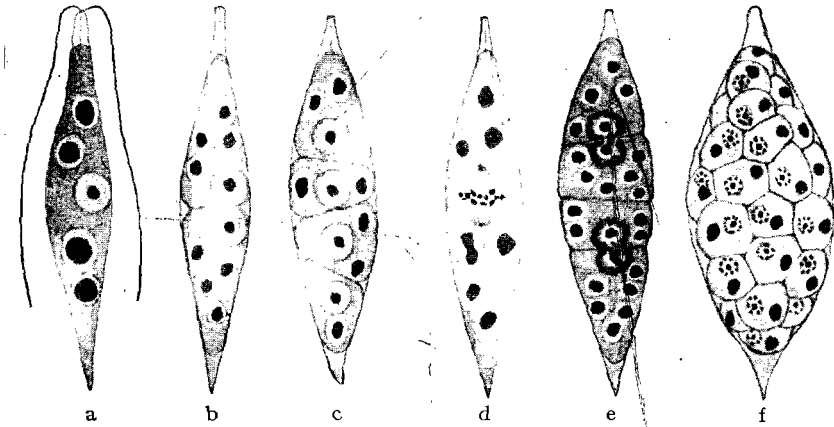


Abb. 12.

Endogene Mehrzellbildung bei *Chlorogonium euchlorum* und Verhalten des Pyrenoides nach Geitler 1926. a—c) Zoosporenbildung. d—f) Gametenbildung. Die zahlreichen Pyrenoide werden an die Tochterzellen weitergegeben.

Zahl von Pyrenoiden verfügt. Die entwickelten Vorstellungen sind als Arbeitshypothese gedacht und unter der Voraussetzung entwickelt, daß die bisherigen Angaben für die einzelnen Objekte vollständig sind.

In den jungen Tochterzellen pflegt bald das neue Pyrenoid zu erscheinen. Nach Beobachtungen von Pascher (1926, S. 31) erscheint jedoch das Pyrenoid nicht selten erst spät, so daß solche Zellen eine Zeitlang pyrenoidfrei sind. Befinden sich Zellen, die erst in völlig ausgewachsenem Zustand das Pyrenoid deutlich erkennen lassen, in lebhafter Zellvermehrung, so können nach Pascher (1926, S. 31) ganze Zellgenerationen pyrenoidfrei bleiben. Wenn neben solchen Zellen Zellen des gleichen Organismus aber in Teilungsruhe und somit mit sichtbar gewordenem Pyrenoid vorliegen, „so kann der Eindruck erweckt werden, als läge eine pyrenoidfreie und eine pyrenoidführende Form vor“.

Bei der Totalteilung der Zelle („primäre Wandteilung“ nach Brandt 1925, S. 309) kommt es bei der Zellvermehrung oder während des Ruhestandes der Zelle nie zu Pyrenoidauflösungen.

Überall da, wo die Pyrenoidzahl pro Zelle konstant ist, ist mit der Totalteilung der Zelle bzw. ihres Chromatophoren eine Teilung des oder der beiden Pyrenoide verbunden, so daß die Zahl der Pyrenoide durch die Zellgenerationen hindurch gleich bleibt. Die Konstanz der Pyrenoidzahl gilt bei einer Reihe hierhergehöriger Algen nur für die großen Pyrenoide, nicht aber für die oft nebenbei vorhandenen vielen kleinen Pyrenoide. Diese scheinen durch Neubildung zu entstehen.

Überall da aber, wo die Pyrenoide in einer weit größeren und in einer nicht bestimmten Zahl vorliegen, erfolgt die Pyrenoidvermehrung unabhängig von der Chromatophoren- bzw. Zellteilung durch Neubildung und Teilung. Die beiden Vermehrungsmodi können sich zwar zahlenmäßig verschieben; aber meistens dürfte die Neubildung vorherrschen.

#### i) Zusammenfassung.

Greifen wir aus den vielen Einzelheiten das wesentlichste heraus, um das Wesen der Pyrenoide nach dem derzeitigen Stand unserer Kenntnisse zu charakterisieren, so ergibt sich folgendes:

Das Pyrenoid ist eine scharf begrenzte Chloroplastendifferenzierung von homogener, zähflüssiger Beschaffenheit. Ihre Gestalt scheint mit wenigen Ausnahmen mehr oder weniger rundlich zu sein, sie kann aber unter Umständen auch unregelmäßig werden. Für die abweichenden Gestalten kann infolge unzulänglicher Untersuchungen kein ausreichendes Verständnis erreicht werden. Die farblose Aufbausubstanz ist, chemisch betrachtet, eiweißartiger Natur. Die Gebilde zeigen durch ihre Größe und Zahl, welche unter gleichbleibenden Außenumständen innerhalb gewisser Grenzen für den Organismus charakteristisch ist, zur Zeit der Zellvermehrung und des Zellwachstums eine Abhängigkeit ihrer Gesamtmasse von der Größe der Zellmasse. Solange Zellwachstum und Zellvermehrung anhalten, zeigen die vorhandenen Pyrenoide Volumsvergrößerung durch Wachstum. Hören die beiden Prozesse infolge ungünstiger Außenbedingungen auf, so beginnt eine Volumsreduktion der Pyrenoide. In Übereinstimmung damit steht der Umstand, daß die Pyrenoide, die wir hier im Gegensatz zu Meyer (1920) und Geitler (1926, S. 142) als lebende Zellorganellen und nicht als Reservestoffablagerungen ansehen, sich bei ungewöhnlichen Zellvergrößerungen und beim Erreichen ihrer Maximalgröße an Zahl vermehren. Ihre Entstehung erfolgt vielfach durch Neubildung. Zur Pyrenoidneubildung dürften alle Chromatophoren der Algen befähigt sein, wofern diese Pyrenoide überhaupt führen, auch solche, bei denen die hinsichtlich Größe und Zahl charakterisierten Pyrenoide gewöhnlich durch Teilung entstehen. Auch bei solchen Algen können sehr kleine Pyrenoide in wechselnder Zahl eingelagert werden.

Ein einmal gegebenes Pyrenoid vermehrt sich durch Zweiteilung, wenn eine gewisse Maximalgröße erreicht ist. Die Teilung eines Pyrenoides ist nicht an das Erreichen einer absoluten Maximalgröße geknüpft, sondern kann bei Veränderung der Außenbedingungen früher oder später vor sich gehen. Zur Pyrenoidteilung dürften alle Algen befähigt sein. Bei Organismen mit endogener Zellbildung wird die Kontinuität der Pyrenoide meistens bei der Zellteilung unterbrochen, indem die alten Pyrenoide aufgelöst werden und in den Tochterzellen neue Pyrenoide entstehen.

Hören die günstigen Existenzbedingungen für die Zellen auf, so kommt es ebenso wie beim Kern und den Chromatophoren zu Veränderungen, welche die Gestalt, die Größe, die Lichtbrechung, die Färbbarkeit im denaturierten Zustand betreffen. Es stellen sich „Degenerationszustände“ ein. Dabei kann ein lebendes Pyrenoid bis zur Unkenntlichkeit verändert werden.

Bei der Denaturierung des Pyrenoides kommt es zu einer Kontraktion der eiweißartigen, mit Farbstoffen leicht färbbaren Pyrenoidsubstanz und Ausbildung einer kaum lichtbrechenden, auch bei künstlicher Färbung farblos bleibenden Oberflächenschichte. Dabei bleibt die Gestalt des lebenden Pyrenoides sowohl an der äußeren Kontur der Oberflächenschichte als auch an dem inneren eiweißartigen Teil kenntlich, wenn nicht durch nachträgliche Quellung des Pyrenoides oder seiner Stärkehülle Gestaltsveränderungen eintreten.

Das geschilderte Verhalten der in Rede stehenden Gebilde läßt uns nicht mehr daran zweifeln, daß wir es in ihnen mit lebenden Zellorganellen zu tun haben, an deren Oberfläche Stärke zur Abscheidung gelangt.

## B. Morphologie und Struktur der Chlorophyceenstärkekörner.

### a) Die Pyrenoidstärke.

#### Ihre Gestalt und Lagerung.

Die Pyrenoidstärke liegt in Form kleiner, verschieden geformter Körnchen unmittelbar der Pyrenoidoberfläche an, so daß die Kontur des Pyrenoides und die innere Kontur der Stärkehülle selbst unter den günstigsten Beobachtungsbedingungen im Leben als eine einzige Linie erscheinen. Nur im fixierten Zustand erscheint die „Pyrenoidsubstanz“ von der Stärkehülle etwas zurückgezogen, so daß dann zwei gesonderte Linien sichtbar sind. Die Stärkekörner liegen jederzeit, von ihrer Entstehung an bis zum Erreichen beträchtlicher Größe, dicht aneinander angeschmiegt in einer einzigen Schichte. Sie bedecken daher immer die ganze Oberfläche des Pyrenoides. Diese Verhältnisse sind ganz allgemein verbreitet. Nur in wenigen Einzelfällen wurde eine nicht geschlossene Stärkehülle an Pyrenoiden angetroffen. Über einen solchen Fall berichtet Zimmermann (1923, 1924) von *Prasinocladus* und *Platymonas* und Geitler (1924 a) von *Acanthosphaera Zachariasi*. Es wäre von Bedeutung, das

Verhalten solcher nicht völlig geschlossener Stärkehüllen in ihrem Verhalten unter verschiedenen Außen- und Innenbedingungen kennen zu lernen. Auch die räumlichen Verhältnisse solcher Chromatophoren sind nicht so weit geklärt, daß ein hinreichendes Verständnis dieser beiden von der Regel abweichenden Fälle möglich ist.

Für die Beschreibung der morphologischen Einzelheiten beim Stärkebildungsvorgang am Pyrenoid erscheint es zweckmäßig, die Entstehung der Stärkekörner am neu entstehenden, an einem sich teilenden und an einem nach Entstärkung sich neuerlich beschalenden Pyrenoid gesondert zu besprechen.

Die Stärkebildung bei Neubildung des Pyrenoides. Die noch winzig kleinen Stärkekörnchen an erst kurz vorher entstandenen Pyrenoiden liegen in einem dichten Kranz um das Pyrenoid angeordnet. Bisweilen scheinen sie nicht unmittelbar von außen her der Oberfläche anzuliegen, sondern eingebettet in einer besonderen Substanz, welche das Pyrenoid zu umgeben scheint. Da jedoch diese Differenzierung nicht immer zu beobachten ist, so scheint es sich dabei um eine durch besondere optische Verhältnisse vorgetauschte Erscheinung zu handeln. Denn auch bei entstärkten großen Pyrenoiden, die neuerlich zur Stärkebildung veranlaßt werden, kann diese Erscheinung vorliegen. Das Fehlen ihrer objektiven Grundlage geht aus dem Aussehen völlig entstärkter Pyrenoide hervor, wo nie eine doppelte Konturierung zu sehen ist.

Diese an sich kaum erwähnenswerte Erscheinung glaube ich nicht übergehen zu dürfen, weil B o u b i e r (1899) die Existenz einer besonderen Substanzschichte als Hülle des Pyrenoides beschreibt, von der er annimmt, daß sie das Entstehungssubstrat der Pyrenoidstärkekörner darstellt. Möglicherweise hat ihn eine ähnliche Erscheinung, wie sie manchmal von mir beobachtet wurde, zu dieser Annahme veranlaßt.

Soweit meine zahlreichen Beobachtungen reichen, wachsen die neu angelegten kleinen Pyrenoide (*Spirogyra*-Arten) bei gleichzeitigem Wachstum der anfänglich angelegten Stärkekörner. Die Stärkekörner wachsen offenkundig so rasch, daß die sich vergrößernde Pyrenoidoberfläche die vorhandenen Stärkekörner nie so weit voneinander entfernt, daß die Körner ohne gegenseitige Behinderung frei wachsen können und daß sie in den zwischen ihnen etwa entstehenden Lücken eine Neuanlage von Stärkekörnern ermöglichten. Denn wir sehen schon an frühzeitigen Stadien die kleinen Stärkekörner als polyedrische Ausschnitte einer Kugelschale, was nur durch eine gegenseitige Behinderung im Wachstum zustande gekommen sein kann. Auch die ziemlich gleichartige Größe der Stärkekörner von noch niemals geteilten Pyrenoiden würde dafür sprechen, daß die heranwachsenden Pyrenoide außer den anfangs gleichzeitig angelegten Stärkekörnern keine neuen anlegen. Die ständige Umhüllung der Pyrenoide durch eine Stärkeschale wird nur durch Größenzunahme der vom Anfang her vorhanden gewesenen Stärkekörner bewirkt. Wir sehen

übrigens auch bei Betrachtung eines zur teilungsfähigen Größe herangewachsenen Pyrenoides, daß die Zahl seiner Stärkekörner mit der Zahl der eben sichtbar gewordenen neuangelegten Pyrenoide ziemlich übereinstimmt.

In diese durch den Entwicklungsgang des Pyrenoides und durch den physiologischen Zustand der Zelle bedingte Momente, welche die Ausbildung der Stärkehülle regeln, greifen noch die mit der Tag- und Nachtperiodizität zusammenhängenden Änderungen der Lebenstätigkeit der Zellen ein. Tagsüber wird ein Überschuß an Assimilationsprodukten in Form von Stärke an den Pyrenoidstärkekörnern als Zuwachs abgeschieden, in der Nacht wird wiederum eine bestimmte Menge der Stärkekornsubstanz abgebaut. Während der Nacht bleibt entweder das Volumen des Pyrenoides unverändert oder es vergrößert sich um ein wenig durch ständig andauerndes Wachstum. Durch den gleichzeitig erfolgten Abbau der Stärkekörner werden diese kleiner. Gegen Morgen werden daher die Stärkekörner weniger dicht aneinanderschließen. Man sieht auch tatsächlich an lebhaft sich vermehrendem Zellmaterial (absolute Reinkulturen von *Spirogyra varians*) frühmorgens sehr deutlich die einzelnen Stärkekörner, weil der Zwischenraum zwischen ihnen durch teilweisen Stärkeabbau breiter geworden ist, am Abend sind meistens die Stärkekörner einzeln nicht zu erkennen, weil durch Volumszunahme der Stärkekörner der Zwischenraum sehr eng geworden ist.

Von dem hier geschilderten Vorgange der Stärkeabscheidung an Pyrenoiden gänzlich abweichende Vorstellungen haben Chmielewski (1902), vor allem aber Timberlake (1901 b, 1902 a, b, 1903) und in Anlehnung an ihn Lutmann (1910) und McAllister (1913) an Hand gefärbter Präparate entwickelt. Ihre Vorstellungen gehen dahin, daß sich Teile des Pyrenoides nach Abschnürung substantiell in Stärke verwandeln. Der erste der Genannten glaubte dies aus der Beobachtung schließen zu müssen, daß die Pyrenoidsubstanz zwischen die Stärkekörner bis an die Oberfläche der Stärkehülle reicht, daß somit die Stärkekörner in der Pyrenoidsubstanz selbst eingebettet sind. Ein Hineinreichen der Pyrenoidsubstanz, worunter er, wie alle übrigen Forscher bisher, nur die färbbare Substanz verstanden haben dürfte, ist nie beobachtet worden (S. 146). Im Gegenteil, man sieht bei der Denaturierung ein Zurückziehen der färbbaren Substanz von der Stärkehülle, ohne daß ein Einziehen von „Strahlen“, die vorher zwischen den Stärkekörnern gelagert waren, zu sehen wäre. Eine besondere Besprechung erfordert die Mitteilung von Timberlake, weil seine abweichende Vorstellung mehrfach ohne entsprechende Hervorkehrung des Abweichenden und Unwahrscheinlichen in die Literatur übergegangen ist. Dieser Forscher glaubte, an Hand von Mikrotomschnitten von *Hydrodictyon*, welche mit Flemmingschem Dreifarbengemisch gefärbt waren, aus der Gestalt der Stärkekörner wahrscheinlich gemacht zu haben, daß die Pyrenoidstärkekörner durch Umwandlung abgeschnürter Pyrenoidteile in Stärkesubstanz entstehen und daß diese Stärke-



körner durch weiter andauernde Abschnürung von Pyrenoidteilen in die Chromatophorensubstanz abgestoßen werden und die Stromastärke darstellen. Gegen die Richtigkeit seiner Entwicklungen sprechen folgende Gründe: Bei der Deutung der Bilder ist die verquellende Wirkung der saueren Fixierlösung (Flemming) nicht berücksichtigt worden. Die beobachteten Konturen der Stärkekörner sind daher nicht primär gegeben und deshalb zur Ableitung irgendwelcher Schlußfolgerungen in der vorgenommenen Weise ungeeignet. Auch scheint es mir nicht ganz einwandfrei zu sein, die Stärkekörner durch Färbung mit Gentianaviolett färberisch zu differenzieren und aus den erhaltenen Bildern Schlüsse von dieser Bedeutung zu ziehen. Es ist nicht zu übersehen, daß die von ihm untersuchten Chromatophoren außerordentlich reich an Stromastärkekörnern waren. Das Untersuchungsmaterial muß sich zur Zeit der Fixierung in der regressiven Entwicklungsphase befunden haben. Die Bilder lassen daher noch eine andere, sehr naheliegende Erklärung zu. Wenn eine reichliche Stärkebildung, wie es zweifellos bei diesem Material der Fall war, vorhergegangen ist, so befinden sich nicht nur viele Stromastärkekörner abseits der Pyrenoide, sondern auch in ihrer unmittelbaren Nähe. Bei Heranwachsen aller dieser Stärkekörner werden sich nicht nur die Stromastärkekörner gegenseitig, sondern diese auch die Pyrenoidstärkekörner im Wachstum behindern, und es wird zu einer gegenseitigen Anpassung der Form kommen. Als Endresultat müssen Bilder entstehen, wie sie Timberlake in der Tafel 1, Abb. 1, zeigt.

Das Verhalten der Stärkehülle bei der Pyrenoidteilung. Wenn ein Pyrenoid zur teilungsfähigen Größe herangewachsen ist, so kann es bei der Teilung in zwei wiederum nahezu kugelige Gebilde nicht ohne besondere Veränderungen in der Stärkehülle zur Bildung von wiederum völlig geschlossenen Stärkehüllen kommen. Denn die Stärkekörner des Mutterpyrenoides waren entsprechend den dort obwaltenden räumlichen Verhältnissen unter gegenseitiger Abplattung zu polyedrischen Kugelschalenausschnitten herangewachsen. Aus derartigen Bausteinen können nicht zwei untereinander gleich große, aber wiederum völlig geschlossene Kugelschalen um zwei Kugeln von halbem Volumen entstehen. Denn die Summe der Oberflächen der beiden Tochterpyrenoide ist größer als die Oberfläche des Mutterpyrenoides. An sich stehen zwei Möglichkeiten zur Ausfüllung von entstandenen Zwischenräumen zur Verfügung. Entweder werden die Lücken durch Anlage neuer Stärkekörner ausgefüllt, oder aber es wachsen die alten Stärkekörner nach Maßgabe der allmählich eintretenden Lockerung bei der Pyrenoidteilung, so daß sie sich wieder gleich zusammenschließen.

Schmitz (1881) hat bei *Hyalotheca* eine Neubildung von Stärkekörnern an jenem Oberflächenteil des Pyrenoides, der bei der Teilung nackt geworden ist, beobachtet.

Auch aus den Abbildungen von P o t t h o f f (1927) scheint eine Neuanlage von Stärkekörnern an der bei der Teilung freigewordenen Pyrenoidoberfläche hervorzugehen (Abb. 9). Bei *Zygnema* wäre der gleiche Vorgang zu erwarten. Überzeugen konnte ich mich von dieser Art der Stärkeentstehung bei diesem Objekte nicht. Im Gegenteil, aus ziemlich klaren Bildern, welche vom Alkoholmaterial gewonnen worden sind und welche die verschiedensten Teilungsstadien enthalten haben, wurde immer entnommen, daß auch unmittelbar nach der Teilung die Oberfläche der beiden Tochterpyrenoide ziemlich gleichmäßig von den alten Stärkekörnern bedeckt ist. Es ist möglich, daß sich die Pyrenoide in dieser Beziehung nicht immer gleich verhalten, so daß sie nur unter bestimmten Umständen eine freiwerdende Oberfläche des neubildenden Tochterpyrenoides aufweisen, die durch Anlage neuer Stärkekörner ausgefüllt wird. Die etwas ungünstigen Beobachtungsverhältnisse bei morgensternförmigen Chromatophoren von *Zygnema*, *Hyalotheca* u. a. lassen meistens die zahlreichen Stärkekörner (vgl. Abb. 5 m, 9) besonders auf der durch Einschnürung entstandenen Brücke nicht klar genug erkennen. Soweit ich es aber bei *Zygnema* in Übereinstimmung mit B o u r q u i n (1917), bei *Cosmarium Botrytis* in Übereinstimmung mit K l e b a h n (1891) und C a r t e r (1916) und bei *Spirogyra*, *Haematococcus* (teilweise in Übereinstimmung mit W o l l e n w e b e r 1908), bei *Mesotaenium* und anderen Algen sehen konnte, geht die Teilung der Pyrenoide unter ständigem Geschlossenbleiben der Stärkehülle vor sich. Neubildung der Stärkekörner, die schon aus theoretischen Gründen stattfinden muß, weil die Zahl der Stärkekörner sonst mit der Zahl der Teilungen abnehmen würde, geht hier nicht auf einer durch Teilung entstandenen Pyrenoid-, „blöbe“ allein vor sich, sondern sie muß auch an anderen Stellen stattfinden können. Denn wir sehen zwischen großen Stärkekörnern oft auch kleine eingeschaltet. Der Zeitpunkt der Entstehung dieser kleinen Stärkekörner kann nicht mit dem Abschluß der Pyrenoidteilung zusammenfallen; denn erfahrungsgemäß brauchen die Stärkekörner länger zum Heranwachsen als zwischen zwei Zellteilungen Zeit verstreicht. Lücken müssen überdies in der Stärkehülle schon zu Beginn der Teilung infolge der Gestaltsveränderung des Pyrenoids auftreten. Es ist daher anzunehmen, daß die neuen Stärkekörner schon in diesem Zeitpunkte entstehen.

Bei *Spirogyra*, wo man im Leben noch die beste Einsicht hat, lassen sich zwar meistens die Konturen der einzelnen Stärkekörner beobachten; aber dort, wo sich infolge der Einschnürung des Pyrenoides die Brücke bildet und wo wir die größten Umgruppierungen unter den Stärkekörnern und deren größte Veränderungen erwarten müssen, sind die Grenzflächen zwischen den Stärkekörnern stark verschoben und in einem verschieden großen Winkel zur optischen Achse angeordnet, so daß sie nicht zu erkennen sind. Die Bemühungen, einigen Aufschluß über die morphologischen Veränderungen der Stärkekornschichte zu finden, haben nur zur Feststellung geführt, daß während der Teilung eine Lockerung der

Stärkehülle nicht in sichtbarer Weise stattfindet und daß keine Periodizität in der Anlage neuer Stärkekörner ausgeprägt ist. Es muß angenommen werden, daß ein ständiges Wachstum alter und Anlage neuer Stärkekörner für ein Geschlossenbleiben der Hülle sorgen.

Bei den bisherigen Erörterungen ist vorausgesetzt gewesen, daß der Zuwachs an der Pyrenoids substanz und an Stärkesubstanz stets in einem ganz bestimmten, konstant bleibenden Verhältnis vor sich geht. Da aber die Stärkebildung sowie deren vorausgehende Prozesse einerseits und andererseits das Pyrenoidwachstum zwei durch äußere und innere Bedingungen verschieden beeinflussbare Prozesse sind, wird sich das Zuwachsverhältnis verschieben können, und damit werden sich auch die räumlichen Verhältnisse an der Oberfläche des Pyrenoides verändern, was vermutlich nicht ohne Einfluß auf die Ausbildung der Stärkehülle und deren einzelnen Körner bleiben wird.

Sind die Bedingungen für intensives Zellwachstum und starke Zellvermehrung günstig, so wird sich bei konstant bleibender Assimilationstätigkeit des Chromatophoren infolge größeren Verbrauches organischer Substanz weniger Stärke ablagern können. Bei einem etwa ins Auge gefaßten Pyrenoid, das sich unter diesen Umständen rasch vergrößert, wird sich eine Stärkehülle von einer gewissen Schichtdicke ausbilden. Da sich die Oberfläche des Pyrenoides rasch vergrößert, werden sich die Stärkekörner gegenseitig weniger im Wachstum beeinflussen und können daher mehr in tangentialer Richtung wachsen. Bei noch rascherem Wachstum des Pyrenoides und gleichbleibender Stärkeproduktion wird es zu einer Vergrößerung der Zwischenräume zwischen den Zentren der einzelnen Stärkekörner kommen müssen, weil wir annehmen, daß bei jeglichem Ausbleiben der Behinderung die Stärkekörner allseits gleichmäßig zuwachsen. Die tägliche Veränderung dieser Zwischenräume durch Zuwachs der Stärkekörner während der Belichtung und Abnahme während der Verdunkelung läßt sich bei *Spirogyra varians* in absoluter Reinkultur sehr deutlich beobachten. Früh morgens ist die Stärkehülle deutlich aus einzelnen Körnern zusammengesetzt, am Abend erscheint die Stärkehülle vollkommen einheitlich, offenbar deshalb, weil das Stärkekornwachstum ausgiebiger ist als das inzwischen erfolgte Pyrenoidwachstum. Wird aber die Zellvermehrung und damit das Wachstum der Pyrenoide herabgesetzt und durch Nichtverbrauch eine bedeutende Steigerung der Speicherung von Stärke herbeigeführt, so werden sich die Körner bald gegenseitig im tangentialen Wachstum behindern und dann hauptsächlich in radialer Richtung am Pyrenoid wachsen. Es werden sehr dicke Stärkekörner entstehen.

Werden solche stärkereiche Pyrenoide unter Bedingungen gebracht, unter denen die Pyrenoids substanz sich wiederum vermehren kann und war das ins Auge gefaßte Pyrenoid bereits zur maximalen Größe herangewachsen, so kommt es häufig zur Bildung von Stärkekörnern innerhalb der Stärkehülle. Diese wachsen infolge ihrer Vergrößerung in die Pyrenoids substanz hinein. Das

Vorkommen solcher Stadien ist schon früher (S. 152 f.) bei der Behandlung der Frage nach der inneren Beschaffenheit bzw. Struktur erwähnt worden und als Beweis für das Nichtvorhandensein einer kristallinen Struktur angeführt worden (Abb. 5 d, 8 d, e). Vielfach liegen die ganz kleinen Stärkekörner in der Pyrenoidsubstanz vollkommen eingebettet. Auch große und kugelig geformte Stärkekörner können eingebettet sein. Aus der kugeligen Gestalt muß gefolgert werden, daß sie in allseitiger Umhüllung von Pyrenoidsubstanz gewachsen sind und daß sie nicht Abkömmlinge der Stärkeschale darstellen. Man wird annehmen dürfen, daß sie aus kleinen Körnern hervorgegangen sind.

**Stärkebildung nach vorhergegangener Entstärkung.** Die Feststellung des Verhaltens der Stärkehülle (Zahl der Stärkekörner) eines erwachsenen Pyrenoides vor und nach künstlicher Entstärkung könnte geeignet erscheinen, die von Geitler vertretene Ansicht, daß alle Pyrenoide mit einer mehrteiligen Stärkehülle aus ebensovielen Teilen bestehen, als Stärkekörner vorliegen, zu beweisen oder zu widerlegen.

Direkte Feststellungen sind mir vorläufig nicht in erwünschter Weise gelungen. Dies stößt auf folgende Schwierigkeiten. Die allmählich heranwachsenden Pyrenoide von *Spirogyra* haben nämlich, vor Erreichen ihrer Maximalgröße, auch wenn sie niemals ihrer von Anfang an gegebenen Stärkehülle beraubt worden sind, eine verschieden große Zahl von Stärkekörnern. Manchmal sind die Körner groß, daher bedecken nur wenige (5—12, siehe Abb. 5 a) die Pyrenoidoberfläche, manchmal liegen viele kleine Körner vor (Abb. 5 d). Es ist bisher nicht gelungen, ein bestimmtes Pyrenoid unter dauernder mikroskopischer Kontrolle zur Entstärkung und abermaligen Stärkebildung zu bringen, was unter den obwaltenden Umständen zur direkten Beweisführung notwendig wäre. Außerdem kommen folgende Schwierigkeiten hinzu. Jene Pyrenoide, wo die Einzelheiten der Stärkehülle gut erkennbar sind, sind infolge der hierzu notwendigen Größe der Stärkekörner schwierig ohne Schädigung durch zu lange Verdunklung von der Stärke zu befreien. Um nach der neuerlichen Anlage von Stärkekörnern ihre Beschaffenheit zu erkennen, muß erst zugewartet werden, bis diese entsprechend groß geworden sind. Inzwischen können aber bei großen Pyrenoiden wieder Teilungen eingetreten sein, so daß sich die Verhältnisse wieder verwischen. Ein vollkommen sicherer Schluß kann daher aus der Beschaffenheit neu angelegter Stärkehüllen nicht gezogen werden.

Da in Versuchen, wo entstärkte Pyrenoide zur abermaligen Stärkebildung veranlaßt worden sind, in vereinzelt Fällen bei der ersten Anlage sehr zahlreiche Körnchen im optischen Schnitt eines solchen Pyrenoides angetroffen worden sind, mußte bei der Größe dieser Pyrenoide angenommen werden, daß die Zahl der neuerdings angelegten Stärkekörner um ein vielfaches größer war als bei unbehandelten Pyrenoiden im gleichen Material, obgleich an den betreffenden Pyrenoiden die vor der Entstärkung gegebene Kornzahl nicht bekannt war. Aus diesen Beobachtungen

folgere ich, daß die Anschauungen Geitlers von der Zusammengesetztheit nicht zutreffen können.

Eine besondere Eigentümlichkeit der Stärkehülle weisen die zweiteiligen Pyrenoide auf, *Enteromorpha*, Geitler (1926), *Tetraspora*, Mc Allister (1914), Geitler (1926), *Dictyosphaerium*, Geitler (1926), *Stylosphaeridium*, Geitler (1925), *Heteromastix*, Korschikoff nach Pascher (1926), *Chlamydomonas biconvexa*, Pascher (1926), *Nautococcus constrictus*, Korschikoff (nach Pascher 1926). Hier setzt sich nach den übereinstimmenden Mitteilungen der genannten Forscher die Stärkehülle nur aus zwei kalottenförmigen Stärkekörnern zusammen. Ihnen muß eine besondere Ausbildung zukommen. Leider handelt es sich in allen diesen Fällen um sehr kleine Objekte, bei denen Einzelheiten nicht genügend klar erkannt werden können. Die Abbildung 7 a, b ist zwecks Veranschaulichung der Größenverhältnisse im gleichen Maßstab wie Abb. 6 b (*Spirogyra*-Pyrenoide) entworfen. Gegen die Existenz solcher Stärkekörner könnte an sich kein Bedenken erhoben werden. Die Schwierigkeit entsteht erst dann, wenn man an die Befunde Geitlers (1926) denkt, daß sich solche linsenförmige Pyrenoide quer zu ihrer „Rotationsachse“ teilen. Schon eine derartige Teilung eines aus zwei plankonvexen Linsen zusammengesetzten Pyrenoides ist für uns gegenwärtig kaum verständlich. Noch größere Schwierigkeiten entstehen, wenn wir notwendigerweise auch eine gleichzeitige solche Teilung der beiden Stärkeschalen annehmen müssen. Um Teilungen kristallinischer Gebilde vor sich gehen zu lassen, müßten ganz unwahrscheinliche Hilfsannahmen herangezogen werden. Meines Wissens ist bisher kein Fall einer Zerlegung eines einheitlichen Stärkekornes durch Zelllebenstätigkeit angetroffen worden (siehe auch Meyer 1895, S. 188). In gleicher Schwierigkeit befinden wir uns bei Betrachtung der von Korschikoff (nach Pascher 1926) abgebildeten Stadien von Zellteilungen des *Heteromastix* (Abb. 7 f—i). Zwei Möglichkeiten scheinen uns hier nur zu Gebote zu stehen: Entweder sind die als Teilungsstadien aufgefaßten Zellzustände keine solchen oder aber es sind die Stärkehüllen aus mehreren Teilen zusammengesetzt.

Noch eine weitere, besondere Form der Stärkehülle muß erwähnt werden: Die angeblich vollkommen einheitliche Stärkeschale. Die Existenz solcher, die, im groben Bilde ausgedrückt, etwa einem Stärkekorn höherer Pflanzen gleichkommen müßte, dessen zentraler Teil von Pyrenoidsubstanz erfüllt wäre, wurde lediglich, wie gleich eingangs bemerkt werden muß, bloß auf Grund der unmittelbaren mikroskopischen Betrachtung erschlossen. Pascher (1926) nennt als Beispiel eine nicht näher bestimmte marine *Chlamydomonas*-Art und gewisse, nicht namentlich genannte Protococcalen.

Gegen die Existenz einheitlicher Pyrenoidstärkehüllen sprechen verschiedene Gründe. So verschwinden in künstlicher Kultur bei Pyrenoiden, die zu gewissen Tageszeiten meist immer

die Konturen der Stärkekörner erkennen lassen, diese nach einer gewissen Assimilationsdauer infolge der Vergrößerung der Stärkekörner. Es scheinen am Nachmittag einheitliche Stärkehüllen vorzuliegen. Daß die Stärkehüllen bei manchen Objekten vollkommen einheitlich erscheinen, kann auch seinen Grund in der Kleinheit der Objekte haben. Die Deutlichkeit der Stärkekornkonturen nimmt auch mit der zunehmenden Kleinheit der Körner ab. Weitere Gründe gegen eine Annahme geschlossener Stärkehüllen leite ich aus dem Wesen des Pyrenoides ab. Dieses ist ein Organell, welches in der Zelle wächst. Ein Wachstum wäre nicht möglich, wenn es von Anfang her von einer geschlossenen und starren Stärkehülle umgeben ist. Auch vom Stoffwechsel eines solchen wachsenden Gebildes kann nicht angenommen werden, daß er durch die Stärkesubstanz hindurchgeht.

#### **Struktur der Pyrenoidstärkekörner.**

Nach dem im ersten Kapitel geschilderten Sachverhalt bei den Stärkekörnern höherer Pflanzen wird man auch bei den Chlorophyceenstärkekörnern den gleichen strukturellen Aufbau erwarten können. Bei einfacher mikroskopischer Beobachtung ist weder eine Schichtung noch eine Radialstreifung noch ein „organisches Zentrum“ zu sehen. Nur unsichere Andeutungen davon sind manchmal zu sehen. In polarisiertem Licht wurde Chlorophyceenstärke anscheinend noch nicht untersucht. Doppelbrechung ist jedoch bei dieser Stärke zu erwarten, da eine solche bei Cryptomonaden und Rhodophyceen bekannt ist.

Überraschend war mir die anfängliche Feststellung, daß die relativ großen Stärkekörner (Kugelschalenausschnitte mit 8—10  $\mu$  Durchmesser) einiger verwendeten Algen dieser Gruppe (*Chlamydomonas*, *Chlorogonium*, *Asterococcus*, dünnfädige Spirogyren, Zygnemen, großzellige Cosmarien, *Mougeotia*, Oedogonien, *Caulerpa*, *Bryopsis*) sowohl einzeln als auch in ganzen Haufen zwischen gekreuzten Nikolen in jeder Stellung dunkel geblieben sind. Eine bisweilen undeutliche Aufhellung größerer Stärkemassen konnte nicht eindeutig auf Doppelbrechung zurückgeführt werden. Die Beobachtung erfolgte dabei bei 80-, 400- und 1000facher Vergrößerung. Als Einbettungsmedium des lebend und fixiert herangezogenen Materiales wurde Wasser bzw. Alkohol verwendet. Dem Einwand, daß bei kleinen Stärkekörnern der Unterschied zwischen hell und dunkel nicht deutlich genug wird, und daher anfangs übersehen wurde, suchte ich durch Verwendung von Gipsblättchen vom Rot erster Ordnung, wodurch die vielleicht übersehenen aufgehellten Partien durch Umwandlung in Additions- bzw. Subtraktionsfarben überführt werden, zu begegnen. Auch die Anwendung dieser Vorsichtsmaßregel ergab keinen sicheren Nachweis von Doppelbrechung.

Nach diesen anfänglichen, negativen Befunden wurde daher angenommen, daß die Schichtdicke der Körner zu gering ist, um die vorhandene Doppelbrechung sichtbar in Erscheinung treten zu lassen. Daher war es nun naheliegend, Stärkekörner höherer

Pflanzen von verschiedener Größe den gleichen Beobachtungsbedingungen zu unterwerfen und festzustellen, bis zu welcher kleinsten Dimension die Doppelbrechung und bis zu welcher das schwarze Kreuz noch sicher wahrnehmbar sind.

Herangezogen wurden Stärkemehl von *Seccale cereale* (Endosperm) und *Iris pallida* (Rhizom). Bei der Wahl dieser Objekte wurde darauf Gewicht gelegt, daß sich von den ganz großen Stärkekörnern alle Übergänge der Größe bis zu jener, die eine häufige Größenordnung der Algenstärkekörner darstellt, vorfinden. An diesen wurde das Verhalten zwischen gekreuzten Nikolen eingehend verfolgt. Festgestellt wurde, daß die kugeligen Stärkekörner der beiden Objekte noch dann das dunkle Kreuz erkennen lassen, wenn sie einen Durchmesser von 4—5  $\mu$  aufweisen. Damit wurden die Angaben von Hofmeister (1867) bestätigt. Betrachtet man dieselbe Stärkeprobe mit dunkel adaptiertem Auge, so sind auch noch bei etwas kleineren Stärkekörnern helle und dunkle Partien deutlich wahrnehmbar. Die Größe entspricht vielfach schon der mittleren Größe der Algenstärkekörner. Noch kleinere Stärkekörner der höheren Pflanzen zeigen eine schwache Aufhellung, ohne aber eine gesetzmäßige Verteilung sicher erkennen zu lassen. Wenn nun manche Algenstärkekörner, von der Breitseite gesehen, 8—10  $\mu$  Durchmesser aufweisen, so kann bei ihnen das Fehlen der sichtbaren Doppelbrechung an zweierlei Umständen liegen. Es kann 1. die Doppelbrechung weit geringer sein als bei der Stärke höherer Pflanzen, oder aber sie kann 2. infolge ganz andersartiger Micellorientierung nicht sichtbar in Erscheinung treten. Hier eine Entscheidung herbeizuführen, hat somit eine gewisse Bedeutung, weil damit nachgewiesen wäre, ob die häufig angenommene völlige Gleichheit der Chlorophyceenstärke mit der Stärke höherer Pflanzen in struktureller Beziehung wirklich besteht.

Für eine sichere Entscheidung war es zunächst notwendig, das Chlorophyll zu extrahieren. Dann mußte ein geeignetes Einbettungsmedium herangezogen werden, das die körnige Struktur der mit Alkohol extrahierten Zellen, die schwache Aufhellungen verdecken kann, ausschließen sollte. Bei höheren Pflanzen gewinnt man durch die Präparation (Schnitt) eine genügende Anzahl herausgefallener Stärkekörner, die sich bequem untersuchen lassen. Bei der Untersuchung der Algenstärkekörner sind diese meistens noch eingeschlossen im Protoplasten. Es stören dann die verschiedenen Zellstrukturen die Beobachtung.

Als Einbettungsmedium, das ohne längere Vorbereitung einen raschen Einschluß, eine genügende Aufhellung und die Vermeidung der Stärkekornquellung erlaubt, wurde Glycerin herangezogen. Nach einer gewissen Dauer der Lagerung des Zellenmaterials in 96 %igem Alkohol und nachher in 80 %igem Glycerin kann die Untersuchung erfolgen. Als Objekte wurden solche herangezogen, die unter gewissen Bedingungen (allmählich eintretender Stickstoffmangel) große Körner auszubilden vermögen, um eine möglichst hohe Stärkeschichte zur Verfügung zu haben. Als ein sehr geeignetes Objekt wurde vor allem *Spirogyra setiformis* verwendet.

Bei der Untersuchung der Algenstärkekörner, besonders der Pyrenoidstärke, handelte es sich nicht bloß darum, die Existenz einer Doppelbrechung nachzuweisen, wofür eine Aufhellung der Stärkekörner zwischen gekreuzten Nikolen ausreichen würde, sondern um die genaue Feststellung der Verteilung der Verteilung heller und dunkler Partien in den einzelnen Ansichten des Stärkekornes. Denn erst ihre Verteilung gibt uns Anhaltspunkte für die Orientierung der Micellen, und aus dieser Orientierung können wir Schlüsse auf die Wachstumsart des Stärkekornes, besonders jenes, das am Pyrenoid entsteht, entsprechend den Erörterungen im ersten Abschnitt, Schlüsse ziehen.

Das so vorbereitete Zellmaterial von *Spirogyra setiformis* ergab beim sorgfältigen Suchen ein Aufleuchten mancher Stärke-

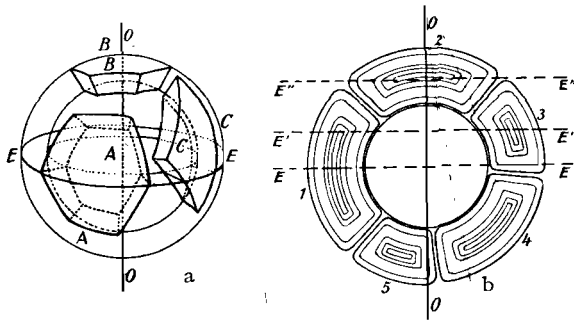


Abb. 13.

a) Schema dreier Kugelschalenausschnitte in perspektivischer Darstellung.  $O O'$  optische Achse des Mikroskopes als Pyrenoidachse.  $EE$  optische Ebene als Äquatorialschnitt. Ausschnitt  $A$  als ein mit seinem Zentrum äquatorial gelagertes gedachtes Stärkehorn.  $B$  ein polar gelagertes Pyrenoidstärkehorn.  $C$  ein mit seinem Zentrum nicht äquatorial gelagertes Stärkehorn. b) Schematische Zeichnung eines Pyrenoides mit mehreren geschichtet, gezeichneten Stärkekörnern 1—5.  $O O'$  optische Achse des Mikroskopes,  $EE, E'E', E'E''$  optische Ebene des Mikroskopes. Nur das Korn 1 erfüllt die Bedingungen zur Entstehung einer Aufhellung.

körner. Eine deutliche Beziehung zwischen der Lage der hellen und dunklen Partien zu bestimmten Richtungen im Stärkehorn ließ sich anfangs nicht gleich erkennen. Beim ersten Anblick fiel aber auf, daß nur die äquatorial, nicht aber die polar am Pyrenoid liegenden Stärkekörner ein Aufleuchten zeigen. Mit an Dunkelheit adaptiertem Auge konnte an gewissen Stärkekörnern, deren Kornmitte offenbar genau in der Äquatorialebene des Pyrenoids lag, d. h. also an solchen Stärkekörnern, deren mittlerer Radialschnitt (Abb. 13a, Ausschnitt  $A$ , Abb. 13b, Stärkehorn 1) betrachtet wurde, eine bestimmt geformte Aufhellungsfigur sicher erkannt werden. Beim Drehen des betreffenden Stärkehornes zwischen den gekreuzten Nikolen um die optische Achse des Mikroskopes wurde eine gesetzmäßige Verschiebung dieser Figur gesehen. Bei der vollen Drehung des Kornes um  $360^\circ$  wurde viermal die gleiche



Figur angetroffen. Liegt der betreffende Radialschnitt des Stärkekornes mit seiner Symmetrieachse parallel zu der einen Schwingungsrichtung der Nikole, so liegen die hellen Partien so, daß die dazwischen befindlichen dunkel gebliebenen eine in der Abb. 14a—c wiedergegebene Figur zeigen. Ein dunkler breiter Streifen liegt in der Symmetrieebene des Radialschnittes. Nach der Außenseite des Kornes ist er nur etwas verbreitert, nach dem Pyrenoid zu ist er bisweilen sehr stark verbreitert. Ungefähr in halber Kornhöhe zweigen aus diesem breiten Streifen schmale dunkle Streifen, bisweilen gerade, bisweilen leicht gekrümmt, nach beiden Seiten ungefähr senkrecht ab und enden in den äußeren Ecken. Bei Körnern, welche sehr deutlich diese optische Erscheinung zeigen, ist die innere Hälfte des median gelegenen breiten Streifens in drei Streifen aufgelöst, und zwar so, daß der mittlere von ihnen

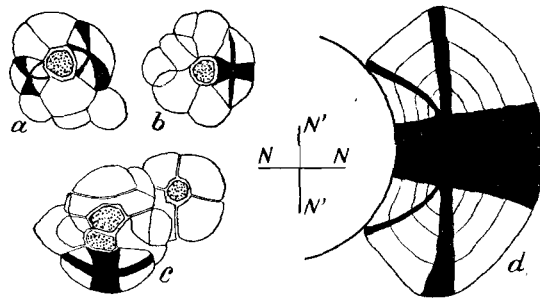


Abb. 14.

Pyrenoide mit großen Stärkekörnern von *Spirogyra setiformis* mit etwas schematisch eingezeichneten Aufhellungsfiguren bei Beobachtung im polarisiertem Licht.  $NN$ ,  $N'N'$  Polarisationsebenen. Pyrenoidsubstanz punktiert. d) Schema des aus diesen Figuren abgeleiteten Schichtenverlaufes eines Pyrenoidstärkekornes. Fig. a—c mit Zeichenapparat; 666fache Vergr.

nach dem Pyrenoid zu sich etwas verjüngt, die beiden seitlichen aber, die sehr zart sind, von der Mitte der Figur im Bogen so abzweigen, daß sie in die inneren Ecken einmünden. Der Verlauf der ausgelöschten Partien über dem Radialschnitt wechselt mit der Ausdehnung des Stärkekornes über die Pyrenoidoberfläche. Hat das Stärkekorn eine Ausdehnung, wie es in Abb. 14 b dargestellt ist, so verlaufen die seitlich abzweigenden dunklen Streifen gerade und gleichzeitig in der Richtung der Schwingungsebene des einen Nikoles. Nimmt die Breite in der tangentialen Richtung zu, so verlaufen die beiden dunklen Streifen in einem Bogen (Abb. 14 c).

Drehen wir ein solches Stärkekorn, das vorher zentriert worden ist, allmählich so, daß es eine um  $45^\circ$  zur alten Lage gedrehte Stellung besitzt, und verfolgen wir während dieser Zeit das Verhalten der dunklen Partien, so ist die von den exzentrisch gebauten Stärkekörnern höherer Pflanzen bekannte Verschiebung zu sehen,

die beim Erreichen der neuen um  $45^{\circ}$  gedrehten Stellung eine vierarmige Figur ergibt (Abb. 14 a). Die nach der Chromatophorensseite zugekehrten Arme verlaufen von der Kornmitte im Bogen nach außen, indem sie sich allmählich verbreitern, die nach dem Pyrenoid zugekehrten teilen sich in zwei nach den Ecken verlaufende, nach außen ebenfalls breiter werdende, gebogene Streifen. Entsprechend den Erörterungen über die Stärke höherer Pflanzen müssen wir annehmen, daß im Radialschnitt des Kornes überall da, wo die Micellen dunkel sind, sie mit zwei Achsen ihres Indexellipsoides in der optischen Ebene des Mikroskopes und gleichzeitig parallel zu den beiden Schwingungsrichtungen der Nikole liegen. In einer der Schwingungsrichtungen muß auch die Schichtung verlaufen, da wir von der Stärke höherer Pflanzen wissen, daß die Achse des Indexellipsoides immer senkrecht auf der Schichtung steht. Verfolgt man dies für eine jede der ausgelöschten Partien, so ergibt sich der in Abb. 14 d abgeleitete Schichtenverlauf. Es wachsen also die Pyrenoidstärkekörner auch dann, wenn sie sehr große Teile der Kugelschale darstellen, durch eine allseitige Anlagerung von neuen Schichten, so daß das Entstehungszentrum solcher Stärkekörner in halber Höhe der Symmetrieebene des Radialschnittes liegen muß.

Diese Feststellung ist insofern nicht unwesentlich, als hiermit verschiedene, vorher noch mögliche Annahmen ausgeschlossen werden.

Die Anlagerung der neuen Schichten am Pyrenoidstärkekorn erfolgt demnach nicht nur vom Pyrenoid allein her, wie man, allerdings mit einigen Schwierigkeiten, annehmen könnte, oder nur vom Chromatophoren her, wie man überall da vermuten müßte, wo eine einheitliche Stärkeschichte um das Pyrenoid vorkommen soll. Für die Rolle des Pyrenoides bei der Stärkebildung läßt sich aus der Tatsache, daß die Schichten allseitig angelagert werden, nichts entnehmen.

Aus diesen Beobachtungen wird klar, weshalb bei Pyrenoiden mit einer einheitlich erscheinenden Stärkehülle, deren Wachstum nur durch Auflagerung geschlossener Schichten von außen her lenkbar wäre, keine Doppelbrechung sichtbar wird, obgleich diese unbedingt zu erwarten wäre, wenn es sich so verhielte. Würde es nämlich solche einheitlich gebaute Stärkehüllen um Pyrenoiden geben, die man nach ihrer Beschaffenheit als hohle Stärkekörner ansprechen könnte, so müßten nach den sonstigen Erfahrungen die Micellen radiär in bezug auf das Pyrenoidzentrum angeordnet sein, und daher müßten solche Stärkehüllen zwischen gekreuzten Micellen in jeder Lage so aufleuchten, wie die peripheren Teile eines rundlichen Stärkekornes höherer Pflanzen (z. B. *Secale*). Auch bei geringer Mächtigkeit der Stärkehülle müßte die Aufhellung sichtbar werden, denn bei dem größeren Abstand der Micellen von dem Pyrenoidzentrum müßte jedenfalls die Schichte gleichgeordneter Micellen eine genügende Dicke erreichen, um zwischen gekreuzten Nikolen eine sichtbare Aufhellung zu geben. Die optischen Erscheinungen müßten denen eines mittelgroßen

Roggenstärkekorne, dessen zentrale Partie durch Pyrenoidsubstanz ersetzt wäre, gleichkommen. Dieses ist aber in allen jenen Fällen, wo eine völlig einheitliche Stärkehülle vorzuliegen scheint, nicht der Fall. Die Unmöglichkeit des Vorkommens solcher einheitlicher Stärkehüllen dürfte nicht nur aus dem Wesen des Pyrenoides selbst hervorgehen, worauf schon früher eingegangen worden ist (S. 182), sondern auch aus dem eben geschilderten Verhalten im polarisierten Licht. Das Ausbleiben einer jeglichen Spur von Aufhellung zeugt davon, daß die Micellen eben nicht mit einer Achse ihres Indexellipsoides radiär auf das Pyrenoidzentrum, sondern in anderer Weise zusammengeordnet sind. Man wird wohl nicht fehlgehen, anzunehmen, daß diese Stärkehüllen eine ganze Anzahl von Zentren besitzen, zu denen die Micellen radiär angeordnet sind. Unter diesen Umständen muß eine Summation der aufhellenden Wirkung, welche erkennbar wird, unterbleiben. Objekte, bei denen solche einheitliche Stärkehüllen vorkommen sollen, konnte ich einerseits wegen der Unbestimmtheit ihrer systematischen Zugehörigkeit, andererseits wegen Materialmangel nicht untersuchen.

Das vergebliche Suchen nach Aufhellung unter den Chlorophyceen, bei Algen mit relativ großen Stärkekörnern, und das spärliche Auffinden einer gesetzmäßigen Aufhellungsfigur bei Stärkekörnern von *Spirogyra setiformis*, welche wohl die größten Stärkekörne führen dürfte, wird durch die aus der angetroffenen Aufhellungsfigur abgeleiteten Micellorientierung restlos aufgeklärt. Da nach meiner Annahme in jedem Korn die in Fig. 14 d abgeleitete Micellorientierung vorkommt, können nur jene Stärkekörne, deren Zentren genau äquatorial am Pyrenoid liegen, eine Aufhellung zeigen (Abb. 13 b, Stärkekorn 1). Nur bei diesen äquatorial gelegenen Stärkekörnern wird eine aufhellend wirksame Schichte von Micellen mit geforderter Orientierung zur optischen Ebene gegeben sein und die charakteristische Aufhellungsfigur zustande kommen lassen. Alle mit ihrem Zentrum außerhalb der Äquatorialebene liegenden Stärkekörne erfüllen, wie aus der Fig. 13 b ohne weiteres zu entnehmen ist, nicht die für das Zustandekommen der Erscheinung notwendigen Bedingungen.

Solche mit dem Entstehungszentrum äquatorial liegende Stärkekörne eignen sich auch zur Bestimmung des Verhältnisses der beiden Ellipsenachsen zueinander. Wird bei gut sichtbarer Auslöschungsfigur das Gipsblättchen vom Rot I. Ordnung eingeschaltet, so ergibt sich aus der Verteilung der Additions- und Subtraktionsfarben, daß auch hier, wie bei der Stärke höherer Pflanzen, die auf der Schichtfläche senkrecht stehende Ellipsenachse die längere ist.

Mit der Feststellung der Micellorientierung bei Pyrenoidstärkekörnern wurde eine nicht unwesentliche Tatsache ermittelt. In der eigentümlichen Gestalt der Pyrenoidstärkekörne kommt nicht eine bestimmte Funktion des Pyrenoides im Stärkeabscheidungsprozeß zum Ausdruck. Die unter denselben Gesetzmäßigkeiten wie völlig frei wachsende Stärkekörne entstandenen

Pyrenoidstärkekörner verdanken offenbar ihre besondere Gestalt von Kugelschalenausschnitten dem Umstande, daß sie unmittelbar auf der Oberfläche der Pyrenoide entstehen und in dieser Lagerung beim Wachstum nicht nur von den Nachbarstärkekörnern, sondern auch von der Pyrenoidsubstanz im allseitig gleichmäßigen Wachstum behindert werden. Nur auf der der Chromatophorensseite zugekehrten Oberfläche kann sich das Stärkekorn in der ihm eigenen Wachstumsweise vergrößern. Die Ausnahmstellung der Stärkeschalen der zweiteiligen Pyrenoide ist damit nicht hinreichend erklärt. Aber es macht den Eindruck, daß dieselben Bedingungen, welche die eigentümliche Gestalt der Pyrenoide verursachen, auch auf die abweichende Gestalt der dazugehörigen Stärkekörner Einfluß nehmen.

#### b) Die Stromastärkekörner.

##### Gestalt und Lagerung.

Stromastärkekörner entstehen in einer verschiedenen, oft sehr großen Zahl in der Chromatophorenschicht ohne irgendwelche räumliche Beziehung zu den gegebenenfalls anwesenden Pyrenoiden. In der Chromatophorenschicht sind keine Partien bei der Anlage der Stärkekörner irgendwie besonders bevorzugt, wenn davon abgesehen wird, daß wir sie zunächst dort entstehen sehen, wo der Chromatophor sich durch seine Lage in der Zelle oder die Verteilung seiner Pyrenoide in mächtigerer Schicht ausgebildet. Aber selbst in den dünnsten Schichten am Rande des Chromatophoren läßt sich die Stärkebildung nach einer gewissen Zeit antreffen. Die Stromastärkebildung gleicht der Stärkebildung höherer Pflanzen.

Unter dem Einfluß der Erschöpfung der Nährlösung sehen wir die ersten Stärkekörner bei *Spirogyra (varians)* in Form kleinster rundlicher Körnchen in kleiner Zahl (2—6) entstehen. Da zur gleichen Zeit die Pyrenoidstärkekörner schon eine beträchtliche Größe besitzen, kommt die auf Grund anderer Momente in der Richtigkeit schon bezweifelte Anschauung *Timberlakes* nicht in Betracht. Stromastärkekörner sind nicht abgestoßene Pyrenoidstärkekörner. Auch bei *Mesotaenium*, wo manchmal die Entstehung der Stromastärke in der Nachbarschaft der Pyrenoide bevorzugt zu sein scheint, kann sie nicht zutreffend sein. Denn in diesen Zellen können die ersten Stromastärkekörner auch an den Enden der Chromatophoren entstehen. Mit dem Wachstum der erstangelegten Stromastärkekörner entstehen weitere, und so setzt sich der Vorgang eine Zeitlang fort (Abb. 4 b), bis die Chromatophorenschicht so mit verschieden großen Stärkekörnern erfüllt ist, daß sie, inzwischen auch schon vergilbt, nicht mehr in ihrer Ausdehnung erkannt werden kann. Beim Wachstum der Körner hat die Schichthöhe der Chromatophorenschicht scheinbar eine gewisse Bedeutung auf die Ausgestaltung der Körner. In genügend hoher Schicht bleiben sie bis zu einer ansehnlichen Größe kugelig, was freilich selten der Fall ist, in

niedriger Schichte werden sie oft in der Richtung senkrecht zur Chromatophorenschichte abgeplattet vorgefunden (Abb. 15 c), so daß es den Eindruck macht, als wären sie in ihrem Wachstum behindert worden (z. B. *Mesotaenium*, *Mougeotia*). Wahrscheinlich ist, daß diese Erscheinung nicht durch eine ungleiche Zufuhr an Baumaterial auf den verschiedenen Seiten der anfänglich kugeligen Körner zustande kommt. Wachsen im Chromatophoren viele Stärkekörner gleichzeitig, so müssen sie sich bald gegenseitig bei der Ausgestaltung ihrer primären Form „behindern“. Es müssen dann ebenso wie bei höheren Pflanzen unregelmäßig polyedrische Stärkekörner entstehen (S. 103). Ein Vorkommen von Verwachsungen in der Weise, daß um zwei getrennt angelegte Stärkekörner beim Erreichen einer gewissen Größe sich weitere Schichten anlagern, wie es bei höheren Pflanzen vorkommen kann, scheint bei Algen, soweit aus der äußeren Gestalt bindende Schlüsse erlaubt sind, nie vorzukommen.

Es ist leicht einzusehen, daß unter Umständen, wo eine große Zahl von Stromastärkekörnern gleichzeitig nebeneinander wachsen, solche auch in unmittelbarster Nähe der Pyrenoide bzw. deren Stärkekörnern wachsen und daß diese entsprechend der Wachstumsbehinderung seitens der Pyrenoidstärkekörner eine Form erhalten, die sich den räumlichen Verhältnissen so vollkommen anpaßt, daß sich in vorgeschrittenen Stadien eine zwei- oder mehrschichtige Stärkehülle des Pyrenoides zu ergeben scheint. Aus solchen Stadien hat *Timberlake* offenbar seine Vorstellung abgeleitet, daß die Stromastärke abgestoßene Pyrenoidstärke ist. Solche an die Pyrenoidstärkekörner angeschmiegte Stromastärkekörner können wohl überall angetroffen werden (Abb. 5 b). Besonders deutlich sind aber solche Bilder bei Zellen mit morgenstern- oder walzenförmigen Chromatophoren (*Zygnema*, *Closterium*).

Der Beginn der Bildung der Stromastärke kann selbst bei einem Organismus zeitlich verschieden sein, so daß vermutet werden muß, daß mehrere Faktoren auf sein Einsetzen hinwirken. Näheres ist darüber nicht bekannt. Weiter kann die Anlage neuer Stärkekörner verschieden rasch und verschieden lange vor sich gehen. Manchmal liegen mehr oder weniger gleich große Körner, manchmal sehr verschieden große nebeneinander.

#### **Struktur der Stromastärkekörner.**

Die Untersuchung der Micellorientierung dieser Stärkekörner mittels des polarisierten Lichtes ergibt, wenn auch die Zahl der erfolgreichen Beobachtungsfälle bei der Kleinheit der Objekte keine große sein kann, die bereits vermutete Bildungsweise der Körner nach Art der Stärkekörner höherer Pflanzen. Werden die noch ungehindert herangewachsenen, etwas abgeflachten Stromastärkekörner von der Schmalseite zwischen gekreuzten Nikolen betrachtet, zeigen sie ein orthogonales dunkles Kreuz, das mit den Schwingungsrichtungen der Nikole zusammenfällt. Der Mittelpunkt dieses Kreuzes liegt über der Mitte des Kornes. Da sich alle Schnittflächen dieses Stärkekornes, welche die Rotations-

achse eines solchen linsenförmigen Stärkekornes enthalten, gleich verhalten, können wir bei Betrachtung desselben Kornes von der Breitseite her, also in der Richtung der Rotationsachse, keine so hohe Schichte von Micellen erwarten, welche eine für das Zustandekommen der Aufhellung notwendigen Orientierung besitzen und deren auf der Schichte senkrecht stehende Achsen parallel zur optischen Achse liegen. Die Aufhellung wird daher auch bei großen Körnern nicht sichtbar werden. Das erklärt, warum die Stromastärkekörner in ihrer natürlichen Lagerung in der Zelle so selten eine bestimmte Auslöschungfigur zeigen, obgleich sie oft sehr groß sind. Für eine Untersuchung werden meistens die der oberen Zellwand angelagerten Stärkekörner gewählt. Diese kehren aber dem Beschauer die Breitseite zu, bei deren Betrachtung die Aufhellungsfigur nicht erkannt werden kann. In allen Fällen, wo eine Aufhellungsfigur mit Sicherheit erkannt werden konnte, war sie vollkommen regelmäßig gebaut. Also abgesehen von der Gestalt heranwachsender Stromastärkekörner spricht auch deren struktureller Aufbau in allen untersuchten Fällen gegen die Möglichkeit, daß Stromastärkekörner abgestoßene Pyrenoidstärke ist. Die Lage der Indexellipsen in den Micellen ist auch hier so, wie wir sie sonst vorfinden. Die längere Ellipsenachse ist senkrecht zur ableitbaren Schichtfläche angeordnet.

### C. Über die Entstehungsbedingungen von Pyrenoid- und Stromastärke und über die Funktion des Pyrenoides.

Aus den oben mitgeteilten morphologischen Beobachtungen ist zur Bildung einer bestimmten Vorstellung über die Rolle des Pyrenoides bei der Stärkebildung natürlich nichts zu erwarten. Ein solches kann nur aus dem physiologischen Verhalten der Stärke erwartet werden.

Die eigenen, zahlreichen Beobachtungen von Stärkebildungsprozessen bei sehr verschiedenen Algen erwecken durchaus den Eindruck, daß ganz allgemein die zuerst erfolgende Stärkeablagerung an den Pyrenoiden stattfindet. In der Literatur finden sich allerdings einige Fälle verzeichnet, wo das gegenteilige Verhalten angetroffen worden sein soll. Der erste Fall wird von S c h m i t z (1881, S. 145) berichtet. Bei einigen nicht näher bestimmten „Palmellaceen“ soll die erste Stärkemenge in Form von Stromastärkekörnern abgeschieden werden. Der Fall wurde bisher nicht näher nachgeprüft, wiewohl immer wieder auf diese Angabe hingewiesen wird, z. B. O l t m a n n s (1923, S. 30). Es handelt sich dabei, wie bei den meisten Tetrasporalen, um sehr kleine Organismen, so daß es nicht ausgeschlossen erscheint, daß kleine Stärkemengen an den Pyrenoiden übersehen worden sind. In diesem Zusammenhang sei nochmals auf die in der Abb. 15 a dargestellten Verhältnisse bei einer *Chaetophora* hingewiesen. Aus der Größe der Stärkekörner würde man auf eine zuerst stattfindende Stromastärkebildung und auf eine spät einsetzende Pyrenoidstärkebildung schließen. Eigens angestellte Versuche

haben gezeigt, daß nach Entstärkung auch hier die Pyrenoidstärke zuerst erscheint. Ähnliche Verhältnisse, wie sie Schmitz bei einigen Tetrasporalen gesehen haben will, sollen nach Hieronymus (1891) bei *Dicranochaete reniformis* vorliegen. Da die von ihm gegebene Beschreibung auch aus anderen Gründen, wenn schon von der Kleinheit des Objektes abgesehen wird, unsicher erscheinen muß (S. 147), ist auch dieser Fall zweifelhaft. Jedenfalls scheint er nicht gewichtig genug zu sein, um gegen die oben vorgetragene Anschauung vorgebracht zu werden. Ein weiterer Fall soll nach Chodat (zitiert nach Pascher 1915) bei der Tetrasporale *Schizochlamys* vorkommen. Hier werden wie von Hieronymus (1891) für *Dicranochaete reniformis* stets „nackt“ vorkommende Pyrenoide angegeben. Das, was vorhin über die „Palmellaceen“ gesagt worden ist, ist auch für diese beiden Fälle zu wiederholen. In Anbetracht der großen Tragweite solcher Vorkommnisse für Schlußfolgerungen über die Funktion des Pyrenoides bei der Stärkebildung wären diese Fälle erst eingehend nachzuprüfen und ihre Existenz mittels besserer Methoden zu erweisen. Denn bei den genannten Organismen konnten die Pyrenoide zur Zeit der Beobachtung infolge einer bestimmten Beschaffenheit der Außenbedingungen gerade stärkefrei gewesen sein, wie es auch bei den stärkebildenden Algen vorkommen kann. Aus den vorhandenen Angaben ist nicht zu entnehmen, ob neben den „nackten“ Pyrenoiden gleichzeitig Stromastärkekörner vorgelegen haben. Da außer bei den genannten Ausnahmefällen sonst die Pyrenoide bei den *Chlorophyceen* immer als die ersten Abscheidungsstellen für Stärke dienen und Stärke immer führen, wenn Stromastärke vorliegt, so wird man mit gewissem Recht die genannten Angaben als unvollständig ansehen dürfen.

Eine Beobachtung könnte noch das Vorkommen von nackten Pyrenoiden für möglich erscheinen lassen. Wettstein (1917, S. 150—151) hat bei einem stärke- und plastidenfreien Organismus, *Geosiphon*, neben anderen Zellbestandteilen merkwürdige, kugelige Gebilde in großer Zahl gesehen, die nach dem Verhalten bei der Denaturierung mittels JJK, nach der Färbbarkeit mittels Säurefuchsin, Hämatoxylin und Safranin für Pyrenoide gehalten werden könnten, welche bei der Reduktion der Plastiden übriggeblieben sind. Gegen eine Berechtigung zu solcher Auffassung hebt Wettstein den Umstand hervor, daß diese Gebilde keine Eiweißreaktion zeigen. Auch das Fehlen einer Reservestoffhülle und die große Zahl machen die Auffassung wenig wahrscheinlich. Solange die Natur dieser Gebilde nicht näher geklärt sein wird, beweist auch dieser Fall nicht die Existenz stärkefreier Pyrenoide.

Nach einer gewissen Dauer der Stärkeabscheidung am Pyrenoid beginnt sich allenthalben im Stroma des Chloroplasten Stärke in Körnchen abzuschcheiden. Man nennt daher diese Stärkekörner seit Klebs (1891) „Stromastärkekörner“.

Aus Beobachtungen an *Spirogyra varians* und anderen Arten geht mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, daß die Stromastärke-

bildung nicht, wie es zunächst erwartet werden könnte, erst einsetzt, wenn eine gewisse Menge an Pyrenoidstärke gebildet worden ist, sondern daß sie von inneren veranlassenden Umständen irgendwelcher Art abhängt, welche ihrerseits durch äußere Umstände beeinflußbar sind. Denn wir beobachten zwar ein rapideres Ansteigen des Stärkegehaltes mit der Dauer des Zellvermehrungsrückganges, so daß sich ein Zusammenhang mit dem allmählich eintretenden Nährstoffmangel (Stickstoffmangel) im Nährsubstrat zu ergeben scheint; aber die Bildung setzt bei ein und derselben Alge bei verschiedenen Pyrenoidstärkegehalt ein. Auch die Zahl der eben erscheinenden Stromastärkekörner kann eine sehr verschiedene sein. Im einen Fall erscheint zunächst nur eine ganz kleine Zahl solcher, die erst zu beträchtlicher Größe heranwachsen, ehe ihre Zahl durch Anlage neuer Körner erhöht wird. Man beobachtet daher in solchen Fällen nach einer gewissen Dauer der Stromastärkebildung sehr verschieden große Körner nebeneinander. In einem anderen Fall erscheinen schon am Beginn ihrer Bildung sehr viele Körnchen gleichzeitig, die auch in späteren Stadien untereinander ziemlich gleich groß sind. Es sind offenkundig innere Bedingungen im Spiele, welche bewirken, daß die Anlage von Stromastärkekörnern in verschiedener Weise vor sich geht. Wie wir von den verschiedensten Gelegenheiten her wissen, stehen die Innenbedingungen in einer gewissen Abhängigkeit von den Außen Umständen. Eine solche indirekte Abhängigkeit der Art der Stärkeabscheidung von den Außenbedingungen scheint sich in einigen meiner Versuche kundgetan zu haben. In zwei synthetischen Nährlösungen, die sich durch eine verschiedene pH-Konzentration (im einen Fall das primäre, im anderen Fall das sekundäre Kaliumphosphat) unterschieden haben, wurde in der saueren Lösung die Anlage zahlreicher Körnchen auf einmal, in der anderen eine sukzessive Anlage einer kleineren Anzahl beobachtet. Es kann natürlich nicht die Rede davon sein, daß es der pH-Unterschied allein ist, der eine Verschiedenheit der Stärkebildung verursacht.

Wie schon vorhin bemerkt worden ist, erfolgt die Ablagerung der Stromastärke bei einer verschiedenen Größe der Pyrenoidstärkekörner. Ein Beispiel eines Extremes dieser Richtung, frühzeitige Anlage von Stromastärke, ist in der Abb. 15 a von *Chaetomorpha* gegeben. Auch *Ulva* zeigt oft solche Zustände.

Aus dieser Abbildung 15a ist unmittelbar ersichtlich, daß auch die Fortdauer des Wachstums dieser beiden Kornformen verschieden sein muß. Im abgebildeten Fall ist es so, daß die Pyrenoidstärkekörner offenbar langsamer wachsen als die Stromastärkekörner und daß dadurch die letztgenannten die größeren geworden sind. Ohne genauere Kenntnis der Entwicklung dieses Falles würde die abgebildete Situation als Beleg dafür angesehen werden, daß die Stromastärke die erstangelegte Stärke ist. Durch die Feststellung, daß nach Entfernung der Stärke durch Verdunklung die ersten Stärkespuren an den Pyrenoiden wiedererscheinen, ist die Unrichtigkeit dieser Annahme erwiesen worden. Man ersieht daraus,



daß wir nach der Größe der Stärkekörner keinerlei Schlüsse über das Alter der einen oder der anderen Stärkekornsorte machen können. Die Grundlosigkeit einer solchen Annahme ergibt sich übrigens auch aus dem Umstand, daß in ihr die unbewiesene und nach dem eben genannten Versuch gar nicht zutreffende Voraussetzung enthalten ist, daß beide Arten von Stärkekörnern gleich rasch wachsen. Durch unmittelbare Beobachtung ist bei der Kleinheit der Objekte nichts sicheres über die Zuwachsgröße zu erwarten. Nur durch Beobachtung schließlich erreichter Zustände kann ein Beitrag erhofft werden. So zeigt die Abbildung 4b einen weit vorgeschrittenen Zustand der Stärkespeicherung in einem

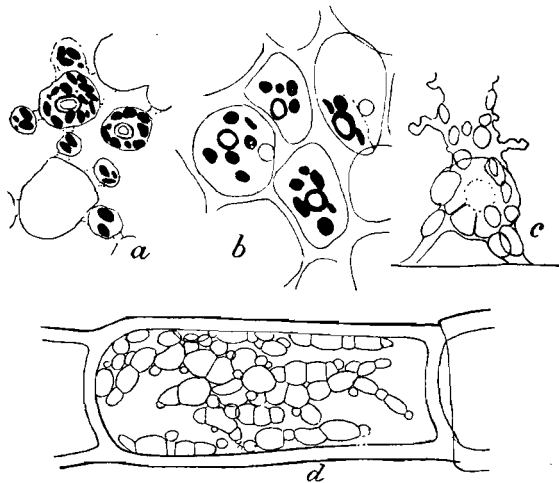


Abb. 15.

Form und Verteilung von Stromastärkekörnern. a) *Chaetomorpha aerea* nach JJK-Behandlung. Die Chromatophorenmasse ist zu verschiedenen großen Ballen zusammengefloßen. b) *Ulva lactuca* nach JJK-Behandlung. c) *Spirogyra varians*, Chromatophorenquerschnitt in der Gegend eines Pyrenoides lebend. d) *Oedogonium* sp. Der mit Stromastärkekörnern „vollgepfropfte“ Chromatophor in der Oberflächenansicht. Mit dem Zeichenapparat; 666fache Vergr.

Chloroplasten von *Spirogyra*. Aus dem Umstand, daß die in nächster Nähe der Pyrenoidstärkehülle angelegten Stromastärkekörner nicht allein eine Abplattung gegen die Pyrenoidstärkekörner zeigen, sondern daß auch die Pyrenoidstärkekörner gegen das Stromastärkekorn abgeplattet sind, zeigt, daß auch die Pyrenoidstärkekörner neben den Stromastärkekörnern weiterwachsen können. Diese Andeutungen zeigen zur Genüge, daß nur durch sorgfältige Beobachtungen unter Zuhilfenahme von Kulturerfahrungen über die grundlegenden Erscheinungen einige Klarheit zu erreichen sein wird. Bei dieser Sachlage wird man die Existenz „nackter“ Pyrenoide bei Chlorophyceen vorläufig als unbewiesen ansehen müssen.

Veränderungen des Stärkegehaltes können, wie schon erwähnt worden ist, durch Außenumstände und innere Momente veranlaßt werden. Ein regelmäßiges Ansteigen des Stärkegehaltes der Zellen in einem abgeschlossenen Lebensraum in Parallele mit dem Nährstoffverbrauch und Anhäufung von Stoffwechselprodukten wurde bereits genannt. Dabei wurde auch hervorgehoben, daß sich, soweit aus meinen Versuchen ersichtlich ist, immer die gleiche Erscheinungsfolge ergibt. Mit der Erneuerung der optimalen Bedingungen wird der Stärkegehalt sehr stark herabgesetzt. Dabei scheint an den untersuchten Spirogyren Stroma- wie Pyrenoidstärke gleichzeitig angegriffen zu werden. Eine sichere Feststellung stößt hier auf die gleichen Schwierigkeiten wie die Bestimmung der Zuwachsgeschwindigkeit. An den von mir untersuchten Objekten geht die Stärkelösung unter optimalen Außenbedingungen so weit vor sich, daß nur Pyrenoidstärke in Form kleinster Körnchen übrig bleibt. Warum K l e b s (1891, S. 809) bei *Hydrodictyon* nur einen Abbau der Stromastärke, nicht aber einen solchen an der Pyrenoidstärke gesehen hat, konnte nicht mit Sicherheit ermittelt werden. Die genannte Alge stand mir nicht zur Verfügung. Aber aus meinen Beobachtungen an Zygne-malen, Volvokalen und einigen Chlorophyceen, daß bei nicht ganz optimalen Bedingungen nur ein teilweiser Abbau der Stärke, nämlich der Stromastärke und ein kaum sicher erkennbarer Abbau der Pyrenoidstärke, angetroffen wurden, lassen die Annahme zu, daß die gebotenen Außenbedingungen in den K l e b s schen Versuchen nicht günstig genug waren.

Zum Verständnis dieser Angabe wäre aber vielleicht noch folgendes zu erwägen. Wenn es, wie es tatsächlich beobachtet wird, durch gewisse Umstände dazu kommt, daß bei noch geringer Pyrenoidstärkemenge Stromastärke bereits abgelagert wird und die Stromastärkekörner zu bedeutenderer Größe heranwachsen (Abb. 15 a), so könnte es bei nachfolgender gleicher Lösungsgeschwindigkeit der Pyrenoid- und Stromastärkekörner ausnahmsweise dazukommen, daß die Pyrenoidstärkekörner früher gelöst werden als die weit größeren Stromastärkekörner. Wie die meisten Angaben, so ist auch diese unvollständig entsprechend dem damaligen Wissensstande. Wir wissen nicht, in welchem Entwicklungszustande sich das K l e b s sche Untersuchungsmaterial befunden hat und welche der beiden Annahmen wahrscheinlicher ist.

Außer den durch die Beschaffenheit des Lebensraumes (Größe in der Natur und in der Kultur, Möglichkeit der Nährstoffergänzung in der Natur, einmal gegebene Nährstoffmenge in der künstlichen Kultur) bedingten Veränderungen sind auch solche bekannt, wo eine unmittelbare Wirkung der Außenbedingungen auf den Stärkegehalt nicht erkennbar ist, wo also innere Momente im aufbauenden oder abbauenden Sinne wirken. Auf einige dieser soll jetzt kurz hingewiesen werden. So ist bekannt (z. B. C z u r d a 1925 a), daß Zellen von *Spirogyra*, welche sich zur Kopulation anschicken, in kurzer Zeit größere Stärkemengen speichern, während andere in demselben Milieu befindliche vegetative Zellen den üblichen

Stärkegehalt aufweisen. Auch bei anderen Konjugaten finden wir das gleiche Verhalten. Auch sonst sehen wir, daß in jungen Zygoten in kurzer Zeit große Mengen gespeichert werden. Eine offenkundig von inneren Momenten veranlaßte rapide Stärkelösung geht bei *Spirogyra* in jenen Zellen vor sich, die infolge Überzähligkeit von der Durchführung der Kopulation ausgeschlossen sind, obgleich sie kurz vorher ebenso wie ihre erfolgreichen Nachbarzellen ganz intensiv Stärke gespeichert haben. Ein anderer Fall eines auffallenden, von den Außenbedingungen anscheinend unabhängigen Stärkeschwundes ist die regelmäßig vor der Schwärmerbildung stattfindende Lösung, die von einer ganzen Anzahl von Forschern berichtet wird. In allen diesen Fällen finden wir die gleiche Reihenfolge in der Entstehung und Auflösung. Pyrenoidstärke ist die erste, welche erscheint, die letzte, welche bei der Lösung verschwindet. Ebenso verhält es sich bei künstlichem Abbau durch Verdunklung oder Kohlensäureentzug und beim künstlichen Aufbau durch Zufuhr organischer Kohlenstoffverbindungen. Leider ist die Anzahl geeigneter Objekte für Untersuchungen letztgenannter Art eine sehr beschränkte, wie noch aus dem physiologischen Abschnitt zu ersehen sein wird. Eine Beobachtung von Klebs (1891, S. 812) scheint gegen diese Regel zu sprechen. Auf Grund von Versuchen mit *Zygnema*-Arten behauptet er, daß es niemals gelingt, entstärkte Pyrenoide bei Darbietung einer organischen Kohlenstoffquelle und bei gleichzeitigem Lichtabschluß zur Bildung von Pyrenoidstärke zu veranlassen, während Stromastärke unter diesen Umständen entsteht. Eine Deutung dieser Angabe ist schwer zu geben, weil durch neuerliche Untersuchungen (Czurda 1926 b) an Hand absolut reinen Zellenmaterials von zwei *Zygnema*-Arten die Unbrauchbarkeit der von Klebs als geeignet bezeichneten Stoffe für zwei *Zygnema*-Arten gezeigt worden ist. Eine brauchbare organische Kohlenstoffquelle ist für diese *Zygnema*-Arten vorläufig noch nicht gefunden worden.

Die wichtige Rolle des Pyrenoides für die Stärkebildung, welche sich aus allen diesen Beobachtungen zu ergeben scheint, ist aber in vielen anderen Beobachtungen nicht zu erkennen. Es wurde schon mehrfach davon gesprochen, daß in pyrenoidhaltigen Chromatophoren eine Stärkeablagerung auch ohne erkennbare räumliche Beziehung zu diesem Organell stattfindet. Fraglich ist also nicht, welche Rolle das Pyrenoid bei dem Stärkebildungsprozeß hat, sondern welche Umstände es herbeiführen, daß an der Oberfläche des Pyrenoides die erste Ablagerung stattfindet. Die Unabhängigkeit der Stärkebildung von der Pyrenoidsubstanz geht aus den eben erwähnten Tatsachen hervor. Bourquin (1917) hat dies unter Hinweis auf die Beobachtung, daß die Stromastärkekörner in den vom Pyrenoid entferntesten Punkten der Chromatophoren zuerst entstehen sollen, besonders bekräftigt zu haben geglaubt. Ergänzend sei darauf hingewiesen, daß auch Objekte mit umgekehrtem Verhalten vorkommen. Weder in dem einen Fall noch im anderen kann es sich um eine

Regel handeln, da bei mehreren Organismen beide Fälle nebeneinander vorkommen können. Bourquin hat aber mit dieser Beobachtung gezeigt, daß die aus fixierten Stadien abgeleiteten Schlußfolgerungen Timberlakes (1901), Smiths (1916) u. a., die Stromastärke sei abgestoßene Pyrenoidstärke, nicht zutreffen können. Daß die Stärkebildung gänzlich unabhängig vom Pyrenoid ist, beweisen ferner die nicht wenigen Grünalgen, die kein Pyrenoid führen und dennoch zur Stärkebildung befähigt sind. (Siehe tabellarische Zusammenstellung.)

Man konnte bisher noch die charakteristische Gestalt der Pyrenoidstärkekörner und ihre Innenstruktur, wie sie in einem früheren Abschnitt geschildert worden ist, für eine besondere Funktion geltend machen, unter Hinweis darauf, daß anscheinend die Pyrenoidsubstanz die Abscheidung der Stärke vornimmt. Durch Nachweis der Innenstruktur fällt diese Möglichkeit fort. Hinsichtlich des Zustandekommens der auffallend angeschmiegtten Gestalt der Pyrenoidstärkekörner glaube ich auf die Tatsache hinweisen zu können, daß sich zwei nahe aneinander entstandene Stromastärkekörner ebenfalls beim Wachstum gegenseitig abplatteln, auch dann, wenn sie nicht durch andere Stärkekörner am Auseinanderweichen gehindert werden. Daraus müssen wir schließen, daß die Beschaffenheit (Viskosität) des Chloroplasten eine derartige ist, daß wachsende Stärkekörner bei gegenseitiger Berührung nicht auseinanderweichen können. Die gleiche Eigenschaft des Chloroplasten wird die Pyrenoidstärkekörner daran hindern, beim allmählichen allseitigen Zuwachs sich vom Pyrenoid zu entfernen. Entsprechend der Behinderung durch das Pyrenoid und die Nachbarkörner werden sie die Gestalt eines Kugelschalenausschnittes annehmen.

Weshalb die erste Stärkeabscheidung am Pyrenoid erfolgt, bleibt nach wie vor rätselhaft. Selbst die Anwesenheit von Leukoplasten im Pyrenoid, wie es z. B. Wiesner (1892) u. a. annimmt, würde den tatsächlichen Sachverhalt nicht klären, sondern nur verwickeln.

Interessant und aufschlußreicher scheinen in diesem Zusammenhange vielleicht Beobachtungen an teilweise belichteten Chromatophoren zu werden, wie sie Schröder (1921) an *Pirogyra* und *Zygnema* vorgenommen hat. Die nach brieflicher Mitteilung in Aussicht gestellte ausführliche Schilderung der Versuche steht noch aus, so daß nur auf das Referat und eine knappe Anmerkung im Lehrbuch von Bencké-Jost (1924, S. 187) verwiesen werden kann. Nach der Bemerkung der Letztgenannten erfolgt eine Stärkebildung nur an den Pyrenoiden des belichteten Teiles; nicht aber gleichzeitig in dem verdunkelten Teile. Wenn die Stärkebildung bei den Versuchsobjekten ein vom Licht völlig unabhängiger Prozeß wäre (siehe S. 252), müßte angenommen werden, daß die Assimilationsprodukte in der Chloroplasten-substanz nicht diffundieren können. Vielleicht lassen sich bei genauerer Kenntnis der Versuchsanstellung und der Chromatophorenbeschaffenheit einige Anhaltspunkte über die Rolle des Pyrenoides bei der ersten Stärkeablagerung gewinnen.

Resümierend gelangen wir daher zur Annahme, daß nur die besonderen physikalisch-chemischen Verhältnisse an der Pyrenoidoberfläche, nicht aber eine spezifische, aktive Funktion des Pyrenoides die geschilderte Art der Stärkeablagerung zustande kommen läßt. Aber solange kein experimentelles Tatsachenmaterial zur Hand sein wird, wird sich keine begründete Anschauung über die Bedeutung des Pyrenoides erlangen lassen.

#### **D. Physikalisches und chemisches Verhalten von Pyrenoid- und Stromastärke.**

Hierüber ist nur wenig zu bemerken. Eingehende Untersuchungen in ähnlicher Richtung, wie bei der Stärke höherer Pflanzen, sind hier aus begrifflichen Gründen nicht unternommen worden.

Die verschiedenen gelegentlichen Beobachtungen zeigen zunächst, daß sich Pyrenoid- und Stromastärke gleich verhalten (Klebs 1891). Das vollkommen übereinstimmende Verhalten der beiden Stärkekornsorten bei der Quellung, der Jodreaktion und beim enzymatischen Abbau untereinander und mit den Stärkekörnern höherer Pflanzen, läßt die Phanerogamenstärke und diese Art von Algenstärke für gleichartig ansehen. Ob und in welcher Richtung sich Unterschiede ergeben, bleibt zu untersuchen. Wie aus den Ausführungen des ersten Abschnittes hervorgegangen sein dürfte, können bei der großen Fülle von Möglichkeiten von nahe verwandten Kohlehydraten und bei ihrer schweren Unterscheidbarkeit die angeführten Kriterien die Identität natürlich nicht erweisen. Denn es handelt sich dabei um allgemeine, nicht aber um spezifische Eigenschaften. Daß Glukose das Totalhydrolyseendprodukt ist, scheint für die Chlorophyteenstärke zwar sehr wahrscheinlich, aber bisher noch nicht mit Sicherheit erwiesen zu sein.

#### **Siphonalen mit abweichendem Verhalten bei der Stärkeabscheidung.**

##### **A. Über die Stärkeablagerung in der Zelle gewisser Siphonalen.**

Wie ich schon zu Beginn des Abschnittes III (S. 133) betont habe, gibt es einzelne Algen der systematischen Gruppe der Siphonalen, die im Gegensatz zu ihren nächsten Verwandten dadurch auffallen, daß sie die Stärke nicht in den Chloroplasten abscheiden. Wegen dieses besonderen Verhaltens werden sie hier gesondert behandelt. Die Stärkeabscheidung außerhalb der Chloroplasten wird bei *Udotea*-Arten, bei *Derbesia neglecta* (hier im auffallenden Gegensatz zu anderen *Derbesia*-Arten), bei *Dichotomosiphon tuberosus*, Ernst (1903 und 1904) und nach eigenen Beobachtungen bei *Caulerpa prolifera* angetroffen.

Am eingehendsten ist in der Literatur diesbezüglich *Dichotomosiphon tuberosus* beschrieben (Ernst 1903).

In den grünen Teilen beobachtete Ernst neben den Plastiden ebenso große oder meist noch etwas größere Stärkekörner scheinbar in Zytoplasma eingebettet. Über ihre Entstehung sagt er folgendes: „Als Amyloplasten wirken in den grünen Fäden in erster Linie die Chlorophyllkörper selbst. In jedem der letzteren wird, vielleicht erst, nachdem es in einem gewissen Alter seine Teilungsfähigkeit verloren hat, ein Stärkekorn angelegt. Sein Wachstum scheint auf diese Weise stattzufinden, daß die von innen nach außen folgenden Stromaschichten des Chlorophyllkornes durch Stärkesubstanz substituiert werden. Bei der Vergrößerung des eingeschlossenen Stärkekornes verschwindet zugleich nach und nach aus den äußeren Schichten des Chlorophyllkornes der grüne Farbstoff . . . , so daß die Stärkekörner zuletzt (nach vollständiger Substitution der Chlorophyllkornsubstanz)

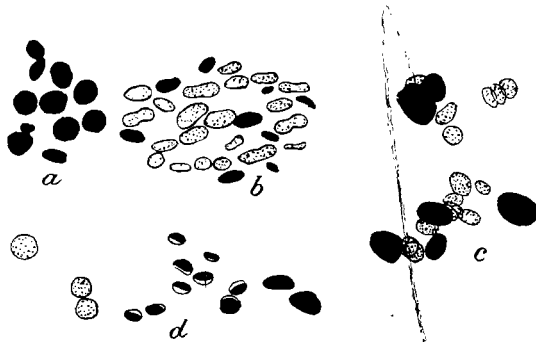


Abb. 16.

a—b) Stärkekorn- (schwarz) und Chloroplasten- (punktiert) umrisse von *Dichotomosiphon tuberosus* bei 980facher Vergr. nach Ernst 1903. c) Stärkekorn- und Chloroplastenumrisse von *Caulerpa prolifera*. d) Die an kleinen Stärkekörnern seitlich sichtbaren „Leukoplasten“massen. c—d) Mit Zeichenapparat; 666fache Vergr.

völlig farblos sind.“ (Seite 125.) Diese Annahme macht es verständlich, daß Ernst bei Zusatz von Jod in dem Gemisch von Chloroplasten und Stärkekörnern zwischen den gelbbraun gefärbten Chloroplasten und den blauen Stärkekörnern Körner Chloroplasten mit der Mischfarbe blau-grau-grün gesehen haben will, obgleich seine Abbildungen wenig überzeugend wirken. „Solche Umwandlungsstadien von Chlorophyll in Stärkekörner findet man besonders zahlreich in Sprossen, deren Längenwachstum aus irgendeinem Grund eingestellt worden ist und die noch keinen Seitenzweig zu bilden begonnen haben. In den Rhizoiden und auch in den anderen chlorophyllärmeren Fäden der Pflänzchen findet man häufig außer den großen Stärkekörnern, welche aus den Chlorophyllkörnern hervorgegangen sein können, noch zahlreiche kleinere, ebenfalls farblose. Da sie kleiner sind als die neben ihnen liegenden Chlorophyllkörner, können sie nicht durch Umwandlung von solchen entstanden sein. Sie müssen daher als

Abschmelzungsstadien größerer Körner oder als junge, von Leukoplasten gebildete Körner aufgefaßt werden.“ (Seite 126.) Abb. 16 a und b.

Die Annahme Ernsts, daß die von ihm beobachteten kleinen Stärkekörner Abschmelzungsstadien der großen darstellen, macht eine Voraussetzung notwendig. Wenn nämlich bei der Lösung der in den Chloroplasten eingeschlossenen Stärkekörner die entfärbte Chloroplastensubstanz nicht mehr ergrünt und auch das Stroma nicht mehr erkannt werden kann, so muß offenbar die Chloroplastensubstanz vollkommen abgebaut worden sein. Bei längerem Leben der Zellen müßten dann folgerichtig diese mehrmals neue Chloroplasten anlegen und abbauen, und zwar so oft, als Stärke auf- und abgebaut wird. Ein vollständiges Auflösen der Chloroplasten bei oder nach Auflösung der Stärke ist aber bei Algen noch nirgends beobachtet worden. Überall dort, wo der Chloroplast bei übermäßiger Stärkespeicherung seine ursprüngliche Beschaffenheit verliert, erlangt er sie stets wieder schon während des Lösungsprozesses der Stärke. Es ist somit die Entstehungsweise unklar geblieben. Es gelang ihm nicht, Leukoplasten durch Färbung fixierten Materiales nachzuweisen. Auch die bei *Derbesia neglecta* scheinbar frei im Zytoplasma vorkommenden Stärkekörner zeigten im Gegensatz zu anderen *Derbesia*-Arten die gleiche Entstehungsart (Ernst 1904). Damit war die Entstehungsart der Stärkekörner keineswegs geklärt. Ich habe daher selbst zwei hierher gehörige Fälle (*Caulerpa prolifera* und *Udotea Desfontainei*) mikroskopisch untersucht.

Läßt man bei *Caulerpa* aus einem angestochenen Pflanzenteil den Zellinhalt in Meerwasser austreten und beobachtet den Gerinnungsprozeß des Zellinhaltes, so kann man leicht an den großen Stärkekörnern, welche so groß oder noch größer als die Chloroplasten sind, eine einseitige Ansammlung eines Stoffes bemerken, dessen Vorhandensein als Hülle um die Stärkekörner vorher nicht deutlich zu sehen war. Die Abbildungen 16 d veranschaulichen die Form dieser Ansammlungen. Die im geronnenen Zustand sehr deutlich zu bemerkenden Ansammlungen sind aber schon im frisch ausgetretenen Zustand selbst an den größten Körnern noch zu bemerken. Neben solchen großen Stärkekörnern konnte ich noch ganz kleine Körner in verschieden großer Zahl beobachten. Obgleich sie bedeutend kleiner waren als die neben ihnen befindlichen Chloroplasten, waren sie nicht von Chloroplastensubstanz umgeben. Auch konnte ich niemals in den Chloroplasten die Anwesenheit von Stärkekörnern mit Jodfärbung sicherstellen, wie es Ernst gesehen haben will. Die kleinen Stärkekörner waren aber in einem besonderen Substrat eingebettet, daß sich bei Jodzusatz gelbbraunlich färbte. Außerdem wurde in einer Reihe von Fällen eine Doppelkornbildung in diesem Substrat beobachtet. Eine Art Abplattung an den beiden Körnern verriet, daß sie sich beim Wachstum gegenseitig behindert hatten. Dies ist wiederum nur möglich, wenn die Körner in einem besonderen Substrat liegen, aus dem sie bei Größenzunahme nicht

herauskönnen. Auch in diesen Stadien konnte eine besondere Kontur um beide beobachtet werden. Alles dies zeigt eindeutig, daß die Stärkekörner bei *Caulerpa* nicht in Chloroplasten, sondern in besonderen Organellen, die man als Leukoplasten ansprechen muß, entstehen. Dieselbe Art der Stärkeabscheidung konnte bei *Udotea Desfontainii* beobachtet werden, wengleich hier die Beobachtungsverhältnisse und damit die Nachweismöglichkeit etwas ungünstiger sind. *Dichotomosiphon tuberosus*, den Ernst untersucht hatte, konnte ich nicht vergleichsweise heranziehen. Aber aus den von Ernst gegebenen Abbildungen für *Dichotomosiphon* und *Utotea minima* glaube ich entnehmen zu können (Abb. 16 a, b), daß bei ihnen die gleichen Verhältnisse vorliegen, die ich bei *Caulerpa* und *Udotea Desfontainei* angetroffen habe.

Der Meyersche Satz von der Gebundenheit der Stärkeentstehung an Plastiden dürfte somit Geltung haben für alle chlorophyllführenden Organismen mit Ausnahme eines einzigen Falles.

Das ist der von Steinecke (1924) entdeckte *Pocillomonas flos aquae*. Bei diesem Organismus wird die Stärke, wie aus der Abbildung 17 ersichtlich ist, außerhalb der Plastiden in der Zellmitte abgeschieden. Wegen dieser Ausnahmstellung ist dieser Organismus recht bemerkenswert.

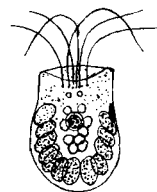


Abb. 17.  
*Pocillomonas flos aquae* nach Steinecke 1926 bei 1186facher Vergr.

## B. Das morphologische, physikalische und chemische Verhalten der Stärke gewisser Siphonalen.

Gestalt und Struktur der Körner. Der Nachweis eines besonderen Organelles, das, soweit es sich um morphologische und physiologische Eigentümlichkeit handelt, gut mit den Leukoplasten höherer Pflanzen vergleichbar ist, läßt erwarten, daß die Bildung von Stärkekörnern in ihnen nach den gleichen Gesetzen erfolgen wird, wie es bei den höheren Pflanzen der Fall ist.

Ob die Erwartung zutrifft, daß die Stärkekörner dieser Siphonalen in ebensolcher Weise wachsen wie die Stärkekörner der Leukoplasten höherer Pflanzen, ist nicht mit Sicherheit zu erweisen. Wie die gewöhnliche mikroskopische Beobachtung lehrt, ist es naheliegend, anzunehmen, daß auch hier bei den Leukoplasten der Siphonalen um ein im Stroma entstandenes Körnchen schichtenweise neue Stärkesubstanz angelagert wird. Es können auch zwei Körnchen gleichzeitig entstehen. Der Schichtenzuwachs erfolgt hier aber in den späteren Stadien nicht so gleichmäßig allseits wie bei den höheren Pflanzen, wo daher mehr oder weniger rundliche Körner entstehen, sondern vornehmlich an bestimmten Stellen, so daß schüppchenförmige Gebilde zustande kommen. Das vornehmliche Wachstum der Körner in zwei Dimensionen des Raumes kommt anscheinend in der gleichen Weise durch die ungleich mächtige Umhüllung des Stärkekornes mit Plastidenmasse zustande, wie bei höheren Pflanzen.



Die Gestalt der Körner wechselt im einzelnen recht beträchtlich. Von der Fläche aus betrachtet können sie regelmäßig oval sein. Unregelmäßige Umrisse sind aber nicht selten. Die Dicke der Schüppchen ist unbedeutend und vor allem nicht gleich in den verschiedenen Teilen der Fläche. Nach einer Seite läuft ihre Dicke allmählich aus. Daher ist die Konturierung der Stärkekörner bei Betrachtung ihrer Flächenansicht an einer Seite ihres Umfangs undeutlich. Eine Art Schichtung scheint manchmal über dem dickeren Teil großer Stärkekörner sichtbar zu sein.

Die besondere Gestalt der Körner, die nur am austretenden Zellinhalt beobachtet werden kann, macht es erklärlich, daß die mit der Flachseite der Zellmembran anliegenden, scheinbar sehr großen Körner im polarisierten Licht keine Doppelbrechung anzeigen können, obgleich wir eine solche auch hier mit Bestimmtheit erwarten dürfen. Das Stärkekorn ist zu dünn, um eine genügend dicke Schichte gleichartig orientierter Micellen zu ergeben, so daß die ihr eigene Doppelbrechung sichtbar werden kann. Da sich in meinen Beobachtungen niemals eine deutliche Aufhellung oder gar eine bestimmt umschreibbare Lage der aufgehellten Partien feststellen ließ, bleibt vorderhand die Innenstruktur und die daraus ableitbare Wachstumsart ungewiß.

Die Jodfarbe stimmt im allgemeinen mit der höherer Pflanzen überein. Sie ist schwer rein zu erhalten, weil die meisten Körner von einer mehr oder minder dicken Zytoplasmaschichte umschlossen bleiben. Die Jodfarbe, die man in Meerwasser erhält, können wir wegen der Anwesenheit der Salze als nicht zuverlässig ansehen, da nach den Ausführungen des ersten Kapitels Salze den Quellungsgrad und die Jodfarbe beeinflussen. Dazu kommt noch die Farbenüberlagerung infolge Färbung des Zytoplasmas. Daß die Intensität der Färbung im allgemeinen nicht so stark ist wie bei den Stärkekörnern der höheren Pflanzen, dürfte wohl an der geringen Dicke der Körner liegen. Um die dieser Stärke eigentümliche Jodfarbe mit der anderer Stärken vergleichen zu können, wird man eine Gewinnung größerer Mengen (etwa aus den farblosen Pflanzenteilen) anstreben müssen und sie dann bei Abwesenheit störender Meersalze untersuchen. Der Wert dieser Feststellung wird aber nicht überschätzt werden dürfen.

Über Abbäuerproben, aus denen auf die chemische Zusammensetzung geschlossen werden könnte, ist, soviel mir bekannt geworden ist, nichts mitgeteilt worden, was nach dem eben Gesagten verständlich erscheint.

### **Chlorophyllfreie Organismen aus der Gruppe der Grünalgen.**

Mit Rücksicht auf das Vorkommen der Stärke oder stärkeartiger Substanzen innerhalb der Zelle fallen unter den Organismen, welche auf Grund ihrer Zellmorphologie und auf Grund ihres Verhaltens bei der Zellvermehrung in den systematischen Gruppen der Grünalgen mit Stärkebildung eingeordnet werden müssen,

besonders auf, weil bei ihnen ein stärkegleiches Kohlehydrat trotz des Fehlens von Chloroplasten oder homologer oder analoger Zellorganellen auftritt und dadurch die für die grüngefärbten Organismen aufgestellte Regel von der ausschließlichen Stärkeabscheidung in besonderen Organellen durchbrochen wird.

Chlorophyllfreie Organismen gibt es unter den Chlorophyceen nur in der Gruppe der Volvokalen (P a s c h e r 1926). Von diesen bilden einige Stärke: *Polytoma* (K r a s s i l t s c h i k 1882, D a n g e a r d 1888, F r a n c é 1894, P r i n g s h e i m 1927), *Polytomella* (A r a g a o 1910, D o f l e i n 1916), *Hyalogonium*, *Chlamydolepharis* und vielleicht *Parapolytoma* (P a s c h e r 1926). Von diesen ist nur *Polytoma uvella* morphologisch und ernährungsphysiologisch genau untersucht. Trotz vielfacher Beobachtungen (zuletzt E. G. P r i n g s h e i m und F. M a i n x 1926 b, daselbst ausführlicher Literaturnachweis, P r i n g s h e i m 1927) konnten niemals Andeutungen einer Einbettung von Stärkekörnern in plastidenartigen Organellen gefunden werden. Es ist daher mit Sicherheit anzunehmen, daß die Stärkekörner, welche überall im Cytoplasma entstehen können, unmittelbar im Zytoplasma gebildet werden.

Die Körnchen sind rundlich bis länglich-ellipsoidisch und dürften nach den sonstigen Erfahrungen an ähnlichen Gebilden anderer Organismen den gleichen strukturellen Aufbau besitzen wie andere Stärkekörner. Bei der Kleinheit der Gebilde läßt sich dies aber durch Untersuchungen nicht feststellen. Daß es sich bei ihnen um Stärkesubstanz handelt, wird aus dem Verhalten des Stoffes gegen Jod, das mit dem anderer Stärkesorten vollkommen übereinstimmt, und aus den Quellungserscheinungen erschlossen. Hinsichtlich der Sicherheit solcher Schlußfolgerungen sei auf die Ausführungen des Abschnittes II verwiesen (siehe dazu E. G. P r i n g s h e i m 1927). Untersuchungen des Totalabbauproduktes, Untersuchungen über den Verlauf des enzymatischen Prozesses mit definierten Enzymgemischen sind bisher nicht vorgenommen worden.

Wenn aber gezeigt werden sollte, daß dieses Kohlehydrat vollkommen identisch ist mit der Stärke anderer Algen, so läge in *Polytoma* insofern ein außerordentlich interessanter und wichtiger Organismus vor, als er wegen seines vollkommen andersartigen ernährungsphysiologischen Verhaltens einen wertvollen Einblick in den Kohlehydratstoffwechsel der grünen und farblosen Algen verschaffen könnte.

Bei *Tetratelepharis*-Arten, die ebenfalls überall im Zytoplasma Stärkekörner bilden, findet man an jenen Stellen des Zellleibes, wo die sonst gleichgestalteten, aber grünen Formen (*Chlamydomonas*) im Chloroplasten ein Pyrenoid führen, ein kugeliges, nacktes Gebilde, welches K l e b s noch für einen Öltropfen hielt, das aber P a s c h e r (1926) als ein bei der Reduktion des Chromatophoren erhalten gebliebenes Pyrenoid anspricht. Das morphologisch gut mit einem Pyrenoid übereinstimmende Gebilde zeigt sich aber funktionell, soweit aus den knappen, zur sicheren Er-

kennung nicht ausreichenden Angaben Anhaltspunkte entnommen werden können, verschieden davon. Es erfolgt an ihm keine Stärkeabscheidung wie bei den Pyrenoiden der grünen Formen oder bei den Pyrenoiden der Cryptomonaden, nur ein gelegentliches Vorkommen von Stärkekörnern und Öl soll an ihm beobachtet worden sein. Wie sich dieses Gebilde bei der Fixierung und Färbung verhält, ob und wie es sich teilt, wissen wir nicht. Es scheint uns somit noch fraglich, ob die gemachte Identifizierung dieses Gebildes mit einem Pyrenoid grüner Formen oder einem Pyrenoid der Cryptomonaden genügend begründet ist.

### 3. Rhodophyceen (Florideen).

In diesem Abschnitt soll die Stärke bzw. das stärkeähnliche Kohlehydrat aller jener Formen behandelt werden, das sich bei den Rhodophyceen und den ihnen verwandten Formen, wie Bangiaceen, findet.

#### A. Ökologie der Rhodophyceenstärke.

Im Gegensatz zu den grügefärbten Organismen findet sich bei dieser Organismengruppe das stärkeartige Kohlehydrat durchwegs außerhalb des Chromatophoren abgeschieden. In diesen Feststellungen stimmen alle Literaturangaben überein (Meyer 1920, Kylin 1915). Nicht klar und eindeutig sind aber die Einzelheiten über den Entstehungs- und Lagerungsort im Zytoplasma. Bei einer Reihe von Formen (*Cruoria*, *Batrachospermum*, Schmitz 1881, *Nitophyllum*, Schimper 1885) wurde die Stärke allenthalben im Zytoplasma verteilt angetroffen. Sie soll „in unmittelbarster Nachbarschaft der Chromatophoren“ angelegt und später erst durch Zytoplasmaströmungen in der Zelle verteilt werden. Besonders solche Fälle, wo, wie in dem von Schmitz beschriebenen Fall, die entstehenden Stärkekörner um den Zellkern dicht gedrängt waren (*Cruoria pellita*, *Helminthocladia purpurea*, ältere Zellen von *Batrachospermum moniliforme*) ließen aber Zweifel entstehen, ob die erste Anlage der Stärkekörner an die Nachbarschaft der Chromatophoren gebunden ist (Schmitz 1881, S. 153, Anm. 2). Diese besonderen Fälle der Stärkeverteilung im Zytoplasma sind entstellungsgeschichtlich aber nicht klar genug, um gewichtig gegen die von anderer Seite angetroffenen Verteilungsverhältnisse zu sprechen. Bruns (1894), Hansen (1893), Berthold (1880), Darbishire (1896), Henkel (1901), Kylin (1913, 1918) beobachteten, daß die Stärke zunächst um die Chromatophoren in unmittelbarem Zusammenhang mit diesen entsteht. Für eine derartige Entstehungsweise sprechen neben den Verteilungsverhältnissen vor allem aber die Stärkekorngestalten. Sie sind, wie zuletzt noch Kylin (1915) die Henkel'schen Beobachtungen an *Cystoclonium* bestätigt hat, schüssel- bis stumpfkegelförmig und liegen mit der flachen Seite den Chromatophoren an.

Ob solche an Chromatophoren entstandenen Stärkekörner später sich loslösen können, um in der Zelle allenthalben verteilt zu werden, scheint mir nicht sicher festgestellt zu sein. Neben dieser Erklärungsart besteht nämlich noch die zweite, die zwar, wie Meyer (1920, S. 261) schon betont hat, ebenfalls nicht sicher zu entscheiden ist, daß nämlich die Stärkekörner auch unabhängig vom Chromatophoren im Zytoplasma entstehen können. Es muß die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, daß hier entstehungsgeschichtlich ähnlich, wie bei den chlorophyllführenden Algen von einer Pyrenoid- und Stromastärke gesprochen werden kann, nach der Entstehungsweise Stärkekörner zu unterscheiden sein werden, welche am Chromatophoren und solche, die frei im Zytoplasma auftreten. Wenn auch die Angaben nicht ausführlich genug sind, machen sie doch den Eindruck, als ob Stärkekörner auch hier zunächst am Chromatophoren und nach einer gewissen Zeit dieser Bildung auch an anderen Stellen des Zytoplasmas angelegt werden. Ebenso wie für die Grünalgen, so könnte auch hier die zeitliche Aufeinanderfolge der Stärkeablagerung in der Veränderung des physiologischen Zustandes der Zelle beruhen und nicht, wie man zunächst denken könnte, von der nach Verlauf einer gewissen Zeit erreichten relativen Menge der am Chromatophor ausgebildeten Stärkemenge. Für unseren Erklärungsversuch ließe sich noch die Tatsache anführen, daß manche Stärkekörner auch kugelförmige Gestalt besitzen. Solche können aber offenbar nur dann entstehen, wenn das Korn bei seinem Wachstum in keiner Weise behindert ist. Soviel über pyrenoidlose Rhodophyceen.

Als Beispiel für die Abhängigkeit der Stärkebildung vom Chromatophoren werden gerne jene Formen genannt, die Pyrenoide führen (Bangiaceen, z. B. *Helminthocladia*, Schmitz 1881, Abb. 12). Auch auf diese Fälle können die obigen Erörterungen bezogen werden. Im Zusammenhang mit dem Besitz eines Pyrenoides im Chromatophor hat das umfangreichste Zellorganell, der Chromatophor, vielfach einen strahligen Aufbau, der auch auf die Lagerung der übrigen Zellbestandteile bestimmend einwirkt. Besonders für den von Schmitz abgebildeten Fall von *Helminthocladia* erscheint es verständlich, daß zwischen den Chromatophorenstrahlen nahe am Chromatophorenzentrum sich größere Zytoplasmaansammlungen befinden. Da diese Zytoplasmaansammlungen von einer weit größeren Chromatophorenoberfläche, von der her sicherlich das Aufbaumaterial für die Stärkebildung geliefert wird, umgeben sind, als irgend welche andere, in der Zelle mehr peripher gelegenen Zytoplasmateile, könnte der Beginn einer Stärkebildung in diesen Zytoplasmateilen auch ohne Zuhilfenahme einer Pyrenoidwirkung beim Stärkeaufbau verständlich erscheinen. Die Mitwirkung des Pyrenoides beim Stärkeaufbau solcher Formen ist auf Grund der Verteilungsverhältnisse mehrfach vermutet worden, zuletzt von Geitler (1924b, S. 369) für *Allogonium* und *Porphyridium*, an Formen, die einen prinzipiell gleichen Zellaufbau aufweisen (Abb. 18 a, b), wie *Asterococcus*, oder eine *Zygnema*-Zelle mit einem Chromatophor.

Geitler (1924) beobachtete bei *Allogonium* Verteilungsverhältnisse, welche eine Beziehung des Pyrenoides zur Stärkeabscheidung sehr nahe legen (Abb. 18 a, b). Die Stärkekörner werden vorwiegend in der Nähe des Pyrenoides außen am Chromatophor abgelagert. Hier werden sie auch bedeutend größer als an anderen Stellen der Chromatophorenoberfläche, wo später ebenfalls Stärkekörner abgeschieden werden. Der mit dem Pyrenoid versehene zentrale Teil des Chromatophoren erscheint nicht selten von einer mehr oder weniger geschlossenen Stärkehülle umgeben. Lücken in der Stärkehülle finden sich nur dort, wo die Chromatophorenstrahlen nach der Zellperipherie auslaufen. Der Umstand, daß auch die Auflösung der Stärke in der Weise vor sich geht, daß erst die mehr peripher gelegenen, kleineren Körner gelöst werden und dann erst die in der Pyrenoidnähe gelegenen größeren (Geitler, S. 369). läßt an das Verhalten von Pyrenoid und Stromastärke der Chlorophyceen denken. Mit diesen Feststellungen ist natürlich hier noch weniger als bei den Chlorophyceen

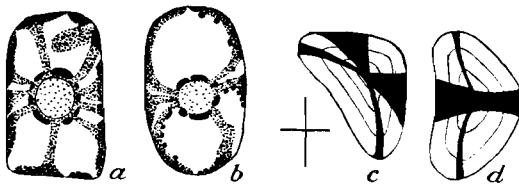


Abb. 18.

a—b) *Allogonium smaragdinum* nach Geitler 1924 b, optischer Schnitt bei 1332facher Vergr. Chromatophorenschicht punktiert, Stärke schwarz. c—d) Der bei den Rhodophyceenstärkekörnern zu erwartende Schichtenverlauf und die zu erwartende Aufhellungsfigur (schematisch).

eine besondere Funktion des Pyrenoides bei der Stärkeablagerung bewiesen, weil hier die Körner sogar außerhalb der Chromatophoren liegen. Es können andersartige Erscheinungen physikalisch-chemischer Natur die erste Stärkeablagerung bedingen.

Hier eine Entscheidung herbeizuführen, ist natürlich ebenso wie bei den chlorophyllführenden Formen zurzeit nur möglich, wenn ebenso wie bei grünen Formen (etwa *Spirogyra*) das Verhalten der Zellen unter den verschiedensten Zuständen in der progressiven wie regressiven Entwicklungsphase festgestellt wird. Aus dem Verhalten der Stärke unter diesen Umständen werden sich wichtige Tatsachen ableiten lassen. In den bisherigen Angaben fehlen meistens nähere Einzelheiten über den allgemeinen Zustand der Zellen, so daß sicherlich ganz verschiedene, miteinander vielleicht nicht vergleichbare Zustände nebeneinander gestellt worden sind und daher die Regellosigkeit der Stärkeablagerung vortäuschen, so daß heute noch nicht der wahre Sachverhalt erkannt werden kann.

Aus den mitgeteilten Einzelheiten geht hervor, daß die Bildung der Stärkekörner nicht in besonderen Differenzierungen des Zytoplasmas in einer Art Leukoplasten, sondern unmittelbar im Zytoplasma vor sich geht. Leukoplastenähnliche Organellen kommen in den voluminöseren Vegetationskörpern der eigentlichen Rhodophyceen zwar vor (Darbishire 1896); aber

auch in solchen Zellen wird die Stärke außen an diesen Plastiden abgelagert.

Wenngleich die als „Pyrenoide“ bezeichneten besonderen Differenzierungen der Bangiaceenplastiden nach allem nichts zur Stärkebildung beizutragen scheinen, dürfte doch eine kurze Charakterisierung unserer heutigen Kenntnisse am Platze sein.

Es sind rundliche, völlig einheitlich, aber nicht immer scharf umschrieben erscheinende, optisch dichtere Partien des Chromatophoren, welche in der Einzahl im Chromatophoren eingebettet sind. Dieses Gebilde stellt einen zentralen Teil des Chromatophoren dar, der meistens auch zentral in der Zelle liegt und von dem die Chromatophorenklappen radial nach außen strahlen (Abb. 18 a, b). Die Vermehrung erfolgt wohl hier nur durch Teilung bei der Teilung des Chromatophoren. Bei *Urospora* und anderen Formen mit langgestreckten Chromatophoren sind auch mehrere rundliche Gebilde vorhanden. Der Vermehrungsmodus oder die Entstehung sind in diesem Fall unbekannt. Bei der Fixierung verhalten sich diese Gebilde anders als die Chlorophyceenpyrenoide. Es erfolgt hier, soweit ich bei eigenen Untersuchungen sehen konnte (auch Geitler 1926), keine deutliche Kontraktion des Gebildes. Vor allem aber kommt es nicht zu einer „Hofbildung“ wie bei den stärkefreien Chlorophyceenpyrenoiden dadurch, daß ein optisch dichter, zentraler Teil des Pyrenoides schrumpft, so daß im denaturierten Zustand eine auch bei der Färbung hyalin bleibende periphere Zone den färbaren eigentlichen Kern umgibt (siehe auch Geitler 1924, S. 366, *Porphyridium*). Außer in diesem wesentlichen Punkt unterscheiden sich diese Gebilde auch durch die Stärke der Färbbarkeit. Sie färben sich vielfach nicht so satt wie die Chlorophyceenpyrenoide. Es liegen also wohl nicht nur Funktions-, sondern auch Organisationsunterschiede vor.

## **B. Das morphologische, physikalische und chemische Verhalten der Rhodophyceenstärke.**

Wir haben es bei diesen Stärkekörnern mit sehr kleinen Gebilden zu tun, an denen die notwendigen Einzelheiten meist nicht deutlich erkannt werden können. Das erklärt manche Lücke in unserem Wissen. Die Körnchen haben nach den Beobachtungen von Hansen (1893), Bruns (1894), K y l i n (1913) höchstens einen Durchmesser von 6  $\mu$ , im Durchschnitt einen solchen von 3—4  $\mu$ .

Die Gestalt kann kugelig, länglich ellipsoidisch, linsenförmig sein. Viel Aufmerksamkeit wurde einer für die Rhodophyceen kennzeichnenden Stärkeornform gewidmet. Es sind dies die stumpf kegelförmigen bis schüsselförmigen Körner, deren schon vorhin Erwähnung getan wurde (Abb. 18 c, d). Mit der flachen oder leicht konkaven Fläche sitzen diese Körner den Chromatophoren an. Man wird nicht fehlgehen, die Entstehung der besonderen Form den Lagerungsverhältnissen bei ihrer Bildung

zuzuschreiben, so ähnlich, wie es bei den Pyrenoidstärkekörnern der Grünalgen der Fall ist.

An strukturellen Eigentümlichkeiten ist wenig zu bemerken. Eine Art Schichtung ist durch 1 bis 3 konzentrische Linien angedeutet. Sonst ist nichts an dem intakten Korn zu bemerken. Wird ein Stärke Korn vorsichtig gedrückt, so bilden sich im Inneren Spalten, die radiär verlaufen (Brun s 1894).

Die Stärkekö rner zeigen eine starke Doppelbrechung, die bereits von v a n T i e g h e m (1865), R o s a n o f f (1867), B r u n s (1894) beobachtet worden ist. Zwischen gekreuzten Nikolen ergibt sich ein dunkles orthogonales Kreuz als Auslöschungsfigur, dessen Arme mit den Schwingungsrichtungen der Nikole zusammenfallen. Diese Auslöschungsfigur wurde offenbar nur an kugeligen und nicht an den besonderen, schüsselförmigen Stärkekörnern erhalten.

Denn aus der erhaltenen Auslöschungsfigur geht hervor, daß auch bei den Rhodophyceenstärkekörnern die Micellen mit einer Achse ihres Indexellipsoides senkrecht zur Schichtung um ein Bildungszentrum angeordnet sind. Infolgedessen ist der in Abb. 18 c, d schematisch dargestellte Schichtenverlauf bzw. Micellorientierung an den schüsselförmigen Körnern zu erwarten. Infolge dieser Micellorientierung ist ein Sichtbarwerden einer Auslöschungsfigur bei Betrachtung des Stärke Kornes in der Richtung seiner Rotationsachse nicht wahrscheinlich, weil die Schichte gleich orientierter Micellen eine zu geringe Mächtigkeit besitzt. Bei Betrachtung des Kornes senkrecht zu dieser Achse ist aber die in der Abb. 18 c, d angegebene Figur zu erwarten. Daß keine der beiden Aufhellungsfiguren bisher gesehen wurde, kann daran liegen, daß bei der Kleinheit der Bilder verzerrte Auslöschungsfiguren übersehen worden sind. Auch hier wäre es erwünscht, die genaue Form der Auslöschungsfigur, wenn möglich, festzustellen, weil sie uns sichere Anhaltspunkte für den Verlauf der Schichtung, die in der Abb. 18 c, d hypothetisch angenommen worden ist, abgeben könnte, und wir auf Grund dieser uns wiederum Vorstellungen über die Wachstumsart der Kö rner bilden könnten. M e y e r (1921, S. 261) weist auf die Möglichkeit hin, daß sich Schlüsse über die Herkunft des Bildungsmateriales aus der ungleichen Mächtigkeit der Schichten auf der Zytoplasma- und Plastidenseite ableiten ließen. Ähnliches wurde schon bei den Grünalgen für die Pyrenoidstärkekö rner von uns angenommen, doch durch die Feststellung der Auslöschungsfigur als unbegründet und aussichtslos hingestellt. In Analogie zu den Verhältnissen bei den Pyrenoidstärkekörnern neige ich auch hier zur Annahme, daß die Schichten allseits mehr oder weniger gleich stark ausgebildet sind und daß sie zur erhofften Beantwortung der gestellten Frage nicht werden beitragen können. Trotzdem scheint es mir wichtig, auf die Notwendigkeit neuerlicher Untersuchung hinzuweisen.

Die Quellungsverhältnisse dürften in den Einzelheiten mit denen der höheren Pflanzen übereinstimmen. 75° C heißes Wasser und Alkali (R o s a n o f f 1865), Formaldehyd, Zinkchlorid

(B r u n s 1894), Chloralhydrat (K o l k w i t z 1880) bringen sie zur Verquellung. B r u n s (1894) und O l t m a n n s (III, 1923) beobachteten dabei gewisse Gestalts- und Strukturveränderungen, die bei der Stärke der Chlorophyceen nicht angetroffen werden. B r u n s fand, daß sich unter dem Einfluß von Quellungsmitteln ein zentraler Kern und eine strukturell davon verschiedene Randzone ausbildet. O l t m a n n s bestätigt diese Beobachtung und ergänzt sie in folgender Weise: „Das trifft zu, aber bei geeigneter Behandlung (24stündiger Einwirkung von Jodjodkalium oder Austrocknenlassen mit diesem Mittel) finde ich einen zentralen, ziemlich dunkel gefärbten Körper, umgeben von einem etwas helleren Hof, dann aber folgt ein außerordentlich regelmäßiger Kranz von runden Körnchen, welche wie Perlen das Ganze umrahmen. Diese „Perlen“ sind bald größer, bald kleiner. An den größeren Scheiben sah ich zwei Reihen. Bei schwacher Quellung bewirken die „Perlen“ eine zierlich Kerbung des Randes. Stärkere Quellung ruft Krümmung, ja Einrollung des Ganzen hervor. Bisweilen (nach energischer Einwirkung von Reagentien) sah es aus, als ob ein plattenförmiger Körper umgerollt zurückbleibe, während das Übrige stark aufquoll.“ (Bd. III, S. 204.)

Ein Verständnis für diese Form- und Strukturveränderung und ihre Bedeutung fehlt uns zurzeit. O l t m a n n s weist im Anschluß an seine wörtlich wiedergegebene Beschreibung des Quellungsvorganges auf die Möglichkeit hin, daß in diesem zentralen Teil ein pyrenoidähnliches Gebilde erblickt werden kann. Es scheint uns aber, daß sich einer solchen Vorstellung die gleichen Schwierigkeiten entgegenstellen, welchen die Annahme von Pyrenoiden mit einheitlicher Stärkehülle begegnet ist.

Die zweite Tatsache, welche schon frühzeitig diese Stärkeart von der der grünen Pflanzen soweit abrücken ließ, daß sie mit einem eigenen Namen belegt wurde, ist das andersartige Verhalten gegen Jod. Die Farbreaktion, welche nach Jodzusatz eintritt, unterscheidet sich in den meisten Fällen von der der höheren Pflanzen. Man erhält Farbtöne, welche von Weinrot nach Blauviolett (*Desseleria sanguinea*) einerseits, andererseits nach Rotbraun (*Rhytiphloea pinastroides*), also je nach der herangezogenen Alge, schwanken.

Bei *Furcellaria fastigiata* fand K o l k w i t z (1900) nach Zusatz von Jodkristallen zum Meerwasser eine weinrote Farbe. Gleichzeitig mit anwesende Kartoffelstärkekörner wurden tief blau. Während die Farbe der Kartoffelstärke mehrere Stunden erhalten geblieben ist, verschwand die Farbe der *Furcellaria*-Stärke nach wenigen Minuten. Wird jedoch vor der Jodreaktion die Rhodophyceanstärke mit einem Quellungsmittel (warmem Wasser, Kalilauge oder Chloralhydrat) behandelt, so verschiebt sich der Farbton nach Blau oder Violettrot. K o l k w i t z unterscheidet zwei Typen der Farbennüancen gequollener Rhodophyceanstärke, den *Laurentia*-Typus von Violettrot und den *Furcellaria*-Typus von Violett. B e l z u n g, H e n k e l und O l t m a n n s fanden Stärkekörner, deren Farbe sich der Färbung der Phanerogamenstärke stark näherte.



Die Ansicht B e l z u n g s, wonach sich die Stärkekörner nach dem Alter etwas verschieden verhalten können, daß sich besonders die jungen Stärkekörner leicht bläuen, ist zu wenig begründet. Wir wissen nicht, ob die Größe eines Stärkekornes mit dem Alter zunimmt. Es könnten ganz andere Zusammenhänge die Bläuung der kleineren Stärkekörner, die als die jungen angesprochen worden sind, verursachen.

Chemisch ist die Rhodophyceenstärke ein Hexosenpolymerisationsprodukt, das nach den Untersuchungen K y l i n s (1915) Glukose als Totalhydrolyseprodukt liefert. Das hat vor ihm bereits G r e e n i s h (nach O l t m a n n 1923) zu erweisen versucht und auch tatsächlich wahrscheinlich gemacht. Er kochte *Sphaerococcus lichenoides* aus, um dadurch die Stärke in „Lösung“ zu bringen. Den Erfolg kontrollierte er mittels der Jodreaktion. Der mit Säuren hydrolysierte Dekokt reduzierte Fehlingsche Lösung. Wie weit die ebenfalls hydrolysierten Membranstoffe am Zustandekommen der Reduktion mitgespielt haben, ist nicht berücksichtigt worden. Erst K y l i n hat den exakten Nachweis geliefert. Er gewann zunächst auf mechanischem Wege die Stärke, die er dann chemisch und enzymatisch verzuckerte. Die Charakterisierung der Glukose als Hydrolysenendprodukt geschah durch Darstellung des Osazones.

Mit diesen Einzelheiten erschöpft sich unsere Kenntnis dieses Kohlehydrates. Alle Vermutungen, besonders diejenigen, daß es sich bei der Rhodophyceenstärke um ein mit der „roten Phanerogamenstärke“ gleiches (B r u n s 1894) oder verschiedenes (S c h i m p e r 1887) Produkt handelt, gründet sich einzig auf der Jodfarbe. Diese ist nun aber eine rein physikochemische Erscheinung. Mit Recht sagt daher M e y e r (1920, S. 260) über die Jodreaktion der Rhodophyceenstärke: „... zwar scheint es nach den Jodreaktionen, als besäßen sie“ (nämlich die Stärkekörner) „eine ähnliche Zusammensetzung wie die sich mit Jod rot färbenden Stärkekörner der Angiospermen. An sich beweisen die Jodfärbungen für die chemische Natur der Kohlehydrate freilich nichts, denn sie sind nur von dem Grade der Dispersion des Jodes abhängig, in welchem dieses in einer Substanz gelöst oder an ihr absorbiert ist.“ Aussagen über die Verwandtschaft der Rhodophyceenstärke zur Phanerogamenstärke sind, solange kein weiteres chemisches Tatsachenmaterial vorliegt, problematisch und daher nutzlos. Stoffe mit dem Grundmolekül Glukose sind zu viele bekannt und denkbar, als daß sie auf Grund der physikalischen Eigenschaften allein unterschieden werden könnten.

#### 4. Eugleninen.

Es scheint uns notwendig, innerhalb des hier gezogenen Rahmens auch jenes kristallinischen Kohlehydrates zu gedenken, das frühzeitig (G o t t l i e b 1850) wegen seines besonderen Verhaltens durch den eigenen Namen „Paramylon“ von der Stärke unterschieden wurde.

Dieses Kohlehydrat ist bekanntlich auf eine ziemlich gut umschriebene Organismengruppe, die Gruppe der Eugleninen, in seinem Vorkommen beschränkt. Wir finden zwar mehrfach in der Literatur Anmerkungen, daß auch bei anderen Organismen, welche keine Beziehungen zu der genannten Gruppe zeigen, Kohlehydrate vorkommen, die dem Paramylon gleichen. Es braucht nicht mehr näher begründet zu werden, daß auf Grund des Ausbleibens der Jodreaktion, welche meistens dabei als Kriterium gedient hat, allein einer Gleichstellung oder einer verwandtschaftlichen Beziehung solcher Stoffe zum Paramylon nur wenig Berechtigung zukommen kann.

### A. Über die Paramylonablagerung in der Zelle.

Für das Paramylon ist bezeichnend, daß es immer außerhalb der Chloroplasten abgeschieden wird (S c h m i t z 1881, K l e b s 1883, D a n g e a r d 1901, B ü t s c h l i 1906, hier die ältere Literatur, M a i n x 1927, hier die neuere Literatur, G ü n t h e r 1927). Einige ältere, anderslautende Angaben haben sich als irrig erwiesen. Die Körner sind unmittelbar im Zytoplasma eingebettet. Dabei zeigen sie aber vielfach eine räumliche, in manchen Fällen überdies eine gestaltliche Beziehung zu den Chromatophoren oder besonderen zytoplasmatischen Differenzierungen („Pyrenoiden“). Die Verteilungsart des Paramylons im Zytoplasma zeigt eine auffallende Mannigfaltigkeit. Bei einer Anzahl von Vertretern der Gattung *Euglena*, *Phacus* u. a. wird das Paramylon ohne jede räumliche Beziehung zu einer erkennbaren Zellstruktur angelegt, und trotzdem ist an bestimmten Körnern zufolge ihrer Zahl, Größe und Lagerung eine gewisse Regelmäßigkeit zu erkennen. Das Wesen dieser Erscheinung ist aber unverständlich (Abb. 20). In anderen Fällen bemerkt man, daß die Körner zuerst um einzelne morphologisch nicht bestimmt geformte Zytoplasmapierten entstehen. Solche besonders differenzierte Zytoplasmapierten können in der Einzahl oder Zweizahl vorliegen. Man suchte bisweilen diese Zytoplasmapierten mit Pyrenoiden zu identifizieren. Gegen derartige Versuche ist einzuwenden, daß es zytoplasmatische Gebilde sind, die sich durch ihre Aufbausubstanz von den Pyrenoiden der Chlorophyceen unterscheiden dürften. Weiters unterscheiden sie sich gestaltlich infolge ihrer undeutlichen Abgrenzung und schließlich durch die Funktion.

In einer weiteren Anzahl von Fällen entsteht das Paramylon an der Oberfläche von Chromatophoren, die an den betreffenden Stellen im Inneren eine besondere Differenzierung aufweisen, wodurch die betreffende Chromatophorenpartie aufgetrieben erscheint (*Euglena velata*, *E. granulata* u. a.). Die Differenzierung, die ebenfalls als Pyrenoid angesprochen wird, besteht aus zwei halbkugeligen Gebilden, die mit ihrer flachen Seite aneinanderstoßen. G ü n t h e r (1927) konnte Zweiteiligkeit mit Sicherheit nicht wiederfinden. An den durch die eingelagerten Pyrenoide vorgewölbten Chromatophorenstellen wird das Paramylon ab-

geschieden. Es erhält demgemäß das Paramylonkorn eine kalottenförmige Gestalt. Die Erscheinung erinnert an die zweiteiligen Pyrenoide stärkeführender Algen. Bisweilen sind die beiden Kalotten gleich, manchmal aber ungleich dick. Bei *Euglena Pyrum* wird nach Klebs (1883) das Paramylon nur auf der nach außen gekehrten Chromatophorensseite, also nur in einer Kalotte abgeschieden. Bei einer von Mainx (1927b) erst unlängst neu beschriebenen Form (*Euglena mucifera*) bilden sich sogar die Paramylonkörner in Form zweier Kalotten um besondere Fortsätze der Chromatophoren, die hier die Rolle der Pyrenoide spielen.

Die pyrenoidartigen Differenzierungen in den Chromatophoren mancher Euglenen (*E. anaboena*, *E. gracilis*), welche an die zweiteiligen Pyrenoide der Chlorophyceen (*Tetraspora*, *Stylosphaeridium*) durch ihre bestimmte umschriebene Gestalt und durch die Färbbarkeit erinnern, unterscheiden sich durch ihr Verhalten bei der Denaturierung. Soweit die vorliegenden Angaben unterrichten, kommt es bei den Euglenen bei der Denaturierung nicht zur Bildung eines stark lichtbrechenden zentralen Teiles und einer peripheren Oberflächenschichte (Schmitz 1881, Hamburger 1911, Lemmermann 1900, Mainx 1927b), die sich durch das Verhalten gegen Farbstoffe und Verhalten beim Eiweißnachweis von dem zentralen Teil unterscheidet. Diesem Unterschied scheint eine besondere Bedeutung zuzukommen. Auch bei den völlig farblosen Formen (Astasien) tritt Paramylon auf.

### **B. Das morphologische, physikalische und chemische Verhalten des Paramylon.**

Ebenso wie die Verteilung des Paramylons in der Zelle ist auch die Gestalt des einzelnen Paramylonkornes ganz auffallend mannigfaltig. Von kugeligem und mehr oder weniger langgestreckt-ellipsoidischen bis zu zylindrischen und linsenförmigen lassen sich alle Übergänge auffinden. Die einzelnen Körner können auffallend groß werden. Bei manchen Formen erreichen sie unter Umständen eine Größenordnung, die wir nur von den Stärkekörnern höherer Pflanzen her kennen (Abb. 19b). Eine sehr auffallende Eigentümlichkeit der Gestalt des Paramylons ist der Umstand, daß es auch in Gestalt von Ringen in der Zelle abgeschieden wird. Bei manchen Arten sind nach den Zeichnungen verschiedener Autoren auch die großen Paramylonkörner noch ringförmig gestaltet. Die Ringöffnung kann außerordentlich weit sein. Da auch bei Paramylonkörnern nur ein Wachstum durch Apposition neuer Schichten von außen her denkbar ist, so muß bei der gegebenen Gestalt ausgewachsener Körner angenommen werden, daß im Zytoplasma eine Struktur in Ringform vorhanden sein muß, die zur Anlage solcher Körner führt. Denn eine Erweiterung der Paramylonringe ist bei der kristallinen Beschaffenheit wohl nicht in Betracht zu ziehen. Die Anlage und das Wachstum dieser Gebilde ist eine sehr auffallende und heute noch kaum verständliche Erscheinung. Zur Klärung dieser Ver-

hältnisse kann die Beobachtung der morphologischen Veränderungen der Körner beim Wachstum und ihr Verhalten im polarisierten Licht beitragen. Beides ist wohl kaum eingehend genug untersucht worden.

Daß solche Gestalten nicht durch einen bestimmt gerichteten Abbau der ursprünglich großen linsenförmigen Körner entstehen kann, zeigt die Feststellung, daß bei manchen Arten nur die noch kleinen Paramylonkörner Ringgestalt aufweisen, daß sich aber, sobald sie größer werden, die Ringöffnung verkleinert, bis sie nur mehr als Kanal feststellbar ist. Die noch größeren Körner sind schließlich ausgefüllt. Sie sind linsenförmig. Ich selbst habe *Phacus pleuronectes* daraufhin untersucht und die beobachteten Gestalten in der Abb. 20 festgehalten. Im Zustand, wie er in der Abb. 20 a (progressive Entwicklungsphase) dargestellt ist, finden sich zahlreiche kleine, ringförmige Körner vor. In der regressiven Entwicklungsphase sind diese Körner beträchtlich größer und lassen nur in einigen Fällen die Ringgestalt erkennen. Sie verhalten sich also, was die Abhängigkeit ihrer Entstehung und ihres Wachstums anbelangt, wie die Stromastärkekörner der Chlorophyceen. Die beiden großen Paramylonkörner könnte man mit den Pyrenoidstärkekörnern in Parallele setzen.

Selbst wenn die mit der Stromastärke in Parallele gesetzten Paramylonkörner so beträchtliche Größe erreichen, daß die Zellen mit Reservestoff vollgepfropft erscheinen, ist an ihnen im polarisierten Licht keine Aufhellung feststellbar. Das kann seine Ursache in der unzureichenden Größe oder in einer besonderen Micellorientierung haben. Ich neige zur letzteren Annahme zu. Ihr struktureller Aufbau bleibt unbekannt. Die in der Einzahl oder Zweizahl vorkommenden großen Körner, die in der Zelle immer angetroffen werden, erweisen sich sowohl bei gewöhnlich

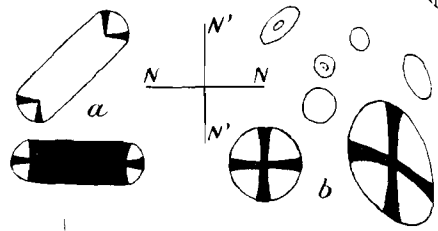


Abb. 19. Aufhellung von Paramylonkörnern im polarisierten Licht. NN, N'N' Polarisationsebenen. a) *Euglena intermedia*. b) *Phacus pleuronectes*. Umrißzeichnungen mit Zeichenapparat; 666fache Vergr.

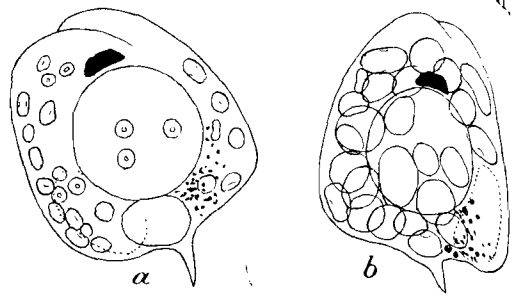


Abb. 20. *Phacus pleuronectes*. a) Zellzustand in der progressiven, b) in der regressiven Entwicklungsphase der Kultur. Mit dem Zeichenapparat; 666fache Vergr.

Beobachtung als auch bei einer solchen im polarisiertem Licht als voll linsenförmig. Ringförmige, wie es in den Bestimmungsbüchern angegeben wird, konnten an dem mir zur Verfügung stehenden Phacusmaterial nicht gefunden werden. Diese Paramylonkörner zeigen zwischen gekreuzten Nikolen eine in der Abb. 19 b wiedergegebene regelmäßige Aufhellungsfigur, wie wir sie auch bei der Untersuchung von Secalestärkekörnern erhalten. Auch die Lage der Indexellipse der Einzelmicelle ist dieselbe wie im Roggenstärkekorn. Die längere Achse liegt radiär oder allgemeiner ausgedrückt, senkrecht zur Schichtung angeordnet. Die Beschaffenheit der Aufhellungsfigur bei Betrachtung des Kornes von der Schmalseite her, welche zur Beurteilung der Struktur weit wichtiger ist, konnte nicht mit Sicherheit ermittelt werden. Ganz entsprechend verhält sich die Micellorientierung in den zylindrischen Paramylonkörnern von *Euglena gracilis* (Abb. 19 a).

Sonstiges physikalisches Verhalten. In kaltem, aber auch in siedendem Wasser ist das Paramylon unlöslich. Es liegt also ein wesentlicher Unterschied gegenüber dem Verhalten der Stärke, welche bereits vor Erreichen der Siedetemperatur im Wasser verquillt, vor. Bütschli (1906) fand, daß sogar bei Erhitzung in zugeschmolzenem Glasrohr eine Stunde hindurch auf 150—160° die Körner ihr Aussehen nicht verändern. Sie geben aber unter diesen Umständen etwas von ihrer Substanz ab. Die Widerstandsfähigkeit der Substanz gegen Verquellung zeigt sich auch bei Anwendung von Säuren. Bütschli, dem wir die eingehendste Untersuchung des Paramylons verdanken, beobachtete, daß 37 %ige Salzsäure sie nicht zur Quellung bringt. Angetrocknete Körner werden erst von einer 55 %igen Lösung, nicht aber von einer 50 %igen „gelöst“. Auch Lauge (von 6 % an) und Zinkchlorid wirken erst in höheren Konzentrationen, als sie bei der Stärke angewendet werden müssen. Stärker verquellend auf Paramylon als auf Stärke wirkt dagegen Formaldehyd. In 40 %iger Lösung verquillt das Paramylon zu einer klaren, schleimigen Flüssigkeit.

Jod färbt bekanntlich das Paramylon nicht. Es bleibt nicht nur eine Blau- oder Rotfärbung aus, sondern auch eine Braunfärbung. Die Erscheinung stellt einen weiteren wesentlichen Unterschied der Stärke gegenüber dar. Bütschli fand, daß auch bei den verschiedenen Veränderungen des Paramylons nie eine Färbung auftritt, woran das Verhalten der Zellulose denken lassen könnte. Worin der Grund für das andersartige Verhalten liegt, kann auf Grund der lückenhaften Kenntnisse der physikochemischen Verhältnisse noch nicht vermutet werden.

Bei diesem Stande der Kenntnisse der physikalischen Eigenschaften wird es nicht überraschen, daß auch unsere chemischen Kenntnisse sehr dürftig sind. Bütschli hat nach dem Totalabbau des Paramylons mittels 70 %iger Schwefelsäure durch Darstellung des Osazones die Glukose als Grundzucker nachgewiesen,

nachdem von anderen Forschern dieser Zucker als Totalabbau-  
produkt wahrscheinlich gemacht worden war. Nach den ent-  
sprechenden Erörterungen über die Stärke wird es klar sein, daß  
diese Feststellung trotz ihrer Wichtigkeit uns nicht genügend  
über die Beziehung des Paramylons zur Stärke unterrichten kann.

### 5. Cryptomonaden und Peridineen.

Bei diesen beiden Organismengruppen reichen unsere Kennt-  
nisse über die Morphologie des Reservestoffes, welchen man als  
„Cryptomonaden-“ bzw. „Peridineenstärke“ zu bezeichnen pflegt,  
kaum hinaus. Selbst die Verbreitung des Reservestoffes und die  
Gestalt, in welcher er in der Zelle abgelagert wird, sind unvoll-  
kommen bekannt, so daß eine sichere Charakterisierung selbst  
in morphologischer  
Richtung nicht ge-  
geben werden kann.  
Der Grund, daß wir  
die hier herrschenden  
Verhältnisse noch  
nicht klar über-  
blicken, liegt offen-  
bar in der Kleinheit  
der Objekte und in der  
noch nicht genügen-  
den Durcharbeitung  
der beiden Gruppen.

Cryptomonaden.  
Das als Reservestoff  
auftretende Kohle-  
hydrat wird in der  
ersten Gruppe all-  
gemein im Gegensatz  
zur Chlorophyceen-

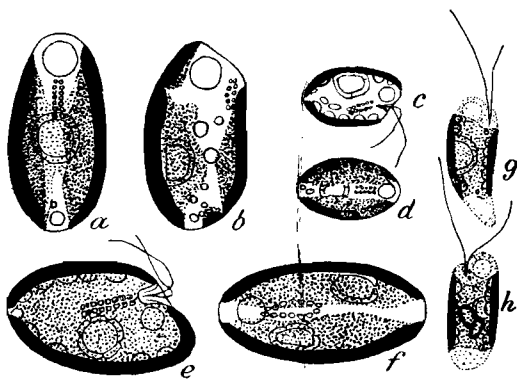


Abb. 21.

a—b) *Rhodomonas rubra*. c—d) *Cryptomonas coerulea*.  
e—f) *Cryptomonas pyrenoidifera*. Alle nach Geitler  
1924 b. g—h) *Chroomonas caudata*. Nach Geitler  
1924 d; 1332fache Vergr.

stärke im Zytoplasma abgelagert (Geitler 1926). Bei vielen  
Formen entstehen die Körnchen ohne erkennbare Beziehungen  
zu irgendwelchen Strukturen des Zytoplasmas (verschiedene  
*Cryptomonas*-Arten, *Protochrysis*, *Nephroselmis*). Nach den Dar-  
stellungen scheinen die Körnchen oft dicht an den Chromato-  
phoren zu liegen, wobei sie durch ihre Gestalt eine ähnliche  
Entstehung an der Oberfläche der Chromatophoren vermuten  
lassen, wie es bei den Rhodophyceen der Fall ist (Abb. 21 e).  
Bei anderen Vertretern kommen neben den frei im Zytoplasma  
liegenden Körnchen auch solche vor, die in größerer Zahl um be-  
sondere zytoplasmatische Differenzierungen zu Kugelschalen zu-  
sammengeordnet sind, so ähnlich wie die Stärkekörner an den  
Pyrenoiden der Chlorophyceen (Dangeard 1911, Geitler  
1926), Abb. 21 a—h. Die Kugelschalen können bei manchen  
Formen aus zwei Körnern bestehen (*Rhodomonas lacustris* nach  
P a s c h e r 1913) oder aus vier (*Chroomonas caudata*, Geitler

1924b) und mehreren Körnchen (*Cryptomonas coerulea*, *Cryptomonas pyrenoidifera*, Geitler 1922) bestehen. Inwieweit es sich bei den ersten beiden Fällen um regelmäßige Erscheinungen handelt, ist, wie die Forscher selbst betonen, nicht bekannt. Dazu müssen weitere, verschiedene Zellzustände untersucht werden.

Von Oltmanns (1923) wird anhangsweise zu den Cryptomonaden auch der von Scherffel beobachtete *Monomastix* gestellt, ohne damit aber seine systematische Zugehörigkeit zu den Cryptomonaden behaupten zu wollen. Dieser Organismus führt Chromatophoren mit Pyrenoiden. Sowohl an diesen wie auch im Stroma der Chromatophoren wird ein kristallinisches Kohlehydrat wie bei den Chlorophyceen abgeschieden.

Durch die Form und durch die Art der Abscheidung des kristallinischen Kohlehydrates erinnern diese zytoplasmatischen Gebilde an die in den Chromatophoren der Chlorophyceen eingeschlossenen Pyrenoide. Man benannte sie ebenfalls Pyrenoide. Nach Beobachtungen Geitlers (1926) liegen die Pyrenoide von *Rhodomonas rubra* und *Chroomonas caudata* nicht ganz frei im Zytoplasma. Sie sind vielmehr von der einen Seite eng an den Chromatophoren angeschmiegt und bilden an dieser Stelle keine Stärkeschale aus.

Hinsichtlich der Lagerung des Pyrenoides hält Zimmermann (1924) bei *Rhodomonas baltica* im Gegensatz zu den übrigen Forschern eine Einbettung des Pyrenoides in der Chromatophorenschubstanz für wahrscheinlich. Einzelne Stärkekörner kommen aber nach seiner Beobachtung auch im Zytoplasma vor. Den daraus sich ergebenden Umstand, daß sich demnach das kristallinische Kohlehydrat sowohl im Chromatophoren wie auch im Zytoplasma gleichzeitig abscheiden kann, findet er „nicht so auffällig“, weil sich ähnliche Verhältnisse auch bei den Rhodophyceen finden sollen. Auf welche Beobachtungen er sich dabei stützt, ist im einzelnen nicht angeführt. Soweit aber mir aus der Literatur und eigenen Beobachtungen bekannt geworden ist, konnte ein solches Vorkommen bei Rhodophyceen nicht angetroffen werden.

Die Körnchen des an den Pyrenoiden abgeschiedenen Kohlehydrates gleichen gestaltlich den Pyrenoidstärkekörnern der grüngefärbten Algen, die frei im Zytoplasma liegenden Körnchen gestaltlich den Stromastärkekörnern. Die Körnchen erster Art haben die Gestalt von Kugelschalenausschnitten, die frei liegenden Körnchen sind kugelig bis langgestreckt ellipsoidisch oder einseits abgeflacht (Abb. 21 e).

Der strukturelle Aufbau ist nicht untersucht, bei der Kleinheit der Körner kaum feststellbar. Außer einigen älteren Angaben, daß die Körner doppelbrechend sind, ist nichts Näheres bekannt geworden. Man wird aber annehmen können, daß wir hier die gleichen strukturellen Eigentümlichkeiten haben, wie sie für die Chlorophyceenstärkekörner beschrieben worden sind.

Von den sonstigen Eigenschaften wissen wir nur, daß die Gebilde quellbar sind und daß sie bei Jodzusatze eine rotviolette Färbung annehmen.

Über die Rolle dieses Stoffes als Reservestoff sind wir nur durch Gelegenheitsbeobachtungen (z. B. B r a n d t 1885) unterrichtet. Aus diesen Hinweisen ist zu ersehen, welche Bedeutung neuerlichen Untersuchungen an Hand eines künstlich kultivierten Materiales zukäme.

Peridineen. Bei dieser Organismengruppe liegen die Verhältnisse eher noch schlechter. Es ist vor allem die komplizierte Membran, die einen Einblick in das Zellinnere erschwert. Die Mannigfaltigkeit der Membran, die vielfach ein für die systematische Einordnung gut brauchbares Merkmal abgibt, hat zum Teil auch die Aufmerksamkeit vom Zellinhalt abgelenkt. Daher sind wir über die Verbreitung und Morphologie kristallinischer Kohlehydrate schlecht unterrichtet (G e i t l e r 1926). K l e b s (1885) vermutet, daß die marinen Formen Öl, die Süßwasserformen Stärke speichern. Literaturverzeichnis bei S c h ü t t (1896), O l t m a n n s (1923). Es können hier nur einzelne Fälle beschrieben werden, wobei ungewiß bleibt, ob sie eine häufige Erscheinung oder einen Sonderfall darstellen. *Heterocapsa triquetra* besitzt nach S c h ü t t (1892), Abb. 22 d, in der Zelle neben den zahlreichen scheibchenförmigen Chromatophoren ein frei im Zytoplasma liegendes großes pyrenoidartiges Gebilde, das von einer Kohlehydrathülle umschlossen ist. Über die Bezeichnung dieser Gebilde gilt das gleiche, was von den Cryptomonadenpyrenoiden gesagt worden ist. Ebenso von der Gestalt der Kohlehydratkörnchen. Bei einer Anzahl von Fällen fehlen solche zytoplasmatische Differenzierungen. In solchen Organismen dürfte das als Reservestoff dienende Kohlehydrat ebenso wie bei den Cryptomonaden frei im Zytoplasma abgelagert werden. Außer diesen Fällen sind noch weitere, abweichende Fälle beobachtet worden. Bei *Desmomastix* liegt in der Zelle ein muldenförmiger Chromatophor mit exzentrisch gelagertem Pyrenoid. An diesem wird das Kohlehydrat abgelagert (nach P a s c h e r aus O l t m a n n s 1923). Hier soll also das Kohlehydrat innerhalb des Chromatophoren abgelagert werden. Durch das besondere Verhalten muß dieser Organismus recht auffallen. Bei *Peridinium*-Arten (z. B. *P. umbonatum* var. *inaequale*) zeigen nach G e i t l e r (1926) die Chromatophoren deutlich Beziehungen in ihrer Gestalt zu den Pyrenoiden (Abb. 22 a—c; nach O l t m a n n s 1923 auch

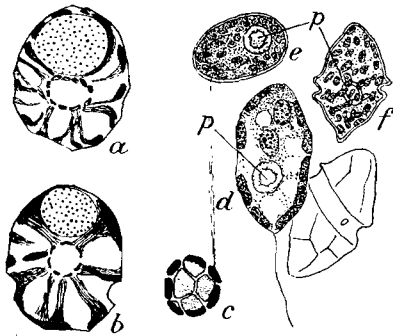


Abb. 22.

a) *Peridinium* sp. (im optischen Schnitt) zeigt zentral in der Zelle gelegen Pyrenoid mit Stärkehülle, b) *Peridinium umbonatum* var. *inaequale* im optischen Schnitt. Zentral gelagert das Pyrenoid mit Stärkehülle. c) Stärkeschale eines Pyrenoides. Nach G e i t l e r 1926. d—f) *Heterocapsa triquetra* nach S c h ü t t aus O l t m a n n s 1923. p) stärkeumhülltes Pyrenoid.

gesehen worden ist. Ebenso von der Gestalt der Kohlehydratkörnchen. Bei einer Anzahl von Fällen fehlen solche zytoplasmatische Differenzierungen. In solchen Organismen dürfte das als Reservestoff dienende Kohlehydrat ebenso wie bei den Cryptomonaden frei im Zytoplasma abgelagert werden. Außer diesen Fällen sind noch weitere, abweichende Fälle beobachtet worden. Bei *Desmomastix* liegt in der Zelle ein muldenförmiger Chromatophor mit exzentrisch gelagertem Pyrenoid. An diesem wird das Kohlehydrat abgelagert (nach P a s c h e r aus O l t m a n n s 1923). Hier soll also das Kohlehydrat innerhalb des Chromatophoren abgelagert werden. Durch das besondere Verhalten muß dieser Organismus recht auffallen. Bei *Peridinium*-Arten (z. B. *P. umbonatum* var. *inaequale*) zeigen nach G e i t l e r (1926) die Chromatophoren deutlich Beziehungen in ihrer Gestalt zu den Pyrenoiden (Abb. 22 a—c; nach O l t m a n n s 1923 auch



*Podolampas*). Ob die beiden Organellen in Bérührung treten, konnte von Geitler nicht entschieden werden. Auch hier müssen diese Verhältnisse neuerlich vergleichend untersucht werden, ehe ein richtiger Überblick erreicht sein wird. Daß das Kohlehydrat auch hier als „Stärke“ angesprochen wird, geht auf sein Verhalten gegen Jod zurück. Es nimmt nämlich eine rotviolette Färbung an. Seine physikalischen und chemischen Eigenschaften sind unbekannt.

## Zweiter Teil.

### Der Auf- und Abbau des Stärkekornes.

#### IV. Über die Abgrenzung des Stärkeauf- und -abbaues.

Ehe wir auf die Einzelheiten des Chemismus und der Physiologie des Stärkeauf- und Stärkeabbaues eingehen, scheint es uns zweckmäßig zu sein, einiges über die Abgrenzung der beiden Prozesse vorzuschicken. Daß die Stärkebildung einen eigenen, von der Assimilation trennbaren Prozeß darstellt, ist eine bereits allgemein verbreitete Erkenntnis. Nachstehende Gründe zwingen zu dieser Betrachtungsweise (Czapek 1913, S. 481, Benckejost 1924, I., S. 188 u. a.).

Es ist eine größere Zahl höherer Pflanzen und Algen (*Vaucheria*, *Caulerpa*, *Udotea* u. a.) bekannt geworden, die zwar CO<sub>2</sub> assimilieren, aber normalerweise keine Stärke in ihren Chloroplasten abscheiden. Bei einem Teil dieser Pflanzen kann jedoch durch bestimmte Umstände Stärkebildung in den Chloroplasten erzwungen werden (*Galanthus*, *Hyacinthus*, *Ornithogalum*, *Iris*, Boehm 1883, Saposchnikoff 1889). Bei einem anderen Teil lassen sich aber mit keinem der angewendeten Mitteln assimilationsfähige Zellen dazu zwingen (*Allium Cepa* Rendle 1888). Diese Feststellungen zeigen, daß die Stärkebildung, die scheinbar oft mit der CO<sub>2</sub>-Assimilation untrennbar verbunden ist (Kraus 1869, Tollenaar 1925), doch einen besonderen Prozeß darstellt.

Das eben erörterte Argument wird durch ein zweites unterstützt, nämlich durch die Tatsache, daß auch in vorübergehend oder gänzlich assimilationsunfähigen Plastiden Stärke normalerweise gebildet wird. Ihre Bildung erfolgt auf Kosten von natürlich oder künstlich zugeführten Stoffen.

Mit dieser Erkenntnis ist gleichzeitig die Frage gegeben, wie die Stärkebildung und der Stärkeabbau gegen die übrigen Prozesse, die vorausgehen bzw. die ihnen folgen, abzugrenzen sind. Da eine Stärkebildung aus Stoffen verschiedenster Herkunft möglich ist, so könnte man als den Beginn des Stärkeaufbaues die Bildung jenes Zwischenproduktes ansehen, das als erstes in der Reaktionskette allen Stärkebildungsprozessen, mag das Ausgangsmaterial

aus wie immer gearteten Stoffen geliefert sein, gemeinsam ist. Ganz entsprechend wäre auch der Stärkeabbau mit jener Umsetzung als abgeschlossen zu betrachten, die als letzte allen Stärkeabbauprozessen gemeinsam ist.

Aus diesem Grunde scheint es uns auch zweckmäßig, alle bisherigen Beobachtungen über das Vorkommen und über die Auswertung von Stoffen von höherem Energiegehalt als  $\text{CO}_2$  (Reinke 1880) in der Pflanzenzelle in den Rahmen unserer Betrachtungen einzubeziehen.

Selbst jener Stärkebildungsprozeß, der im Gefolge der  $\text{CO}_2$ -Assimilation, des beststudierten Lebensprozesses der grünen Zelle, auftritt, gab bisher keinen Anhaltspunkt. Schroeder (1917) hat bei der Behandlung des Assimilationsprozesses diesen, wie er selbst hervorhebt (S. 37) willkürlich mit der Bildung von Hexosen als beendet betrachtet. Zweckmäßigkeitsgründe waren es, die ihn diese Grenze ziehen ließen. Bei der ungeklärten Sachlage scheint es für unseren Zweck begründeter zu sein, den Stärkebildungsprozeß nicht mit den Hexosen in Anschluß an die von Schroeder gegebene Abgrenzung beginnen zu lassen, sondern schon dort, wo jene Substanzen und jene Prozesse gegeben sein dürften, welche im Sinne der bisherigen Vorstellungen vor der Bildung der Hexosen zu erwarten sind.

Das Studium der beiden intravital verlaufenden Prozesse, des Stärkeauf- und -abbaues, ist bei Außerachtlassung der Schwierigkeiten, die im folgenden noch zu erwähnen sein werden, durch folgende Umstände nicht unbeträchtlich erschwert. Wird als Maßstab für die Intensität des einen oder anderen Prozesses die in einem bestimmten Augenblick vorhandene Stärkemenge herangezogen, so ist zu bedenken, daß sie aus Auf- und Abbau resultieren kann, die besonders bei vielzelligen Untersuchungsobjekten gleichzeitig stattfinden können.

Aber auch dann, wenn diese Verhältnisse nicht in Betracht kämen, ist noch folgendes zu berücksichtigen. Beide Prozesse können einander unmittelbar folgen. Ist zum Studium des einen Prozesses seine Unterbrechung notwendig, so kann, falls es nicht in geeigneter Weise verhindert werden kann, der entgegengesetzt verlaufende Prozeß unmittelbar nach Aufhören des ersten einsetzen und die Beobachtungsergebnisse in nicht unbeträchtlicher Weise beeinflussen. Wo das Einsetzen des entgegengesetzt verlaufenden Prozesses nicht verhindert werden kann oder nicht verhindert wurde, werden die Ergebnisse mit Unsicherheiten behaftet sein.

## V. Der Stärkeaufbau.

### 1. Zum Chemismus.

#### a) Über die Erforschungsmöglichkeiten.

Die bisherige historische Entwicklung der Erforschung der Stärkeaufbauprozesse ist, wie schon Schroeder (1917) in seiner erschöpfenden Studie über den Assimilationsprozeß klar

umschrieben hat, dadurch gänzlich bestimmt gewesen, daß von gewissen, aus den Erfahrungen der Chemiker abgeleiteten hypothetischen Vorstellungen ausgegangen worden ist (S. 35). Drei dieser Vorstellungen waren es vornehmlich, welche die Aufmerksamkeit auf einzelne Substanzen bzw. Substanzgruppen gelenkt haben: Auf Grund der *Baeyer*schen Hypothese (1870) war es der Formaldehyd, welcher eifrig gesucht worden ist. Auch die Ameisensäure, die seit den Erwägungen *Erlenmeyers* (1877) eine Zeitlang eine wichtige Rolle in den Vorstellungen gespielt hat, wurde nachzuweisen gesucht. Die hervorragendste Rolle spielten seit *Boussingault*, *Reinke* (1880) (nach *Schroeder* 1917, S. 38) und *Schimper* (1885) aber der Zucker.

Die Forschungen über den Chemismus des Stärkeaufbaues sind überdies durch einen weiteren Umstand vorgezeichnet gewesen. Es gab drei prinzipiell verschiedene Wege der Erforschung:

1. Der erste Weg besteht darin, daß durch chemisch-analytische Untersuchungen des Zellinhaltes das Vorkommen vermutter Stoffe im Stärkeaufbauprozess nachzuweisen gesucht wird.
2. Eine andere Möglichkeit besteht darin, daß die auf Grund von Vermutungen als Zwischenglieder zu erwartenden Stoffe dem Organismus von außenher dargeboten werden und nachgesehen wird, ob nach Aufnahme des Stoffes Stärkebildung stattfindet.
3. In neuester Zeit ist die Möglichkeit eines weiteren Untersuchungsprinzips gezeigt worden: Ein Abfangen eines an sich normalerweise in der Zelle sich nicht anhäufenden Stoffes durch Bindung an geeignete Reagentien.

Fast alle unsere derzeitigen Kenntnisse gründen sich auf Untersuchungen, die nach dem ersten und zweiten Prinzip vorgenommen worden sind.

## **b) Die analytisch-chemischen Untersuchungen und deren Ergebnisse.**

### Allgemeine Bemerkungen.

Da in der Zelle verschiedene Stoffe vorkommen, die jeder aus verschiedenen Umsetzungen herrühren können, so ist mit analytischen Methoden über die Herkunft und physiologische Bedeutung einer bestimmten Verbindung nichts festzustellen. Erst wenn eine Substanz lokalisiert auftritt, was aber nur selten der Fall ist (Stärke, Aleuron) oder wenn ihre Menge in deutlichem Zusammenhang mit beeinflussbaren physiologischen Prozessen steht, sind Schlüsse erlaubt. Um ermitteln zu können, ob ein Stoff in Zusammenhang mit der Stärkebildung steht, ist es daher erforderlich, daß der Stärkebildungsprozeß unterbrochen oder wenigstens beeinflusst wird. Die zu diesem Zweck vorgenommenen Eingriffe in das Zellgeschehen dürfen aber die übrigen Zellvorgänge tunlichst nicht beeinflussen oder gar in andere Bahnen lenken.

Für die Untersuchung des Stärkeaufbauchemismus wurden bisher vorwiegend nur chlorophyllführende Organismen heran-

gezogen, offenbar deshalb, weil bei ihnen die Zufuhr der Aufbau-  
stoffe durch einfach zu bewerkstelligende Assimilationsverhin-  
derung unterbrochen werden kann. Aber auch farblose Organismen  
oder Organismenanteile sind zu solchen Untersuchungen ver-  
wendet worden.

Voraussetzung für die Anwendung der analytisch-chemischen  
Untersuchungsmethode ist die Ansammlung der Zwischenprodukte  
in der Zelle. S c h r o e d e r (1917, S. 90) hat bereits bei der  
Bewertung dieser Methode hervorgehoben, daß nur geringe Mengen  
an Zwischenprodukten zu erwarten sind, die nur mittels der feinsten  
Methoden erfaßbar sein dürften. Es zeigten auch die jüngsten  
Analysen bei höheren Pflanzen keinen gesetzmäßigen Zusammen-  
hang der naheliegendsten Zucker mit dem Stärkebildungsprozeß  
(z. B. G a s t 1917, A h r n s 1925). Nach diesen Ergebnissen  
scheint eine weitere Anwendung der bisher üblichen Methoden  
trotz ihrer Feinheit für die Aufklärung des Stärkeaufbauchemismus  
wenig aussichtsreich zu sein. Falls Zucker im Stärkeaufbau-  
prozeß überhaupt erscheinen, dann müßten andere Wege gesucht  
werden, um sie nachzuweisen. Der Nachweis von Stoffen, der auf  
analytisch-chemischem Wege unmittelbar nicht zu erbringen ist,  
könnte vielleicht dann gelingen, wenn die Substanz der normalen  
weiteren Verarbeitung entrissen wird.

Daß ein solcher Weg vielleicht einmal zum gewünschten  
Erfolg führen könnte, zeigt die Azetaldehydabfangmethode von  
N e u b e r g (1920). Dieses Verfahren haben nach bestimmten  
Modifizieren K l e i n & W e r n e r (1926) bei höheren Pflanzen  
anzuwenden gesucht. Wegen der vielen Anforderungen, die man  
an ein derartiges Untersuchungsprinzip stellen muß, dürfte keine  
große Zahl von Stoffen auf diesem Wege nachweisbar werden.

### Die Untersuchungen an Chlorophyceen.

Der Vollständigkeit und des historischen Interesses wegen  
sei der Nachweis reduzierender Stoffe mittels des T r o m m e r -  
schen Reagens eingangs genannt, den K ü t z i n g (1846) bei  
Algen bereits vorgenommen hat. 1893 hat H a n s e n als Erster  
wohl an Meeresalgen Untersuchungen zwecks Feststellung der  
Assimilationsprodukte vorgenommen. Der beabsichtigte Zweck  
konnte nicht erreicht werden, weil nicht die vor und nach der  
Assimilationstätigkeit vorhandenen Zuckermengen miteinander  
verglichen worden sind. Immerhin sind die Untersuchungen  
sehr bemerkenswert. Bei *Valonia utricularis* war es nicht möglich,  
im Preßsaft der frisch eingebrachten Algen mittels des F e h l i n g -  
schen Reagens reduzierende Stoffe nachzuweisen. Erst, wenn die  
Algen längere Zeit im Aquarium zugebracht haben (Einleitung  
autolytischer Prozesse?), traten im Preßsaft reduzierende Stoffe  
auf. R e i n k e und K i ä t s c h m a r (1883) haben schon früher  
unter nicht näher bestimmten Umständen ebenfalls reduzierende  
Stoffe in Algen vorgefunden. In keinem der beiden Fälle wurde  
die Natur der Stoffe näher bestimmt. Später hat dann T i h o -

mirow (1910) Zuckerarten als Assimilationsprodukte bei *Codium bursa* und *C. tomentosum* mittels der Osazonprobe gesucht. Seine Bemühungen blieben aber ziemlich erfolglos, da er zwar Kristalle erhalten hat, ihre Bestimmung aber nicht sicher vornehmen konnte. Er neigte zur Annahme, daß ein Glukosazon vorgelegen hat. Nach den einleitenden Bemerkungen und nach den Befunden von Hansen wird dieses Ergebnis nicht überraschen. Neben Untersuchung an *Valonia utricularis*, dem Untersuchungsobjekt von Hansen, hat Pantanelli (1914) noch solche mit anderen Grünalgen vorgenommen, nämlich mit *Valonia macrophysa*, *Ulva lactuca*, *Enteromorpha compressa*, *E. Linza*, *Bryopsis disticha*, *B. muscosa*, *B. plumosa*. Bei keinem der genannten Objekte konnte mit der Fehling'schen Methode die Anwesenheit reduzierender Stoffe nachgewiesen werden. Die Extrakte stellte er von 1 g Algenpulver mit 100 ccm Wasser auf dem Wasserbade her. Das hierzu verwendete Algenpulver wurde durch Trocknung bei Zimmertemperatur, dann bei 70° C schließlich im Exsikkator und nachheriger Zerkleinerung gewonnen. Bei diesen Extraktionen ging aber eine Reihe von Stoffen, „lösliche Hexosane“, in Lösung, die erst nach der Hydrolyse mit 1 %iger Schwefelsäure Reduktion ergaben. Pantanelli glaubt aus der Tatsache, daß diese Stoffe bei der Atmung in geschlossenen Gefäßen bei einer Anzahl (nicht aber allen) untersuchten Algen abnehmen, auf ihre Natur als Zwischenprodukte im Kohlehydratstoffwechsel schließen zu dürfen. Die Anwesenheit wasserlöslicher Kohlehydrate hat Kylin (1918) bei Meereschlorophyceen (*Enteromorpha intestinalis*, *Ulva lactuca*, *Cladophora rupestris*) beobachtet. Bei *Ulva* ist nur eine geringe Menge einfacher Zuckerarten vorhanden gewesen. *Cladophora rupestris* enthielt *Mono-* und *Disacharide*. Aus den bisher unternommenen Untersuchungen geht demnach nicht einmal mit Sicherheit die Anwesenheit vorgebildeter Zuckerarten bei den Chlorophyceen hervor. Denn, wo Zucker nachgewiesen wurde, kann seine nachträgliche Bildung angenommen werden, wie es bei den Beobachtungen von Hansen der Fall war, weil enzymatische Umsetzungen nicht verhindert worden waren. Ergebnislos verliefen auch die Untersuchungen von Tiffany (1924) bei Süßwasserformen. Weder mit der Fehling'schen Reaktion noch mit einer ihrer Modifikationen (Flückigers, Benedikts Reagens) noch mit Phenylhydrazin ließ sich die Anwesenheit von reduzierenden Stoffen bzw. bestimmten Zuckern in Extrakten beobachten. Allerdings fehlen nähere Angaben über die Herstellungsweise der Extrakte zur Beurteilung der Zuverlässigkeit dieser negativen Angaben.

#### Die Untersuchungen bei anderen Algen.

Um den Nachweis vorgebildeter Zuckerarten bei Rhodophyceen hat sich als Erster Timirow (1910) bemüht. Thallusstücke wurden nach der Senft'schen Mikromethode mit essigsauerem Phenylhydrazin behandelt und ergaben nach vierwöchent-

licher Einwirkung bei *Chondrus crispus* und *Gigartina mamillosa* gelbe Sphaerokristalle von Phenylsazon. Ihre Anwesenheit zeigte das Vorkommen von einfachen Zuckerarten an. Es wurde von ihm angenommen, daß diese vorgebildet in der Zelle auftreten. Diese in der Deutung der Ergebnisse mehrfach angezweifelte Versuche hat K y l i n (1915) mit verschiedenen Modifikationen der Untersuchungsmethode nachgeprüft, ohne indessen die Ergebnisse T i h o m i r o w s bestätigen zu können. Die Bildung der angetroffenen Zuckerarten ist offenkundig der langandauernden Behandlungsweise zuzuschreiben. Schon vorher hat sich K o l k w i t z (1900) vergeblich bemüht, im Dekokt und Preßsaft verschiedener Arten mittels der Fehlingschen Reaktion die Anwesenheit von reduzierenden Stoffen nachzuweisen. Alle diese Versuche hat K y l i n (1925) mit gleichem negativen Erfolg nachgeprüft.

Der Nachweis eines Vorkommens von *Mono-* und *Disacchariden* gelang K y l i n (1915) makrochemisch nur in folgender Weise: Die frisch aus dem Meere geholten Algen wurden mit destilliertem Wasser übergossen und unter Zusatz von Toluol als Antiseptikum 10 Tage bei Zimmertemperatur stehen gelassen. Die verwendete Menge der Algen wurde nicht näher bestimmt. Nach dieser Zeit wurde die Flüssigkeit abfiltriert und auf dem Wasserbade konzentriert. Nach einer Füllung mit vierfacher Menge Alkohol wurde die alkoholische Lösung nochmals eingengt und nochmals mit dem achtfachen Volumen Alkohol behandelt. Auf diese Weise wurden die schleimigen Zellwandkohlehydrate entfernt. Nach Wasserzusatz wurde das Filtrat konzentriert und der Alkohol entfernt. Schließlich wurde die gefärbte Flüssigkeit mit Tierkohle entfärbt. Durch Bestimmung des Reduktionsvermögens und des Drehvermögens vor und nach der Inversion mittels Schwefelsäure und Anwendung des Resorzinsalzsäure-Reagens wurde ermittelt, daß in den Extrakten Fruktose und Saccharose fehlen und daß Glukose nur in Spuren vorhanden ist. Maltose war ebenfalls nicht nachweisbar (*Bangia fuscopurpurea*, *Ceramium rubrum*, *Chondrus crispus*, *Porphyra laciniata*, *Rhodymenia palmata*). Aus dem Verhalten des Drehvermögens bei den genannten Arten mit Ausnahme von *Ceramium* und weiter bei *Cystoclonium purpurascens* und *Furcellaria fatigiata* wurde auf das Vorkommen eines anderen Zuckers geschlossen. Durch Gewinnung einer größeren Menge dieses, durch Reinigung und Bestimmung des spezifischen Drehvermögens, welches mit dem der Trehalose übereinstimmte, und durch Bestimmung des Totalhydrolyseproduktes als Glukose wurde dieser als Trehalose angesprochen. Auch das sonstige Verhalten sprach dafür. Die vorkommende Menge war bei den untersuchten Arten verschieden groß, bei *Rhodymenia* etwa bis 10 % des Trockengewichtes.

Aus dem spurenhafte Vorkommen von Glukose schließt K y l i n , daß einfache Zuckerarten nie gespeichert, sondern sofort zu Stärke weiter verarbeitet werden. Die genannten analytisch-chemischen Untersuchungen sind aber, meines Erachtens nicht

geeignet, ein Vorkommen von vorgebildeter Glukose oder anderen Zuckern zu beweisen. Denn wir werden nach den Befunden von Hansen (1893) an Grünalgen bei der Zubereitung des Untersuchungsextraktes annehmen können, daß die nachgewiesenen Zuckermengen durch enzymatische Prozesse während der zehntägigen Auslaugung sekundär erst gebildet worden sind. Denn wenigstens die Auffindung eines Zusammenhanges zwischen Zuckermenge und Assimilationsprozeß muß als Voraussetzung gefordert werden, wenn man, wie K y l i n , den Schluß ziehen will: „Primär werden bei den *Rhodophyceen* in ähnlicher Weise wie bei den höheren Pflanzen durch den Assimilationsprozeß einfache Zucker gebildet ...“ Aber selbst aus dem synchronen Auftreten von Zuckern mit der Assimilationstätigkeit kann entsprechend den früheren Erörterungen noch nicht mit Sicherheit auf die Rolle der Glukose als Zwischenprodukt im Assimilationsprozeß geschlossen werden.

Bei den übrigen Algen sind nicht einmal solche orientierende Untersuchungen bis jetzt vorgenommen worden.

Es ist vielleicht nicht nutzlos, an dieser Stelle kurz auf die analytisch-chemischen Untersuchungen an höheren Pflanzen hinzuweisen. Die Forschungen älteren Datums (bis 1917) haben nach der kritischen Erörterung von Schroeder (1917) weder für Formaldehyd noch für Säuren, noch für die Zuckerarten eine Bestätigung der Richtigkeit der Arbeitshypothese gebracht. Aber auch durch die neueren Untersuchungen des Kohlehydratstoffwechsels der Laubblätter höherer Pflanzen (Gast 1917, Iljin 1922 a—1925 b, Horn 1923, Strugger & Weber 1925, Ahrens 1925) u. a. und durch den neuerlichen Versuch des Formaldehydnachweises im Assimilationsprozeß von Klein & Werner (1926) konnte bisher trotz außerordentlich verfeinerter Methodik und umfangreicher Untersuchungen keiner der genannten Stoffe als Zwischenprodukt des Stärkeaufbaues nach Assimilation bewiesen werden. (Kritik der letztgenannten Versuche Noak 1927). Vgl. überdies Klein (1928), Noak (1928).

### C. Die physiologisch-chemischen Untersuchungen und deren Ergebnisse.

Der zweite Weg, über den Chemismus des Stärkeaufbaues einigen Aufschluß zu erreichen, besteht darin, daß dem Untersuchungsobjekt die im Aufbauprozeß als Zwischenprodukte zu erwartenden Stoffe von außenher dargeboten werden, und daß nachgesehen wird, ob bei gleichzeitiger Verhinderung einer Ausnützung anderer Kohlenstoffquellen Stärkebildung stattfindet. Bei der Ergebnislosigkeit der bisherigen analytisch-chemischen Untersuchungen wird man Versuchen dieser Art eine erhöhte Aufmerksamkeit zuwenden.

Bei der großen Tragweite, welche derartige Untersuchungen haben, ist es erforderlich, mit weit größerer Genauigkeit bei der Beurteilung der Versuchsanstellung und der positiven und negativen

Ergebnisse vorzuziehen, als es bisher meistens der Fall war. Es wurde vor kurzem darauf hingewiesen (Czurda 1926, Mainx 1927 b), daß viele der auf Algen bezüglichen Angaben einer Nachprüfung mit verbesserter Methode nicht standgehalten haben, und daß sich besonders die positiven Erfolge durch bestimmte Unzulänglichkeiten der Versuchsanstellung erklären lassen. Es soll die Aufgabe dieses Abschnittes sein, alle in Betracht kommenden Einzelheiten der Versuchsanstellung zu erörtern und die bisherigen Ergebnisse auf dieser Grundlage zu sichten.

### Allgemeine Bemerkungen.

Voraussetzung für die Erzielung klarer Ergebnisse ist die Möglichkeit, die Bildung von Stärke auf anderem Wege als aus dargebotenen Stoffen zu verhindern. Dies ist bis jetzt nur durch Unterbindung der  $\text{CO}_2$ -Assimilation bei grünen Zellen möglich. Eine Stärkeablagerung aus zelleigenen Substanzen ist bei Algen zwar ebenso wie bei Blättern denkbar, bis jetzt aber nie beobachtet worden.

Nur in gewissen Entwicklungszuständen der Zellen wird diese Möglichkeit zu berücksichtigen sein. So bilden Algenzellen beim Übergang aus dem Dauerzustand in den vegetativen Zustand Stärke aus den vorhandenen fettartigen Stoffen. Da solche Zustände aber nicht zur Untersuchung gelangen dürften, ist eine Verwicklung durch diese Verhältnisse nicht zu befürchten.

Der Entzug des Aufbaumaterials für die Stärke müßte auch bei den farblosen Algen gelingen (*Prototheca*, *Polytoma*, *Astasia* u. a.), da diese die Aufbausubstanz von außenher beziehen und wir es, wenigstens bei den einzelligen Organismen, daher in der Hand haben, regelnd einzugreifen. Dieser Weg ist auch in einzelnen Fällen schon besprochen worden.

Eine Unterbrechung des Stärkebildungsprozesses in anderer Weise als durch Entzug des Aufbaumaterials ist ohne große Veränderung der übrigen Zellvorgänge derzeit nicht möglich. Daher erstreckten sich die bisherigen Untersuchungen hauptsächlich auf das Studium des Stärkeaufbaues, welcher im Anschluß an die  $\text{CO}_2$ -Assimilation stattfindet.

Für die Unterbindung der  $\text{CO}_2$ -Assimilation stehen uns zwei Möglichkeiten zu Gebote: Der Licht- und der  $\text{CO}_2$ -Entzug.

### Dunkelversuche.

Von den beiden Möglichkeiten ist offenkundig der Lichtentzug in bequemerer und sofort wirksamer Weise zu bewerkstelligen. Die Durchführung ist so einfach, daß nichts darüber gesagt werden muß. Diese Methode ist damit allgemein auch bei jenen Organismen mit Erfolg anwendbar, wo sich das andere Verfahren, der vollständige  $\text{CO}_2$ -Entzug noch nicht durchführen läßt. Sie wurde auch allgemein bei Stärkebildungsversuchen der Algen angewendet. Klebs (1887), de Vries (1888), Bokorny (1888—1917)



Nadson (1890), Hartleben (1893), Treboux (1905), Gillis (1923), Pringsheim & Müller (1923), Czurda (1922, 1926b), Mainx (1927b).

#### Lichtversuche mit Kohlendioxidausschluß.

Auch im Entzug der Kohlensäure haben wir ein Mittel, den  $\text{CO}_2$ -Assimilationsprozeß ohne erkennbare Schädigung der Zelle zu unterbrechen. Sollen die Versuchsbedingungen erfüllt sein, so muß dafür gesorgt sein, daß erstens die im Versuchsraum in der Luft und in der Flüssigkeit enthaltene  $\text{CO}_2$  entfernt wird, zweitens daß alle Möglichkeiten einer Entstehung neuer  $\text{CO}_2$ -Mengen im Versuchsraum ausgeschaltet werden.

Die im Versuchsraum befindliche  $\text{CO}_2$  läßt sich entweder mittels Durchleitung eines  $\text{CO}_2$ -freien Gases oder Gasgemisches erzielen oder dadurch, daß im Versuchsraum ein  $\text{CO}_2$ -Absorbens untergebracht wird. Von diesen beiden Möglichkeiten ist die erste die umständlichere, weil zur Entkohlensäuerung des zur Durchlüftung gedachten Gasgemisches eine umfangreiche Apparatur notwendig ist, um den Versuchen die entsprechende Kontrolle und Sicherheit zu geben. Solange es sich um einfache qualitative, orientierende Untersuchungen handelt, wird man sie wohl nicht wählen. Die bisherigen Untersuchungen, welche dennoch nach dieser Methode vorgenommen worden sind, lassen nicht immer die Beachtung von Versuchsfehlern erkennen, so daß den Versuchsergebnissen die Sicherheit fehlt.

Bokorny (1888) und Gillis (1923) haben bei manchen ihrer Versuche mit Algen dieses Versuchsprinzip gewählt. Die Einzelheiten der Versuchsanordnung, die Anwendung von Kontrollen über die Erzielung der Kohlensäurefreiheit des verwendeten Wasserstoffstromes und der Versuchsflüssigkeiten sind leider nicht ersichtlich gemacht, so daß nicht bekannt ist, ob die gewünschten Versuchsbedingungen erzielt worden sind.

Es ist zunächst völlig unklar, weshalb Bokorny gerade Wasserstoff verwendet hat, wobei durch das Fehlen von  $\text{O}_2$  die Atmung unterbunden wird. Damit waren die Versuchsbedingungen nicht vereinfacht, sondern unnötigerweise nur verwickelt. Außerdem fehlt der Nachweis, daß der  $\text{H}_2$ -Strom  $\text{CO}_2$  frei war. Alle auf solchen nichts besagenden Versuchen aufgebauten Schlußfolgerungen sollten daher von weiteren Diskussionen in der Literatur ausgeschlossen werden.

Eine zuverlässig erscheinende Versuchsanstellung hat dieser Art J. Laurent bei der Untersuchung des Stärkeaufbaues aus zugeführten Stoffen bei höheren Pflanzen angewendet. Er hat einen Versuchsraum, der von der Außenluft mittels Röhren abgeschlossen war, die festes Kaliumhydroxyd zur Absorption der Kohlensäure enthielten, verwendet. Um die Sauerstoff-tension aufrecht zu erhalten, wurde zeitweise mittels eines Gummiballones Luft durch den Versuchsraum getrieben, die ebenfalls vor ihrem Eintritt in den Versuchsraum durch Kaliumhydroxyd

von der  $\text{CO}_2$  befreit wurde. Aber auch hier scheinen besondere Kontrollen über die Kohlensäurefreiheit des Versuchraumes nicht angestellt worden zu sein.

Man sollte in Fällen, wo eine ständige Durchlüftung unumgänglich notwendig ist, oder wo die Versuche unter gleichzeitiger Kontrolle des Atmungs-gaswechsels vor sich gehen sollen, eine für diesen Zweck entsprechend angepaßte Apparatur verwenden, wie sie Willstätter & Stoll (1918, S. 64 ff.) für ihre Untersuchungen des  $\text{CO}_2$ -Assimilations-gaswechsels angewendet haben.

Bokorny (1888, S. 17) und Gillis (1923) suchten  $\text{CO}_2$  freie Lichtversuche auch in der Weise anzustellen, daß sie die Algen in die Versuchslösungen unterbrachten, nachdem diese durch „gründliches“ Kochen von der  $\text{CO}_2$  befreit worden waren. Damit ist aber auch der Sauerstoff aus der Lösung verdrängt worden, was, wie oben bemerkt worden ist, nicht unbedenklich ist. Welche Zeit nach Beendigung des Kochens bis zum Versuchsbeginn verstrichen ist, welche Art von Gefäßen angewendet worden ist, wie der „Verschluß“ der Gefäßen vorgenommen worden ist, wird nicht mitgeteilt. Die Versuchsobjekte verblieben in den Lösungen 24 Stunden und wurden hernach auf ihren Stärkegehalt untersucht. Solche Versuche besagen ebenfalls nichts. Selbst wenn bei vorzüglichem Verschluß nach dem Auskochen gleich nach entsprechend erfolgter Abkühlung der Versuchslösungen der Versuch begonnen hätte, so ist schon durch das Eintragen der Versuchsobjekte in die Lösungen eine beträchtliche Menge  $\text{CO}_2$  mit hineingebracht worden. Es dürften aber während des Versuchs noch weitere  $\text{CO}_2$ -Mengen in die Lösungen diffundiert sein. In eigenen Versuchen zeigten  $\text{CaCO}_3$ -Lösungen, welche zu je 10 ccm in Eprouvetten untergebracht, durch Kochen von der gelösten und halbgebundenen  $\text{CO}_2$  befreit im Verlauf von 24 Stunden ruhig stehen gelassen wurden, einen durch inzwischen gebildetes Bikarbonat erfolgten Umschlag des als Indikator anwesenden Phenolphthalein. Das heißt, es ist viel Kohlensäure in die Lösungen diffundiert. Wird die Lösung geschüttelt, so genügt unter gleichen Umständen schon ein 8—10maliges Aufschütteln, um die Lösung völlig zu entfärben. Versuche in der oben beschriebenen Weise vorgenommen, können daher nicht beweisend sein.

Einfacher und, wie eigene Versuche gezeigt haben, für die zunächst vorzunehmenden, orientierenden Feststellungen vollkommen ausreichend ist es, den Versuchsraum vollkommen von der Außenluft abzuschließen und die im abgeschlossenen Luftraum befindliche Kohlensäure mittels eines Absorbens zu entfernen, wie es für höhere Pflanzen bereits Mohl (1878) und E. Laurent (1888) getan haben.

Gegen die Anwendung eines von der Außenluft gänzlich abgesperrten Versuchsraumes könnte das Bedenken geltend gemacht werden, daß Sauerstoffmangel die Sicherheit der Versuchsergebnisse herabsetzen könnte. In vielen Fällen entbehren aber diese Befürchtungen der Grundlagen. Die Atmung hängt zwar

von der Sauerstoffspannung ab, ist aber in weiten Grenzen von dieser wenig beeinflussbar. Nach Benecke-Jost (1924, S. 342 und f) wird eine Abnahme der Atmung erst von einem Sauerstoffgehalt der Luft von 2 % an abwärts beobachtbar (siehe auch Czapek 1913, S. 529). Bei genügender Größe der Versuchsgefäße kann O<sub>2</sub>-Mangel nicht eintreten, auch wenn lange Versuchszeiten gewählt werden müssen. Denn als weiterer günstiger Umstand kommt noch die Tatsache in Betracht, daß die Atmungsintensität chlorophyllführender Organismen verhältnismäßig gering ist.

In eigenen Versuchen (Czurd a 1926b) mit Algen wurden Glasglocken von 8—10 l Rauminhalt gewählt, um eine möglichst umfangreiche Versuchsreihe den gleichen Versuchsbedingungen zu unterwerfen. Es kamen 18 Epruvettenkulturen in einer Ebene angeordnet in den Versuchsraum. Bei dieser Größe des Versuchsraumes waren ungefähr 1,5 l Sauerstoff mit abgeschlossen. Sauerstoffmangel konnte nicht als begrenzender Faktor in Betracht kommen, da selbst nach achtwöchentlicher Dauer des Versuches nur ein ganz geringer Unterdruck zu beobachten war. Der im Verhältnis zur Gesamtsauerstoffmenge geringfügige Verlust änderte den Partiärdruck nicht soweit, daß die Sauerstoffabnahme ein beeinflussendes Moment abgeben konnte. Es zeigte sich auch überall dort, wo in der Kultur eine verwertbare Kohlenstoffquelle geboten war, daß das Wachstum besser vorsich ging (*Mesotaenium*, *Chlorogonium euchlorum*, *Chlorogonium elongatum*, *Chlamydomonas* sp. [Nr. 1.], u. a.), als in den entsprechenden Dunkelkulturen.

Zur Entfernung der Kohlensäure wird man am zweckmäßigsten frisch bereitete Kalilauge vor Abschluß des Versuchsraumes in ihm untergebracht. In eigenen Versuchen wurde in der Weise vorgegangen, daß bei der vorhin erwähnten Größe des Versuchsraumes ungefähr 100 ccm einer 10 %igen Lösung in flacher Schicht verwendet wurden. Um die absorbierende Fläche zwecks Beschleunigung des Absorbationsvorganges zu vergrößern, wurde in diese Lösung ein schmaler Glaszylinder mit herumgewickelten Filterpapier, daß mit Kalilauge ebenfalls getränkt war, gestellt. Die absorbierende Fläche betrug in den ungünstigsten Fällen mindestens 200 qcm. Nach Treadwell (1911) absorbiert ein Kubikzentimeter Kalilauge (1 : 2) sicher 40 ccm Kohlensäure. Es wären also so große Kalilaugenmengen für die verwendeten Versuchsräume nicht nötig. Sie wurden angewendet, um die Absorptionsgeschwindigkeit möglichst zu erhöhen. Schließlich können auch bei der sorgfältigsten Abdichtung des Raumes ständig kleine Kohlensäuremengen in den Raum eindringen, so daß sie mit längerer Dauer der Versuche doch eine merkliche Assimilation zuließen. Um diese Möglichkeit nach Tunlichkeit auszuschließen, muß für eine Fortdauer der Absorbationsfähigkeit der Kalilauge gesorgt sein. Eine merkliche Wasserdampfabgabe aus den Kultur durch Verwendung einer 10 %igen Kalilaugenlösung hat sich dabei nicht feststellen lassen.

In beiden Fällen, ob die Kohlensäureentfernung durch allmähliche Verdünnung mittels Durchströmung eines CO<sub>2</sub>-freien

Gasgemisches oder durch Absorption vorgenommen wird, müssen verschiedene Möglichkeiten des Auftretens von  $\text{CO}_2$  im Versuchsraum berücksichtigt werden.

So muß in erster Linie der Art des Raumabschlusses eine besondere Aufmerksamkeit gewidmet werden, um das Eindringen von Kohlensäure aus der Außenluft zu verhindern oder wenigstens auf ein Minimum herabzusetzen. In eigenen Versuchen haben sich Glasglocken von ca. 16 cm Durchmesser und ca. 40 cm Höhe mit breitem, abgeschliffenem Rand bewährt. Sie werden mittels Luftpumpenfett oder mittels des von Physikern verwendeten Ramsayfettes dicht auf Glasplatten aufgedrückt, wobei dafür zu sorgen ist, daß der zwischen beiden befindliche Zwischenraum vollkommen mit dem Fett ausgefüllt ist und daß die Fettschicht möglichst dünn gehalten ist. Wie zahlreiche Versuche gezeigt haben, ist diese Art des Raumabschlusses für den beabsichtigten Zweck genügend zuverlässig.

Außer dem Eindringen von Kohlensäure von außenher müssen noch verschiedene Kohlensäurequellen beachtet werden, die im Versuchsraum selbst gegeben sein können oder immer gegeben sind.

In erster Linie ist es die Atmungskohlensäure. Um die Menge der entstehenden Kohlensäure auf ein Minimum herabzudrücken, ist es zunächst erforderlich, in dem Versuchsraum nur den zum Versuch verwendeten Organismus zu haben und alle übrigen Organismen auszuschließen, weil sie nur zur Vergrößerung der Kohlensäureproduktion beitragen. Die Organismen, welche an den unsterilen Gefäßwänden haften und die sich bei Verwendung reiner Gefäße an ihnen nicht oder nur unmerklich entwickeln können, kommen als Produzenten merklicher  $\text{CO}_2$ -Mengen, wie es sich gezeigt hat, nicht in Betracht. Anders ist es mit jenen Keimen, welche sich in den Versuchflüssigkeiten von Haus aus befinden oder in diese bei Verwendung bakterien- und pilzhaltigen Versuchsmateriales hineingebracht werden. Da organische Kohlenstoffverbindungen dargeboten werden, finden Bakterien und Pilze die notwendigen Kohlenstoffquellen vor und vermehren sich rasch zu beträchtlicher Menge, auch wenn sie im Ausgangsmaterial nur sporadisch verteilt gewesen waren. Diese sind als starke Atmer die Hauptproduzenten von Kohlensäure. Aus diesem Grunde kommen kohlenstofffreie Lichtversuche für die Untersuchung der Stärkebildung nur bei jenen Organismen in Betracht, die in absoluter Reinkultur vorliegen. Sind solche Kulturen nicht vorhanden, so können solche Versuche auch nicht durch Einführung von Kontrollversuchen beweiskräftig gemacht werden, wie es B o k o r n y (z. B. 1888, S. 17) geglaubt hat. Er hat nämlich das Verhalten der Algen in den Lösungen mit und ohne organische Zusätze miteinander verglichen. Aus der Feststellung, daß in seinen kohlenstofffreien Lichtversuchen eine Stärkebildung bloß in der Lösung mit organischen Zusätzen stattgefunden hat, nicht aber in den zusatzlosen Lösungen, glaubte er den bindenden Schluß ableiten zu können, daß die organischen Zusätze die Stärkebildung ermöglicht haben. Diese Schlußfolgerung ist aber

nicht richtig. Denn bei Anwesenheit von fremden, heterotropen Organismen, wie es in seinen Versuchen immer der Fall war, wird eine Entwicklung dieser nur in den Lösungen zu erwarten sein, welche organischen Zusätze enthalten, während sie in den Lösungen ohne organische Kohlenstoffquellen stark oder ganz gehemmt sein wird. Infolge der verschiedenen starken Entwicklung der fremden Organismen wird auch in beiden Fällen die Menge der produzierten Atmungskohlensäure eine verschiedene sein. Auch wenn die Bedingungen für die Entfernung der Kohlensäure aus dem Versuchsraum am günstigsten liegen, werden die in den Lösungen entstehenden Kohlensäuremengen erst von den darin befindlichen Algen assimiliert, ehe sie in den Luftraum diffundieren können. Infolge der stärkeren  $\text{CO}_2$ -Produktion in den Lösungen mit organischen Zusätzen werden die darin befindlichen Algen stärker assimilieren können als in den „Kontrollkulturen“. Es können demnach auch die zusatzlosen Kulturen die Versuche mit unreinem Material nicht beweiskräftig machen. Langdauernde Versuche mit unreinem Material kommen daher wohl von vornherein nicht in Betracht, weil mit der Dauer des Versuches die Zahl der atmenden Organismen zunimmt. Kurzfristige Versuche dieser Art, die Assfahl (1892), Hartleben (1893) vorgezogen hat, eben weil sie glaubten, vor der reicheren Entwicklung der Pilze und Bakterien verlässlichere Ergebnisse zu erhalten, sind wiederum aus einem anderen Grunde ohne Beweiskraft. Wir sehen jetzt zunächst ab, daß schon in den ersten Tagen eine nicht unbeträchtliche  $\text{CO}_2$ -Produktion durch die vorhandenen Bakterien stattfinden kann, da erfahrungsgemäß in Zuckerlösungen ohne organische Stickstoffquelle schon im Laufe von 24 Stunden Trübungen auftreten. Die kurzfristigen Versuche besagen vor allem deshalb nichts, weil die Entkohlensäuerung der Versuchslösungen in 24 Stunden noch nicht beendet ist, auch wenn die Entfernung der  $\text{CO}_2$  aus der Luft des Versuchsraumes rasch vor sich gehen kann. Wird also ein enttätes Zellenmaterial in eine anfangs noch  $\text{CO}_2$  enthaltende Versuchsflüssigkeit eingetragen, so muß sich jedenfalls in den anfänglichen Versuchsstunden Stärke bilden, die erst nach Erzielung völliger Kohlensäurefreiheit wieder allmählich aufgelöst werden wird. Wird nach 24 Stunden der Versuch abgebrochen (Assfahl 1892), so kann die von der Assimilation im Versuchsraum herrührende Stärke noch nicht aufgelöst sein. Da auch Assfahl unreines Versuchsmaterial verwendet hat, so kommt noch die Wirkung der Atmungskohlensäure der anwesenden fremden Organismen hinzu.

Ist die Bildung von Atmungskohlensäure seitens fremder Organismen durch ihre Ausschaltung vermieden, so ist noch der Atmungskohlensäure zu gedenken, welche vom Versuchsobjekt selbst gebildet wird. Vielfach ist der Atmungsgaswechsel bei chlorophyllführenden Organismen weit geringer als der Gaswechsel der Kohlensäureassimilation. In diesem Fall kann er daher die abgegebene  $\text{CO}_2$ -Menge keinen Assimilationsprozeß von normaler Intensität unterhalten, der zur Stärkebildung führt. Im Gegenteil,

die Stärke wird schwinden. Da wir aber über Gaswechselverhältnisse bei Algen wenig unterrichtet sind, so muß bei einem jeden Organismus, von dem es nicht direkt bekannt ist, erst ermittelt werden, ob nicht andere Verhältnisse vorliegen. Bei den von mir untersuchten Organismen (*Mesotaenium*, *Cosmarium Botrytis*, *Cosmarium impressulum*, *Zygnema* sp. (Nr. 1), *Zygnema peliosporum*, *Spirogyra varians*, *Spirogyra tenuissima*, *Chlorogonium euchlorum*, *Chlorogonium elongatum*, *Chlamydomonas* sp. (Nr. 1), *Asterococcus superbus*) scheint die  $\text{CO}_2$ -Abgabe nach dem Ausbleiben jeglicher Zellvermehrung und nach der Stärkelösung zu schließen, zu gering zu sein, als daß sie eine Fehlerquelle abgeben könnte. Dieser Schluß ist berechtigt, da die sonstigen Bedingungen für die Zellvermehrung günstig waren. Die Bedenken, die *Treboux* (1905) unter anderem dazu veranlaßt haben, Dunkelversuche den  $\text{CO}_2$ -freien Lichtversuchen vorzuziehen, sind für unsere Organismen unangebracht. Auch bei den Euglenen ist eine Trübung der Versuchsergebnisse durch die Entstehung zu großer Mengen von Atmungskohlensäure nicht zu befürchten (*Mainx* 1927 b). Es scheint überhaupt noch kein Fall sicher gestellt zu sein, wo die Einwände gegen die Verwendung dieser Versuchsanstellung, auf die auch *Czapek* (1913) u. a. hingewiesen haben, begründet wären.

Eine Ausnützung von Karbonat als Kohlenstoffquelle, welche *Dahm* (1926) für verschiedene Wasserpflanzen wahrscheinlich gemacht hat, und eine Ausnützung von in der Luft befindlichen, flüchtigen C-haltigen Stoffen, die bei längerer Versuchsdauer im abgeschlossenen Luftraum bald erschöpft sein müssen, brauchen als störende Momente im allgemeinen nicht befürchtet zu werden. Es wurden auch in eigenen Versuchen nirgends Beobachtungen gemacht, die eine solche Möglichkeit nahe gelegt hätten.

Auch wenn die Versuchsanordnung für eine völlige Entfernung der Kohlensäure bürgt, ist es doch wünschenswert, in jedem einzelnen Fall Anhaltspunkte über den Fortgang und die Dauer der Entkohlensäuerung der Versuchsluft, vor allem aber der Versuchsflüssigkeit zu besitzen. Da Flüssigkeiten im Versuchsraum untergebracht sind, die als unmittelbares Milieu des Versuchsobjektes dienen, so ist es wichtig, über den Fortgang ihrer Entkohlensäuerung Anhaltspunkte zu haben. Denn die Geschwindigkeit der Entkohlensäuerung hängt nicht bloß ab von der Menge und der Konzentration des Absorbens und seiner an die der Versuchsluft angrenzenden Oberfläche, sondern auch von der Menge der Flüssigkeit im einzelnen Versuchs- (Kultur-) gefäß, seiner an die Versuchsluft grenzenden Oberfläche, der Beschaffenheit der Gefäße oberhalb der an die Luft grenzenden Flüssigkeitsoberfläche und Beschaffenheit des Gefäßverschlusses (Wattepfropf), von der Größe des Versuchsraumes und Zahl der darin untergebrachten Kulturen. Außer der im Wasser frei gelösten  $\text{CO}_2$  ist eine gewisse Menge in halbgebundener Form als Bikarbonat vorhanden, da meistens Karbonate in der Lösung vorliegen. Es ist daher kaum ohne besondere Untersuchung für den Einzelfall vorauszusehen, wie lange die Entfernung der  $\text{CO}_2$

durch einen  $\text{CO}_2$ -freien Gasstrom oder durch ein Absorbens dauert. Ferner entzieht es sich völlig unserer Kenntnis, ob nach erfolgter Entkohlensäuerung im Versuchsraum neue Kohlensäuremengen entstehen.

Früher wurden von mir (1926 b) bestimmte Gemische von Natriumkarbonat und Natriumbikarbonat verwendet, denen Phenolphthalein als Indikator zugesetzt waren. Damit war beabsichtigt, den durch die Entkohlensäuerung verursachten Anstieg des pH in sichtbarer Weise verfolgbar zu machen. Die angewendete Natriumkarbonatlösung besitzt jedoch, wenn sie mit der atmosphärischen Kohlensäure im Gleichgewicht steht, einen sehr hohen pH-Wert, der über dem Umschlagsgebiet des Phenolphthaleins liegt (pH 8,2—10,0). Wird daher zwecks Erniedrigung des pH-Wertes eine Bikarbonatlösung zugesetzt, bis der pH-Wert auf die untere Grenze des Umschlagsgebietes von Phenolphthalein herabgesetzt ist (pH 8,2), so ist vielmehr Bikarbonat der Karbonatlösung zugesetzt worden, als dem Gleichgewichtszustand mit der Atmosphäre entspricht. Man findet daher, daß auch an der Luft in einem solchen Gemisch nach und nach eine Rötung eintritt. Bei der Entkohlensäuerung tritt aber der Umschlag viel rascher ein. Aus dem Vergleich zweier solcher Lösungen ergibt sich ein gewisser Anhalt über den Fortgang der  $\text{CO}_2$ -Entfernung. Diese Anordnung gibt aber keinen Anhalt dafür, ob nicht später unvermutete  $\text{CO}_2$ -Mengen im Versuchsraum auftreten. Es empfiehlt sich daher entweder einen Indikator zu verwenden, dessen Umschlagsgebiet um den pH-Wert einer mit Luft im Gleichgewicht stehenden Natriumkarbonatlösung liegt, oder das Kalziumkarbonat zu verwenden, dessen kaltgesättigte, mit der Luft im Gleichgewicht stehende Lösung einen pH-Wert unter 8,2 besitzt, so daß die Lösung bei Phenolphthaleinzusatz farblos ist. Diese besitzt nach Abgabe der gesamten freien und halbgebundenen  $\text{CO}_2$  zufolge den Bestimmungen von Atkins (1922, s. Dahm 1926), und Dahm (1926) (elektrometrisch) einen maximalen pH-Wert von 8,8 und einen theoretisch vielleicht anzunehmenden Wert von 9,0—9,1. Zugesetzte Phenolphthaleinlösung wird also schon einen sehr deutlichen Farbumschlag zeigen, der unter Heranziehung einer unter normalen Luftverhältnissen gehaltenen, gleichen Lösung festgelegt werden kann. Treten  $\text{CO}_2$ -Spuren in die Kalziumkarbonatlösung ein, so kommt es zur Bildung von Bikarbonat und damit zu einer Erniedrigung des pH-Wertes und zur Abnahme der Intensität der Färbung. So können z. B. undicht werdende Verschlüsse frühzeitig erkannt werden, ehe am Versuchsobjekt makroskopisch oder mikroskopisch erkannt werden kann, daß im Versuchsraum  $\text{CO}_2$  auftritt. Für den Nachweis der weitgehenden Entkohlensäuerung einer solchen Lösung kann auch Thymolblau mit einem Umschlagsgebiet von 8,93 — 9,6 verwendet werden, das erst in den letzten Phasen der Entkohlensäuerung blaue Färbung in Erscheinung treten läßt.

Die mit der Indikatorenlösung versehene Kalziumkarbonatlösung (0,5 ccm einer 0,1 %igen Lösung des Indikators auf 100 ccm

Karbonatlösung) wird in Gefäße (Jenenser Glas Nr. 20) getan, die mit den Kulturgefäßen kongruent sind, und zwar so viel, als Versuchslösung in den Kulturgefäßen ist. Wir gewinnen damit einen gewissen Anhalt, wie die Entkohlensäuerung in der Lösung dieser Gefäße vor sich geht. In einem konkreten Beispiel, wobei ein 8 l großer Versuchsraum mit 18 nicht makroskopisch wachsenden Eprovettenkulturen mit Wattepfropf und je 10 ccm Lösung und zwei Indikatorenlösungen zu je 10 ccm mit 100 ccm einer 10 %igen Kalilauge von einer absorbierenden Oberfläche von ungefähr 200 qcm verwendet worden ist, wurde der maximale Farbton etwa am fünften Tag erreicht. Die ersten Farbstoffspuren treten bei Phenolphthalein nach den ersten 6 Versuchsstunden, bei Thymolblau nach den ersten 24 Stunden auf.

#### Über die Darbietung der Versuchsstoffe.

Sollen Versuche die Verwertbarkeit irgendeines Stoffes als Kohlenstoffquelle erweisen, so haben wir uns die weitere Frage vorzulegen, ob es zugänglich ist, den Stoff in reiner Lösung dem Versuchsobjekt darzubieten, oder ob es nicht zweckmäßiger oder gar notwendig ist, den zu untersuchenden Stoff mit Nährsalzen in optimaler Konzentration anzuwenden. Vielfach wurde bisher in der Weise vorgegangen, daß die Stoffe in reiner Lösung dargeboten wurden. Für ein derartiges Vorgehen spräche wohl der Umstand, daß hiemit eine Veränderung des dargebotenen Stoffes durch die Nährsalze, besonders dann, wenn es sich um sehr unbeständige und reaktionsfähige Substanzen handelt, vermieden ist. Wichtiger sind aber sicherlich jene Gründe, die gegen ein solches Vorgehen sprechen. Infolge keiner oder wenigstens außerordentlich geringer Pufferungsfähigkeit reiner Lösungen können sehr leicht Schädigungen des Versuchsobjektes eintreten und scheinbar negative Ergebnisse zeitigen. Viel bedeutungsvoller noch ist aber der Umstand, daß beim Fehlen der anorganischen Salze ein tiefer, in seinen einzelnen Wirkungen nicht übersehbarer Eingriff in das Lebensgetriebe der Zelle erfolgt, der auch bei kurzfristigen Versuchen die Lebensprozesse in völlig andere Bahnen lenken kann. Bedenkt man, wie verschieden sich unter normalen Licht- und Luftverhältnissen ein gleichartiges Ausgangsmaterial nach der Übertragung in reinstes Wasser einerseits, andererseits in eine vollständige Nährlösung günstigster Zusammensetzung schon nach Verlauf von 24 Stunden verhält (Stärkegehalt), so kann nicht erwartet werden, daß der Mangel an anorganischen Nährsalzen in Stärkebildungsversuchen ganz wirkungslos bleiben kann. Sollen die physiologischen Fähigkeiten eines Organismus voll zur Wirkung kommen, so erscheint es uns selbstverständlich, daß sie nur unter den für ihn optimalen Nährsalzkonzentrationen entstehen können.

Der Nährsalzzug in den Untersuchungslösungen kann in erster Linie die Permeabilität beeinflussen. Weiter ist zu bedenken, daß ein jeder Organismus an eine ganz bestimmte physikalische



Beschaffenheit seiner Umgebung angepaßt ist. Vor allem kommt der H-Ionenkonzentration eine besondere Rolle zu. Je nach der Widerstandsfähigkeit des betreffenden Organismus wird die Nichtberücksichtigung der für ihn günstigsten H-Ionenkonzentration einen verschieden großen Einfluß auf die Lebenstätigkeit und Stärkebildung ausüben. Es scheint uns nicht angängig zu sein, einen Organismus, welcher z. B. in Medien von deutlich saurerer Reaktion vorzukommen pflegt, in eine Lösung zu bringen, die eine neutrale oder gar alkalische Reaktion besitzt. Mit diesem kurzen Hinweis scheint genügend betont zu sein, daß der Versuchsstoff *im allgemeinen* nicht in reiner Lösung dargeboten werden soll.

Ein weiteres Moment, das einer besonderen Berücksichtigung bedarf, ist die Konzentration des Versuchsstoffes. Seit Schimper (1885) und Meyer (1885) datiert die Vorstellung, daß die Stärkebildung von einer bestimmten Konzentration des Zuckers an stattfindet. Die Höhe der Konzentration soll bei verschiedenen Pflanzen an sich schon verschieden sein und überdies von den Außenbedingungen, z. B. der Temperatur (Winkler 1898) abhängig sein. Bei dieser Sachlage ist es daher erforderlich, stets einen größeren Konzentrationsbereich zu untersuchen, weil negative Ergebnisse auf der nicht genügend oder zu hohen Konzentration des Versuchsstoffes beruhen können. Mit der Untersuchung eines größeren Konzentrationsbereiches dürften auch wichtige Anhaltspunkte über die Physiologie des Stärkebildungsprozesses zu erreichen sein. Außer der direkten Beeinflussung des Stärkebildungsprozesses, die in der Stärkemenge ihren sichtbaren Ausdruck findet, muß auch immer eine indirekte Beeinflussung der hohen Konzentration berücksichtigt werden, nämlich die mechanische und kolloidphysikalische Wirkung der plasmolysierenden Konzentration. Bei verschiedenen höheren Pflanzen hat man auch in plasmolysierenden Lösungen Stärkebildung beobachtet. Bei den von mir untersuchten Algen erfolgte aber unter gleichen Bedingungen keine Stärkebildung (C z u r d a 1926b). Die Pflanzen verhalten sich also verschieden.

Soll ein bestimmter Stoff in seiner Eignung für den Stärkeaufbau untersucht werden, so muß dafür gesorgt sein, daß er in der Lösung unverändert bleibt. Denn die Bildung sichtbarer Stärkemengen kann manchmal längere Zeit in Anspruch nehmen. Es ist daher unbedingt erforderlich, daß Bakterien und Pilze ausgeschaltet werden. Es könnte sonst ein Stoff, der nur langsam eine Stärkebildung gestattet, durch die mitanwesenden Organismen bereits soweit umgesetzt sein, daß eine Stärkebildung auf seine Kosten nicht mehr stattfinden kann oder umgekehrt. Durch bakterielle Umsetzungen können aber auch Stoffe entstehen, welche das Milieu so verändern, daß eine Stärkebildung aus dem übrigen Teil des gebotenen Stoffes ausbleibt. Es ist daher auch zur Vornahme von Dunkelversuchen die Verwendung absolut reinen Zellenmaterials von Vorteil.

Bei der Vornahme von Versuchen mit keimfreiem Material ist eine Sterilisierung der Versuchslösungen notwendig. Bei

manchen Stoffen, deren Prüfung erwünscht wäre, wird eine Sterilisierung mittels Hitze nicht ohne chemische Veränderungen vorgenommen werden können. Wenn ein solcher Stoff angewendet werden soll, so wird man zu anderen Sterilisierungsmethoden greifen müssen. Selbst bei an sich beständigen Versuchsstoffen kann bei der Erhitzung eine Veränderung bei Anwesenheit der anorganischen Nährsalze vor sich gehen.

Bei der Verwendung von Zuckerarten wird man an die Esterbildung mit Phosphorsäure, wie es für die Fruktose bekannt ist, denken müssen. Durch diese Erscheinung können die Versuchsergebnisse nicht unbeträchtlich beeinflusst sein. Es ist zwar nicht zu befürchten, daß bei der geringen Menge gebotener Phosphorsäure der gesamte Zucker in eine unverwendbare Form gebracht wird, wohl aber, daß die Phosphorsäure aus der Lösung scheinbar verschwindet. Bei *Mesotaenium* (siehe Tabelle 3), das Fruktose zur Stärkebildung nicht verwenden kann, scheint diese Erscheinung nicht in Betracht zu kommen. Denn in den entsprechenden Kulturen am Licht und in normaler Luft erfolgte normales Wachstum, was nicht der Fall sein könnte, wenn die gesamte Phosphorsäure an Zucker gebunden wäre und wenn dies den Versuchsausfall bedingte. In anderen Fällen könnten die Versuchsstoffe mit dem zum Leben notwendigen Eisen in Komplexbildung eintreten und so diesen Stoff scheinbar der Versuchslösung entziehen. Da das Eisen nach den Untersuchungen von U s p e n s k i (1927, S. 50 ff.) einen sehr wichtigen Nährstoff darstellt, der in einer ganz bestimmten Konzentration vorliegen muß, so wird man auch den Einfluß der organischen Kohlenstoffquellen auf das Eisen zu berücksichtigen haben. In anderen Fällen kann hydrolytische Spaltung von Stoffen stattfinden. Es läßt sich aber vielleicht nicht in allen Fällen klar überblicken, welcher Art diese Veränderungen sein können. Daher wird sich in manchen Fällen eine chemische und physikalische Kontrolle der Versuchslösungen nach ihrer Sterilisation empfehlen. In manchen Fällen kann diese Schwierigkeit dadurch vermieden werden, daß die Lösungen der Nährsalze und der zu prüfenden Stoffe gesondert in der Hitze sterilisiert und erst nach dem Erkalten unter aseptischen Bedingungen zusammengebracht werden. Wo auch bei der üblichen Zimmertemperatur chemische Umsetzungen zwischen den in der Lösung befindlichen Stoffen stattfinden können, wird man die Stoffe aus dem Bereich der Untersuchung fortlassen müssen. Wie aus den Bemerkungen hervorgeht, ist zur Vornahme verlässlicher Versuche eine genaue Kenntnis des chemischen und physikalischen Verhaltens der anzuwendenden Stoffe unbedingt erforderlich, um die Verlässlichkeit positiver und negativer Ergebnisse zu erkennen.

#### Über den Nachweis der Stärkebildung.

Um Stärkebildung in Objekten nachzuweisen, die normalerweise meist schon Stärke führen, hat man bisher die Stärke vor der Vornahme von Versuchen erst entfernt. Die in solchem Zellenmaterial aus den zugeführten Stoffen entstandene Stärkemenge

wurde nach dem Augenschein geschätzt und mit den Ausdrücken wie „viel“, „mäßig“, „spurenweise“ u. ä. angegeben.

Zur Erzielung stärkefreien Materiales pflegt man es eine Zeitlang zu verdunkeln. Da aber der Entstärkungsvorgang je nach dem Objekt, seiner physiologischen Beschaffenheit, die durch äußere Merkmale nicht immer charakterisierbar ist, und je nach den Außenbedingungen eine verschieden lange Zeit in Anspruch nimmt, so kann die zur völligen Entstärkung notwendige Zeit nicht ein für allemal angegeben werden. Sie muß vielmehr für jeden Einzelfall erst empirisch ermittelt werden. Es muß durch Entnahme von Proben des zur Entstärkung verdunkelten Materiales in regelmäßigen Zeitabschnitten festgestellt werden, ob die Entstärkung bereits restlos vor sich gegangen ist. So sehr man auf der einen Seite darauf sehen muß, daß die Zellen vollkommen stärkefrei sind, so sehr muß auch eine unnötige Verlängerung der Verdunkelung vermieden werden, weil das Zellmaterial bei zu langer Verdunkelung mehr oder weniger Schaden nimmt. Den Fortgang des Stärkeschwundes beobachtet man mittels der Jodprobe. Um auch die kleinsten Stärkemengen in den Chromatophoren deutlich erkennen zu können, wird eine Aufhellung des Zellenmateriales und starke Quellung der kleinen Körner mittels Chloralhydrat stets von Nutzen sein.

Aus der Stärkefreiheit der Proben wird dann auf die Stärkefreiheit des ganzen Zellenmateriales geschlossen. Die Berechtigung zu dieser Schlußfolgerung ist aber offenbar nur dann gegeben, wenn das Zellenmaterial physiologisch einheitlich ist und wenn während der Entstärkung in allen Teilen des Materiales gleichartige Außenbedingungen herrschen.

Physiologisch einheitliches Material liegt — Homogenität des Versuchsraumes vorausgesetzt — nach den Beobachtungen an Spirogyren nur in der progressiven Entwicklungsphase vor. Geht die Vermehrungsintensität zurück, so stellen sich bald Unterschiede ein. Der Zustand eines Materiales kann nur dann beurteilt werden, wenn seine Vorgeschichte bekannt ist. Das ist meistens nur bei den Organismen möglich, die sich in übersehbarer Weise kultivieren lassen. Bei dem aus der Natur geholten Versuchsmaterial ist uns die Vorgeschichte meistens nicht genug bekannt, und so kommt es, daß oft ein Material genommen wird, das sich infolge seines physiologischen Zustandes schwer und ungleichmäßig entstärken läßt. Selbst dann, wenn man ein stärkearmes Ausgangsmaterial heranzieht, von dem man also meist annehmen kann, daß es in der progressiven Phase steht, ist eine gleichmäßige Stärkelösung im Dunkeln noch nicht gewährleistet. Aus eigenen Versuchen ist bekannt (Czurda 1926 b), daß Teile solcher Watten stärkefrei sein können, während die übrigen noch verschieden große Mengen enthalten. Diese Beobachtung legte damals die Vermutung nahe, daß eine ungleichmäßige Entstärkung einen Eintritt von Stärkebildung in hypertonen Lösungen verschiedener organischer Kohlenstoffquellen, ein Ausbleiben in hypotonen Lösungen vortäuschen kann, da in der

hypertonischen Lösung eine weitere Stärkeauflösung verhindert wird. In diesem Sinne können die Angaben über positive Versuchsergebnisse mit hypertonischen Lösungen bei *Spirogyra* von de Vries (1888), Nadson (1890), H. Pringsheim & O. Müller (1922) gedeutet werden.

Auch die Außenumstände bei der Entstärkung haben einen Einfluß auf den Vorgang, da er außer von der physikalischen und chemischen Beschaffenheit der Außenlösung, über die wenig bekannt ist, auch von der Dichte des Materiales in der Lösung, Schichthöhe der Lösung, Art der Verteilung und Temperatur abhängt.

Wird ein Zellenmaterial der progressiven Entwicklungsphase zur Entstärkung herangezogen, so geht die Entstärkung in einer Lösung, die im Licht eine gute Zellvermehrung gestattet, bei Zimmertemperatur von 18—20° C (z. B. an absolut reinem Material von *Spirogyra varians*) in etwa 48 Stunden restlos vor sich. Durch Erhöhung der Temperatur auf 35° C wird der Vorgang beschleunigt, so daß schon in 24 Stunden das Material stärkefrei sein kann. Die Verwendung von destilliertem Wasser zeigt unter diesen Umständen die gleiche Wirkung. Es ist keine Beschleunigung oder Verlangsamung gegenüber Nährlösungen nachzuweisen gewesen. Erst bei längerer Dauer der Verdunklung (8 Tagen) macht sich der ungünstige Einfluß des destillierten Wassers (Nährsalzmangel!) morphologisch bemerkbar. Auch dies wird durch Temperaturerhöhung beschleunigt. Wird stärkereicherer Zellenmaterial herangezogen, so dauert schon wegen der größeren Stärkemengen allein der Vorgang länger. Bei solchem Zellenmaterial kann man aber öfters beobachten, daß auch 8—10tägige Verdunklung nicht zur völligen Entstärkung führt.

In den bisherigen Versuchen war die Entfernung der vorhandenen Stärke unbedingt notwendig, da eindeutige Ergebnisse in der Vermehrung des Stärkegehaltes bei noch stärkeführenden Zellen nur von langfristigen Versuchen zu erwarten waren. Diese konnten meistens nicht vorgenommen werden, weil mit unreinem Versuchsmaterial experimentiert worden ist. Über 6 Tage hinaus konnten meistens die Versuche nicht ausgedehnt werden, da eine Schädigung des Versuchsmateriales seitens der Stoffwechselprodukte der Bakterien und Pilze einzutreten pflegte. Liegt bakterien- und pilzfreies Versuchsmaterial vor, so ist eine Entstärkung nicht unbedingt notwendig, da anzunehmen ist, daß in den Lösungen ohne verwertbare Kohlenstoffquellen die vorhandene Stärke gelöst; bei Anwesenheit verwendbarer Stoffe ist aber ein Erhaltenbleiben bzw. eine Vermehrung der Stärkemenge zu erwarten.

Bei *Mesotaenium caldariorum*, *Cosmarium Botrytis*, *Cosmarium inpressulum* und *Zygnema sp.* (Nr. 1) ist eine Entstärkung erst nach sehr langen Zeiträumen in kohlenstofffreien Lichtkulturen zu erzielen. Sie geht außerdem sehr ungleichmäßig vor sich. Bei der Entstärkung durch Verdunklung nehmen meistens die Zellen wegen der langen Dauer Schaden. Ein Erfolg ist um so sicherer, je ärmer das Zellenmaterial an Stärke ist. Dazu kann eine entsprechende Vorkultur verhelfen.

In ähnlicher Weise verhalten sich nach unveröffentlichten Untersuchungen des Herrn Prof. Dr. P r i n g s h e i m *Chlamydomonas* sp. (Nr. 1), *Chlorococcum humicolum*, *Horridium nitens*, *Stichococcus mirabilis*, *Haematococcus pluvialis*, *Gonium pectorale*, *Coccomyxa simplex*, *Chlorella vulgaris*. Diese verlieren sehr langsam und unregelmäßig im Dunkeln ihre Stärke.

Um klar zu erkennen, ob und inwieweit ein dargebotener Stoff zur Stärkebildung geeignet ist, genügen die bisherigen schätzungsweisen Bestimmungen der Stärkemenge nicht. Es sollten an ihren Platz quantitative Bestimmungen treten, die erstens auch feinere Unterschiede erkennen lassen, und die zweitens vergleichende Untersuchungen dadurch, daß sie in zahlenmäßigen Ausdruck gebracht werden können, ermöglichen. Genaue quantitative Stärkebestimmungen haben bei Blättern bereits G a s t (1917), H o r n (1923) und A h r n s (1925) mittels der Zuckerbestimmung nach enzymatischer Verzuckerung der Stärke vorgenommen. Diese könnten vielleicht auch bei Algen anwendbar sein.

Aber auch solche Daten würden uns noch nicht hinreichend über die Eignung des Stoffes zur Stärkebildung unterrichten. Ein Teil der aufgenommenen Substanzmenge kann zur Bildung lebender Substanz, ein zweiter Teil zur Atmung verwendet werden, so daß nur ein Teil in der Zelle als Stärke deponiert werden würde. Da die verschiedenen dargebotenen Stoffe die beiden erstgenannten Prozesse verschieden beeinflussen können, so kann die Menge gebildeter Stärke ohne gleichzeitige Beobachtung der Vermehrungsintensität und der Atmungsintensität nicht richtig beurteilt werden. Das sind Zukunftsaufgaben.

#### Über die Eignung der beiden Versuchsanordnungen.

Da die beiden Versuchsanordnungen auf die Lebenserscheinungen der grünen Zelle einen verschiedenen Einfluß nehmen, muß erwartet werden, daß dadurch auch der Stärkebildungsvorgang indirekt beeinflußt wird. Ob er auch direkt beeinflußt wird, läßt sich ohne eingehende experimentelle Prüfung zunächst nicht sagen. Die ersten Versuche zur Erzielung von Stärkebildung wurden im Dunkeln vorgenommen (d e V r i e s 1888, K l e b s 1887, B o k o r n y 1888). Durch die Mißerfolge mit den Zuckern, die nach den damaligen Vorstellungen als Stärkeaufbauzwischenprodukte aufgefaßt wurden, sah sich B o k o r n y zur Annahme veranlaßt, daß der Lichtmangel die Stärkebildung hemmt. Er hat bei den späteren Versuchen zu kohlenstofffreien Lichtkulturen greifen wollen. Die bei den verschiedensten in dieser Weise geprüften Stoffen beobachtete Stärkebildung hat er ohne entsprechende Kritik über die Zuverlässigkeit der Versuchsanordnung (siehe S. 229f) der Ausnützung der dargebotenen Kohlenstoffquellen zugeschrieben. Er glaubte ferner damit den hemmenden Einfluß der Dunkelheit nachgewiesen zu haben. Damit war zum erstenmal die Frage aufgetaucht, ob die beiden Versuchsanord-

nungen in ihrer Wirkung auf den Stärkebildungsvorgang gleichwertig sind. T r e b o u x war wohl der Erste, welcher in bestimmter Weise auf die Unzulänglichkeiten der B o k o r n y schen Versuchsanordnung hingewiesen hat. Er betonte die große Bedeutung der Verwendung absolut reinen Materiales und berichtet über Versuche, die er an 42 absolut reinen (?) Algenspezies vorgenommen haben will. Das Wachstum und die Stärkebildung hat er in Dunkelkulturen untersucht. Das Hauptargument, das ihn zur Verwendung von Dunkelkulturen veranlaßt hat, war die Befürchtung, daß die Atmungskohlensäure eine Fehlerquelle darstellt. Ob dies bestimmte Beobachtungen nahegelegt haben, ist jedoch nicht ersichtlich gemacht. Ich habe an einer früheren Stelle darauf hingewiesen (siehe S. 230f.), daß bei den von mir untersuchten Algen solche Befürchtungen unberechtigt sind. Es kann also ohne vorhergehende Untersuchung das Bestehen dieser Möglichkeit nicht angenommen werden. Größtenteils wurde aber von den verschiedenen Forschern die Dunkelkultur gewählt, weil sie mit unreinem Material experimentiert haben, wo die Anwendung CO<sub>2</sub>-freier Lichtversuche zwecklos war. Fällt dieser Umstand als entscheidendes Moment bei der Wahl der Versuchsanordnung weg, so fragt es sich, ob die beiden Möglichkeiten in ihren Ergebnissen gleichwertig sind oder welche der beiden vorzuziehen ist.

Aus der Tatsache, daß das Licht allgemein nicht ohne Einfluß auf die Lebenstätigkeit der Organismen ist, dürfte eine Lichtwirkung auf die Menge der gebildeten Stärkemenge zu erwarten sein. Die Lichtwirkung könnte den Stärkebildungsvorgang direkt und indirekt beeinflussen. Den Stärkebildungsvorgang selbst scheint das Licht nicht in bemerkenswerter Weise zu beeinflussen (W i n k l e r 1889, S. 530). Es ist eine lange bekannte Tatsache, daß sich bei höheren Pflanzen sowohl in den ständig verdunkelten als auch in den belichteten Teilen Stärke bilden kann. Auch bei den Algen scheint dies zuzutreffen (C z u r d a 1926b, *Mesotaenium*). Ob sich bei genaueren Versuchen doch nicht noch ein unbedeutender direkter Einfluß wird sicherstellen lassen, läßt sich zurzeit nicht vermuten.

Die direkte Beeinflussung des Stärkebildungsvorganges ist schwer zu erkennen, weil die Menge gebildeter Stärke in Abhängigkeit steht vom Ablauf anderer Zellprozesse (Wachstum, Permeabilität), die ihrerseits sehr beeinflufßbar sind. So hat A r t a r i (1913, S. 434) gefunden, daß die Erntemenge von *Chlamydomonas Ehrenbergii* bei Kultur auf Zucker bei Unterbindung der CO<sub>2</sub>-Assimilation am Licht weit größer ist als in den Dunkelkulturen. Er hat in 100 ccm Nährlösung mit 2 %igem Glukosezusatz nach einmonatlicher Kultur und bei gleich starker Beimpfung nachstehende Mengen erhalten (Volumen des sedimentierten Zellenmateriales):

ohne Zucker am Licht mit CO <sub>2</sub>	mit Zucker am Licht ohne CO <sub>2</sub>	mit Zucker im Dunkeln mit CO <sub>2</sub>	mit Zucker am Licht mit CO <sub>2</sub>
0,85 ccm	1,35 ccm	0,57 ccm	1,95 ccm

Ein gleiches Verhalten der Ernteerträge unter diesen verschiedenen Bedingungen habe ich auch bei *Mesotaenium caldariorum* erhalten. Da bei der mikroskopischen Prüfung des Zellenmaterials von *Mesotaenium* auf Stärkegehalt der CO<sub>2</sub>-freien Lichtkulturen um ein Vielfaches kleiner war als in den entsprechenden Dunkelkulturen, die Erntemenge aber bedeutend größer, so hat offenbar das Licht dadurch, daß es das Wachstum fördert, einen indirekten Einfluß auf die Menge gebildeter Stärke, weil ein Großteil des aufgenommenen Zuckers zur Zellvermehrung und nicht zur Speicherung verwendet worden ist. Im Dunkeln, wo die Zellvermehrung gehemmt ist, wird die aufgenommene Zuckermenge in Form von Stärke abgelagert. Will man eine reichliche Stärkebildung erzielen, so wird es sich empfehlen, bei *Mesotaenium* Dunkelkulturen anzuwenden. Wie das bei anderen Organismen ist, wissen wir nicht. Da wir aber von verschiedenen Protococcalen (C h o d a t 1913) wissen, daß sie sich auch im Dunkeln gut vermehren können, werden wir annehmen dürfen, daß sich bei anderen Algen auch im Dunkeln keine großen Stärkemengen ablagern müssen. Infolge der verwickelten Verhältnisse ist ohne experimentelle Grundlage kaum etwas vorauszusehen.

Bei diesen Erörterungen wurde vorausgesetzt, daß die Permeabilität in beiden Fällen gleich groß ist, daß sie also weder von der Licht- noch der Kohlensäuremenge abhängig ist. Da eine solche nach B e n e c k e - J o s t (1924, I, S. 34) in beiden Fällen vorliegen kann, so müssen wir auch bei der Aufnahme der Kohlenstoffquelle mit einer verschiedenen Permeabilität rechnen. Der vorhin ausgeführte einfache Sachverhalt, daß bei gleichbleibender Stoffaufnahme schon durch das verschieden stark vor sich gehende Wachstum verschiedene Stärkemenge gebildet werden könne, könnte durch verschiedene Permeabilität eine weitere Verwicklung erfahren. Dabei wird nicht nur die Permeabilität der Protoplastenoberfläche, sondern auch die der Chloroplastenoberfläche in Betracht zu ziehen sein.

Nach diesem Stand der Dinge mußte bei neuerlicher Inangriffnahme von Stärkebildungsversuchen der ganze Komplex von Möglichkeiten im Auge behalten werden, um zunächst festzustellen, inwieweit sich die eine oder die andere der beiden Methoden besser eignen. Es wurde daher in meinen eigenen Versuchen (1926b) erst das Verhalten eines Zellmaterials, das unter normalen optimalen Wachstumsbedingungen immer eine gewisse Stärkemenge besitzt, in einer C-freien Lösung, die unter normalen Licht- und Luftverhältnissen eine gute Zellvermehrung gestattet, unter die beiden Versuchsbedingungen gebracht. Beobachtet wurde, ob und wie lange die Zellvermehrung und das Zellwachstum auf Kosten der gespeicherten Reservestoffe anhalten kann. Zunächst konnte man annehmen, daß sie auf Kosten der in der Zelle aufgestapelten Reservestoffe (Stärke), die für den Verbrauch leicht erreichbar sein müssen, bis zu deren Verbrauch vor sich gehen könnten. Die beiden Versuchsanstellungen sind indessen aus gewissen technischen Gründen, die schon erwähnt worden sind, in ihrer anfäng-

lichen Wirkung nicht ganz gleich und gestatten nicht einen direkten Vergleich. Beim Dunkelversuch setzen nämlich die Versuchsbedingungen gleichzeitig mit der Verdunkelung ein, im CO<sub>2</sub>-freien Lichtversuch werden sie erst nach Verlauf einer gewissen Zeit erreicht. Um so wichtiger ist es, sich über das Verhalten des Versuchsmaterials in beiden Fällen klar zu werden.

Eine Orientierung über die Dauer der Zellvermehrung und des Zellwachstums geschah in nachstehender Weise. Die in Reinkultur vorliegenden fadenförmigen Algen (*Spirogyra varians*, *Zygnema sp.* (Nr. 1), *Zygnema peliosporum*) wurden auf die glatte Oberfläche von Nährsalzagar (Schrägagarrröhrchen) gestreckt aufgelegt und die Entstehung und der Fortgang der Fadenschlingelung, welche durch Zellvermehrung und Zellvergrößerung verursacht wird, beobachtet. Für Kulturen unter normalen Bedingungen sind solche Fadenschlingelungen in einer vorhergehenden Mitteilung (1925b, Abb. C und E) dargestellt worden. Frisch angesetzte Kulturen zeigten unter den Versuchsbedingungen nach Verlauf der ersten 24 Versuchsstunden eine leichte Fadenschlingelung. Sie nahm während dieser Zeit langsamer zu als in den Vergleichskulturen unter normalen Wachstumsbedingungen; auch erreichte sie nach Verlauf dieser Zeit bei weitem nicht den Betrag der Vergleichskulturen. Zwischen den Dunkelkulturen und den CO<sub>2</sub>-freien Lichtkulturen ergab sich nach dem schließlich erreichten Grad der Fadenschlingelung geurteilt, kein Unterschied. Im weiteren hat die Fadenschlingelung nicht mehr in nachweisbarer Weise zugenommen, so daß das Fadenmaterial nach 8 Versuchstagen eine höchstens 1 $\frac{1}{2}$ -fache Fadenverlängerung erreicht hat. Die Vergleichskulturen zeigten eine über das zehnfache hinausgehende Fadenverlängerung. Nach dieser Zeit enthielten die Zellen noch große Mengen unverbrauchter Stärke. Es ist also trotz des Lichtzutrittes und genügender Reservestoffmenge im CO<sub>2</sub>-freien Lichtraum ebenfalls eine Zellteilungshemmung eingetreten. Die Wirkung des CO<sub>2</sub>-Entzuges ist also tiefgreifender, als vielleicht erwartet wurde (siehe schon B o l t e 1920, S. 317). Welcher Art sie ist, können erst weitere Untersuchungen verständlich machen. Zellvermehrungen erfolgen zwar anfangs in beiden Fällen. Da aber als maximale Fadenverlängerung höchstens das 1 $\frac{1}{2}$ -fache in Betracht kommt, dieses aber nicht in unbedeutendem Maße auch auf die beobachtete ungewöhnliche Zellverlängerung während der ganzen Versuchszeit zu setzen ist, so können anscheinend nur jene Zellteilungen durchgeführt worden sein, die schon vor dem Versuchsbeginn vorbereitet waren und während der ersten Versuchsstunden noch abgelaufen sind. Auf Kosten der allmählich in Lösung gehenden Stärke können demnach bei den untersuchten Algen wenigstens, höchstens Zellverlängerungen (allgemeiner Zellvergrößerungen), nicht aber Zellteilungen ablaufen.

Die Versuche mit stärkereichem Ausgangsmaterial sind noch aus einem anderen Grunde von einem gewissen Interesse. Den Algen der Versuchskulturen waren bis auf den Licht- oder den



CO<sub>2</sub>-Mangel die gleichen günstigen Außenbedingungen geboten worden, wie den Algen der Vergleichskulturen unter normalen Bedingungen. Während aber in den Vergleichskulturen der Stärkegehalt rapid abnahm, ging die Stärkelösung in den Versuchskulturen langsam vor sich. Nur wenn stärkearmes Ausgangsmaterial der ersten Tage einer neuen Entwicklungsperiode zu Versuchen herangezogen worden ist, war in 1—2 Tagen in den Versuchskulturen Stärkefreiheit erzielt worden, während in den Vergleichskulturen noch Stärke vorlag. Das Verhalten des stärke-reichen Zellenmaterials unter den beiden Versuchsbedingungen zeigt uns, daß sowohl der Lichtentzug als auch der CO<sub>2</sub>-Entzug in einer besonderen, heute noch nicht erkannten Weise auf das Zellgeschehen einwirken, wodurch das auffallende Verhalten der Zellen zustande kommt.

Die Wirkung der beiden Versuchsanordnungen bei Darbietung einer verwertbaren Kohlenstoffquelle konnte bei fädigen Algen leider noch nicht beobachtet werden, da sich die bisher herangezogenen fädigen Zynemalen zur Ausnützung der versuchten C-haltigen Stoffe als ungeeignet erwiesen haben. Aus der Reihe der von mir reingezüchteten Konjugaten konnte nur das einzellig auftretende *Mesotaenium* verwendet werden. Bei Darbietung von Glukose und Maltose von geeigneter Konzentration erfolgt sowohl im Dunkeln als auch im CO<sub>2</sub>-freien Raum eine Zellvermehrung, die zwar nicht unbedeutend ist, die aber doch eine sehr beträchtliche Hemmung gegenüber Lichtkulturen bei CO<sub>2</sub>-Zutritt erkennen läßt. Besonders gehemmt erscheint die Zellvermehrung in den Dunkelkulturen. Makroskopisch erscheinen diese grünlichgelb, die CO<sub>2</sub>-freien Lichtkulturen normal sattgrün. Die mikroskopische Untersuchung der dunkel gehaltenen Zellen zeigt folgenden, zytologisch bemerkenswerten Sachverhalt: Die Zellen sind stark verlängert. Viele von ihnen zeigen aufgedunsene Gestalten. Der Chromatophor ist wegen seiner Blässe nur aus der Größe der dichtgedrängten Stärkemassen ungefähr räumlich erkennbar. Kern- und Zellteilungen sind, anscheinend mechanisch, durch die großen Stärkemassen gehemmt. Es kommt vielfach nur zu unvollständigen Zellteilungen. Es entstehen zwei-, auch mehrkernige Zellen, die eine oder mehrere Einschnürungen besitzen. Meistens liegt aber der Kern der mit Stärke überfüllten Zellen an dem einen stärkefreien Zellende. Die trotzdem vor sich gehenden Kern- und Zellteilungen führen zur Bildung einer sehr kurzen und einer sehr langen Zelle. Dies kann sich mehrfach wiederholen. Ein 6 Wochen im Dunkeln auf 1 %iger Glukose gezüchtetes Zellenmaterial von *Mesotaenium* zeigte, nach der Länge sortiert und kurvenmäßig dargestellt, eine zweigipfelige Kurve mit einem Maximum bei einer Zelllänge von 18 und 48  $\mu$ . Eine weitere Kultur der dabei oft genug erhaltenen kernhaltigen, aber chromatophorenfreien kleinen Zellen ist bisher nicht gelungen. In den CO<sub>2</sub>-freien Lichtkulturen haben die Zellen normale morphologische Beschaffenheit. Sie unterscheiden sich von solchen eines unter normalen Bedingungen gehaltenen Materiales nur durch den größeren Stärkegehalt.

Vergleicht man das Verhalten von *Mesotaenium* mit dem von *Spirogyra*, so zeigt sich, daß Kern- und Zellteilung bei *Spirogyra* bis auf die anfangs ablaufenden Teilungen gänzlich gehemmt sind, während bei *Mesotaenium* auch später solche vor sich gehen können. Zellstreckung erfolgt aber bei beiden Algen.

Aus den wenigen, orientierenden Untersuchungen ergibt sich als wichtiges Resultat, daß die Unterbindung der CO<sub>2</sub>-Assimilation durch Licht- und Kohlensäureentzug durch ihre verschiedenen Wirkungen auf die verschiedenen Zellvorgänge nicht den gleichen Einfluß auf die gebildete Stärkemenge haben. Solange wir also den Stärkebildungsvorgang nicht genauer kennen, wird man beide Versuchsanordnungen nebeneinander verwenden müssen, um erst ihre Wirkungen besser verstehen zu lernen.

### E r g e b n i s s e.

Bald nach den ersten positiven Ergebnissen an höheren Pflanzen über Stärkebildung aus organischen Stoffen wurden auch bei den grüingefärbten Algen derartige Versuche vorgenommen. Begreiflicherweise wurden solche Algen als Versuchsobjekte gewählt, bei welchen eine Veränderung des Stärkegehaltes gut zu beobachten war. Das waren in der Hauptsache die Vertreter der Gattung *Spirogyra*. Die einfachen und klaren Zellverhältnisse waren es, die einerseits die Feststellung des Entstärkungserfolges, andererseits der erfolgten Stärkebildung bequem gestatten. Klebs (1887) war wohl der erste, der Algen zu solchen Versuchen herangezogen hat.

Im Jahre 1888 hat Bokorny in einer langen Reihe von Versuchen bei verschiedenen Vertretern der Gattung *Spirogyra* die Eignung verschiedener organischer Substanz zur Stärkebildung festzustellen begonnen. In den allgemeinen Bemerkungen mußte bereits mehrmals auf seine Versuchsmethodik eingegangen werden. Die anfänglichen, negativ verlaufenen Dunkelversuche haben ihn zur Verwendung CO<sub>2</sub>-freier Lichtversuche im späteren Arbeiten veranlaßt. Bei vielen Stoffen beobachtete er dann eine Stärkebildung. Da er aber ohne eine entsprechende Kontrolle über die Eignung der nicht völlig einwandfreien Versuchsanstellung und ohne Überprüfung der Ergebnisse mittels anderer Methoden gearbeitet hat, so sollen seine Ergebnisse im Hinblick auf frühere Bemerkungen nicht im einzelnen aufgeführt werden. (Siehe auch Treboux 1905, Czapek 1913, I. S. 394, Schroeder 1917, S. 109, 136, Czurda 1924, 1925b, 1926b, Mainx 1927). Eine tabellarische Zusammenstellung seiner Ergebnisse findet sich übrigens in mehreren seiner vielen Darstellungen, (z. B. 1917).

Im Jahre 1888 hat auch de Vries bei *Spirogyra* gelegentlich seiner plasmolytischen Studien in einer 4,1%igen Glycerinlösung, welche bereits plasmolytisch wirksam war und welche nach meinen Beobachtungen (1926b) ein Absterben der Zellen von *Spirogyra* und *Zygnema* mit sich bringt, Stärke in Zellen beobachtet, die vorher durch Verdunklung stärkefrei gemacht waren.

Da die Versuche im Dunkeln gestanden haben, glaubte er einen Fall von Stärkebildung damit erwiesen zu haben. Da nach eigenen Beobachtungen (1926b) in hypertonischen Zucker- und Alkohol- (Glyzerin, Mannit, Dulzit) Lösungen Stärkelösung unterbleibt, so kann diese Beobachtung auch so erklärt werden, daß in dem Glyzerinversuch nicht völlig stärkefreies Material gelangt war, welches in der hypertonischen Lösung seine Stärke nicht weiter aufgelöst hat. Diese Erklärung gewinnt um so mehr an Wahrscheinlichkeit, als bei de Vries etwas niedrigere Konzentrationen des Glyzerins, welche bereits hypotonisch waren, keine Stärkebildung ergaben (vgl. S. 234). Überdies haben sich in meinen Versuchen 6 *Spirogyra*-Arten als unfähig zur Glyzerinausnützung erwiesen.

Ähnliches könnte vielleicht auch in den Dunkelversuchen N a d s o n s (1890) mit *Spirogyra* sp., *Hydrodictyon utriculatum*, *Cladophora* sp. und *Oedogonium* sp. der Fall gewesen sein. Er untersuchte die Wirkung von Glukose, Rohrzucker und Glyzerin bei allen genannten Arten und die Wirkung von Inulin bei den beiden erstgenannten. Glukose und Rohrzucker wurde von allen Arten, Glyzerin von den drei erstgenannten vermeintlich zur Stärkebildung verwertet. Auf Grund meiner eingehenden Prüfung bei mehrerlei *Spirogyra*-Arten neige ich zu der geäußerten Annahme einer unvollkommenen Entstärkung. Auch die Ergebnisse mit *Hydrodictyon* scheinen unsicher zu sein, weil K l e b s (1891) nicht immer eine Stärkebildung im Dunkeln erreichen konnte.

Im Jahre 1890 hat B e y e r i n c k seine ersten Ergebnisse mit den Kulturversuchen chlorophyllführender Organismen bei Ausschluß von Pilzen und Bakterien veröffentlicht. Seinen Versuchen kommt eine besondere historische Bedeutung zu. Sie bilden nämlich den Grundstein zur modernen Algenkultur und gleichzeitig zur modernen Untersuchungsmethode des Kohlenhydratstoffwechsels der Algen. Seine ersten Versuche sind freilich noch nicht in ihrer Anstellung so präzisiert, daß wir ihnen für unsere Zwecke brauchbare Daten entnehmen könnten. Es wurden mehrere organische Kohlenstoffquellen gleichzeitig geboten, so daß die Wirkung der einzelnen Stoffe nicht klar hervortritt. Aus der beim reingezüchteten *Scenedesmus acutus* beobachteten Steigerung der Vermehrung in normalen Lichtkulturen konnte auf eine Ausnützung der dargebotenen Glukose, Saccharose und Maltose geschlossen werden. Dieser Schluß war jedoch zunächst nicht sicher, da 1. neben den Zuckern auch Pepton in der Lösung vorgelegen hat und da 2. die Zucker auch ohne zur Ernährung zu dienen, durch bloße Puffertätigkeit oder dergleichen eine Förderung des Wachstums verursacht haben konnten. Versuche mit Dunkelkulturen und CO<sub>2</sub>-freien Lichtkulturen sind nicht vorgenommen worden. Auf Grund von Analogien und späteren Untersuchungen ist es aber sehr wahrscheinlich geworden, daß eine Ausnützung der Zucker als Kohlenstoffquelle tatsächlich stattgefunden hat. Für *Chlorella* zeigte er in ähnlicher Weise eine Förderung des Wachstums bei Maltosezusatz.

In der Folgezeit sind wegen der leichten Kultivierbarkeit wiederholt diese beiden Vertreter sowie eine größere Zahl von deren nächsten Verwandten aus der Gruppe der Protococcalen und *Stichococcus* und *Hormidium* aus der Gruppe der Ulothrichalen für Kulturversuche herangezogen worden. Man interessierte sich zunächst nur für die Stoffe bzw. Stoffgemische, die eine bessere Vermehrung gewährleisten. Durch eine eingehendere Analyse ist die Wirkung der einzelnen Stoffe auf das Wachstum und Stärkebildung kaum untersucht worden, so daß wir in diesen Arbeiten keine verlässlichen Daten für unsere Zwecke vorfinden. Die angestellten Untersuchungen sollen daher hier nur nach den Verfassern angeführt werden: Krüger (1892), Artari (1898, 1902), Radais (1900), Matruchot und Molliard (1902), Charpentier (1903), Grintzesco (1902—1903), Adjaroff (1905), Chodat (1913), Mendrecka (1913), Großmann (1921), Tanner (1924), Roach (1926), Eilers (1927) (siehe Tabelle 3).

Inzwischen ist die Wirkung verschiedener kohlenstoffhaltiger Substanzen speziell auf die Stärkebildung untersucht worden. 1905 machte Treboux die Angabe, aus der Gruppe der Protococcalen, Volvocalen, Diatomeen, Conjugaten 42 Algenarten in absoluter Reinkultur auf ihre Fähigkeiten der Verwertung organischer Säuren als Kohlenstoffquellen für Wachstum und Stärkebildung geprüft zu haben. Verwendet wurden: Ameisen-, Essig-, Propion-, Milch-, Butter-, Valerian-, Oxal-, Bernstein-, Apfel-, Wein- und Zitronensäure. Die Stoffe wurden in Dunkelkulturen den Algen geboten, da dieser Autor die Anwendung CO<sub>2</sub>-freier Lichtversuche für unzuverlässig hielt. Gegen seine Versuche sind von verschiedener Seite Bedenken erhoben worden. Zu dem bereits Gesagten (S. 239) soll noch hinzugefügt werden, daß der Ernteertrag von *Scenedesmus*, *Chlamydomonas*, *Euglena* und *Chlorella* beim Vergleich mit den Untersuchungsergebnissen von Artari (1913—1914), Roach (1926) und Mainx (1927b) ganz außerordentlich hoch ist. Kontrollversuche unter normalen Bedingungen sind zum Vergleich nicht gemacht worden. Eine genaue Nachprüfung ist wegen des Mangels an ausführlichen Angaben über die Versuchsanstellung nicht möglich. Für einzelne Arten (*Euglena viridis*, *Euglena gracilis*) konnten die positiven Angaben hinsichtlich der Verwendung von Zitronensäure überdies nicht bestätigt (Ternetz 1912, E. Pringsheim 1914a, Mainx 1927b). Durch die Untersuchungen der letztgenannten drei Forscher ist auch eine frühere Angabe über Auswertung von Zitronensäure (Zumstein 1899) seitens *Euglena gracilis* widerlegt worden.

In ähnlicher Weise, wie die Förderung durch Zucker usw. an Kulturen verschiedener Protococcalen untersucht worden ist, wurde auch bei Vertretern anderer Gruppen diesem Punkt Aufmerksamkeit geschenkt. So hat an stärkebildenden Arten Jakobsen (1910—1912) das Verhalten von *Chlamydomonas intermedia*, *Chl. Ehrenbergii*, *Chl. variabilis*, *Carteria ovata* und *Chlorogonium euchlorum*, E. Pringsheim das von *Euglena*

*gracilis* (1914 a), *Haematococcus pluvialis* (1914 b) in Kultur beobachtet.

In neuester Zeit wurden wiederum an unreinem Material einer nicht näher bestimmten *Spirogyra* von H. Pringsheim & O. Müller (1922) die Stärkebildung aus Zuckern und Alkoholen im Dunkeln untersucht. Es wurde auf S. 236 f bereits auf die auffallende Tatsache hingewiesen, daß diese beiden Forscher allein in hypertonischen Lösungen Stärkebildung angetroffen haben, nicht in den hypotonischen Lösungen, und daß dieses Ergebnis gegen die sonstigen Erfahrungen spricht (vgl. S. 252). Wo eine Stärkebildung aus zugeführten Stoffen sicher nachgewiesen ist (*Chlamydomonas*, Artari 1913, *Mesotaenium*, Czurda 1926 b), da erfolgt sie auch in hypotonischen Lösungen. Die Richtigkeit der Schlußfolgerung von H. Pringsheim & O. Müller, daß mit ihren Versuchen der Nachweis einer Stärkebildung aus den zugeführten Stoffen erfolgt ist, wurde nach meinen neuerlichen Versuchen mit sechs verschiedenen Arten zweifelhaft. Denn das Vorkommen von Stärke in hypertonischen Lösungen könnte auch durch Verwendung nicht völlig stärkefreien Materiales verständlich gemacht werden (siehe S. 236).

Kurz darauf hat Gillis (1923) in fast völliger Anlehnung an die verschiedenen Versuchsanordnungen Bokornys neuerliche Versuche mit *Spirogyra* (vornehmlich *porticalis*) vorgenommen. Da er die verschiedenen Mängel der Bokornyschen Versuchsanstellungen nicht berücksichtigt hat, auf die schon oben an verschiedenen Stellen hingewiesen worden ist (S. 227 ff), und er die Versuche ohne Verbesserung der Methode, besonders der der kohlenstofffreien Lichtversuche, wiederholt hat, sind seine Versuchsergebnisse unter Berücksichtigung meiner eigenen Beobachtungen unbrauchbar.

Versuche mit entsprechenden Kontrollen wurden erst in neuester Zeit vorgenommen: Czurda (1922) bei *Mesotaenium*, Czurda (1926 b) bei *Mesotaenium*, *Cosmarium botrytis*, *Cosmarium impressulum*, *Zygnema* sp. (Nr. 1), *Zygnema peliosporum*, *Spirogyra varians*, E. Pringsheim und Mainx (1926) bei *Polytoma uvella*, Mainx (1927 b) bei verschiedenen Euglenenarten.

Wie ersichtlich, sind auch diese Feststellungen ein noch sehr bescheidener Anfang eines Eindringens in den Chemismus des Stärkeaufbaues. Es ist an Hand dieser Ergebnisse kaum voraussehen, ob und inwieweit wir auf diesem Wege in den Chemismus einen Einblick überhaupt erlangen werden. Denn wir übersehen zurzeit nicht, bei welchen Stoffen, bei welchen ihrer Konzentrationen und bei welchen Organismen eine Stärkebildung stattfindet oder ausbleibt. Nur eine umfangreiche Zahl von derartigen Beobachtungen kann uns dem Ziel näherbringen. Aus dieser Erkenntnis heraus haben auch manche bisherigen Forscher eine ganz große Zahl von Stoffen zur Untersuchung herangezogen, aber wegen der zahlreichen Fehlerquellen keine klaren Versuchsergebnisse erzielt.



## Zucker und Alkohole.

Spezies	Autor	Glukose	Fruktose	Mannose	Galaktose	Maltose	Saccharose	Laktose	Glycerin	Erythrit	Mannit
<b>Volvokalen:</b>											
<i>Haematococcus</i> . . . . .	Chodat, 1913 . . . . .	(—)									
<i>Chlorogonium euchlorum</i> . . . . .	Jakobsen, 1910 . . . . .	?				?	?				
<i>Chlorogonium euchlorum</i> . . . . .	Czurda, unveröffent- licht . . . . .	—	+	?	?	+	+	?			+
<i>Chlamydomonas Ehrenbergii</i> . . . . .	Artari, 1913, 1914 . . . . .	+	(+)	(—)	(+)	(+)	(+)	(?)	?		
<i>Chlamydomonas variabilis</i> . . . . .	Jakobsen, 1910 . . . . .										
<i>Chlamydomonas</i> sp. (No. 1) . . . . .	Czurda, unveröffent- licht . . . . .	+	—	?	—	+	+	?			+
<i>Asterococcus superbus</i> . . . . .	Czurda, unveröffent- licht . . . . .	—	—	—	—	—	—	—			—
<i>Polytoma uvella</i> . . . . .	E. G. Pringsheim, 1921 . . . . .										
„ „ . . . . .	E. G. Pringsheim & F. Mainx, 1926 . . . . .	—									
<b>Eugleninen:</b> (Paramylonbildung)											
<i>Euglena gracilis</i> . . . . .	E. G. Pringsheim, 1912 . . . . .										
„ „ . . . . .	Mainx, 1927 b . . . . .	(+)					(—)		(—)		(—)
<i>Euglena anabaena</i> v. <i>minor</i> . . . . .	Mainx, 1927 b . . . . .	—					(—)		(—)		(—)
<i>Euglena viridis</i> . . . . .	Mainx, 1927 b . . . . .	(—)					(—)		(—)		(—)
„ <i>pisciformis</i> . . . . .		(—)					(—)		(—)		(—)
„ <i>deses</i> . . . . .		(—)					(—)		(—)		(—)
„ <i>minima</i> . . . . .		(—)					(—)		(—)		(—)
„ <i>Klebsii</i> . . . . .		(—)					(—)		(—)		(—)
„ <i>mucifera</i> . . . . .		(—)					(—)		(—)		(—)
<i>Zolacium vesiculosum</i> . . . . .	Mainx, 1927 b . . . . .	(—)							(—)		(—)
<i>Phacus pleuronectes</i> . . . . .	Mainx, 1927 b . . . . .	(—)					(—)		(—)		(—)
<i>Astasia ocellata</i> . . . . .	E. G. Pringsheim, 1921 . . . . .										
„ „ . . . . .	Mainx, 1927 b . . . . .	(—)							(—)		
<b>Konjugaten:</b>											
<i>Mesotaenium caldariorum</i> . . . . .	Czurda, 1926 . . . . .	+	—	—	?	+	+	?	—		—
<i>Zosmarium Botrytis</i> . . . . .		—	?	—	?	—	—	?	—		—
<i>Zosmarium impressulum</i> . . . . .		—	—	—	?	—	—	—	—		—
<i>Zygnema</i> sp. . . . .		—	—	—	—	—	—	—	—		—
<i>Zygnema petiosporum</i> . . . . .		—	—	—	—	—	—	—	—		—
<i>Spirogyra varians</i> . . . . .		—	?	—	—	—	—	?	—		—
<i>Spirogyra tenuissima</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	?	—		—	
<b>Ulotrichalen:</b>											
<i>Ulthococcus bacillaris</i> . . . . .	Artari, 1902 . . . . .	(+)	(+)	(—)	(+)	(+)	(+)				
„ „ . . . . .	Matrouchet & Mol- liard, 1902 . . . . .	(+)	(+)			(+)	(+)	(+)	(+)		(+)
„ „ . . . . .	Eilers, 1927 . . . . .	(+)	(+)			(—)	(+)	(—)	(—)		(+)
<i>Ulthococcus minor</i> . . . . .	Adjaroff, 1905 . . . . .	(+)									
<i>Uromidium</i> . . . . .	Kufferath, 1921 . . . . .					+		(+)			

Andere organische Kohlenstoffverbindungen.

Spezies	Autor	Ameisensäure	Essigsäure	Propionsäure	Milchsäure	Zitronensäure	Weinsäure	Buttersäure	Apfelsäure	Hykokoll	Asparagin	Leucin	Pepton	
<b>Protozoen:</b>														
<i>nedesmus acutus</i> . . .	Andresen, 1913												(+)	
<i>orella luteoviridis</i> . . .	Kufferath, 1913	+	-	-	-	-	-						-	
„ <i>vulgaris</i> . . . . .	Beyerinck, 1890												(+)	
<i>stotheca</i> . . . . .	Krüger, 1894												-	
<i>orella protothecoides</i> . . .													-	
<i>orothecium saccharophilum</i> . . . . .													-	
<i>rhodococcus dubius</i> . . .		Letellier, 1917 .												?
„ <i>bacillaris</i> . . . . .	Artari, 1901 . . .		-	-	-	-	-						-	
„ „ . . . . .	Eilers, 1927 . . .												-	
„ <i>minor</i> . . . . .	Adjaroff, 1905 . .												-	
<i>stococcus</i> sp. . . . .	Adjaroff, 1905 . .												-	
<i>sphaera viridis</i> . . . . .	Mainx, 1927 b . . .	-	-	-	-	-	-						-	
<b>Konjugaten:</b>														
<i>sotaenium caldariorum</i> . . .	Czurda, 1924, 26 . .	-	-	-	-	-	-			-	-	-	-	
<i>roggyra varians</i> . . . . .	Czurda, 1926 . . .	-	-	-	-	-	-			-	-	-	-	
<i>crasterias rotata</i> . . . . .	Waren, 1926 . . .												-	
<b>Volvoealen:</b>														
<i>orogonium euchlorum</i> . . . . .	Jakobsen, 1910 . . .	(+)									-		-	
<i>amydomonas Ehrenbergii</i> . . . . .	Artari 1913 . . . . .	(+)									?		?	
<i>gloma uvella</i> . . . . .	Pringsheim-Mainx, 1927 . . .	-	+	+	-				+				1	
<b>Eugleninen:</b>														
<i>glena gracilis</i> . . . . .	Mainx, 1927 b . . .	+												
<i>glena viridis</i> . . . . .		(-)(-)(?)(-)(-)(-)(-)												2
„ <i>inso</i> verhalten sich <i>pisiformis, deses, minima, lebsii, mucifera</i> . . .		(-)(-)(-)(-)(-)(-)(-)												
<i>teium vesiculosum</i> . . . . .		(-)(-)												
<i>ucus pleuronectes</i> . . . . .		(?)								(-)				
<i>isia ocellata</i> . . . . .		(-)								(-)		(-)(-)	+	3

Aus dem, was zurzeit an negativen Ergebnissen vorliegt, könnte entnommen werden, daß nicht alle grünen Organismen zur Ausnützung der Zucker, in erster Linie der Glukose, die man nach der verbreiteten Ansicht als Zwischenprodukt des Stärke-

1) Stärkebildung, überdies, in valeriansaurem und caprylsaurem Natrium; keine Stärkebildung in heptylsaurem, nonylsaurem und palmitinsaurem Natrium, monochlorsaures, trichlorsaures, glykollsaures Natrium, glukonsaures Kalzium, in den Natriumsalzen der Acryl- und Oleinsäure, in Benzoesäure, Äthylalkohol, Isobutylalkohol.

2) Erepton: reichliche Paramylonbildung.

3) Glutamin-, Argininsäure: nicht. Erepton, Peptonabbauprodukte, Trypsingelatine: reichliche Paramylonbildung.



aufbaues oder wenigstens des Stärkeabbaues erwartet, befähigt sind. Der Schluß auf Unfähigkeit zur Zuckerverarbeitung kann aber vielleicht zurzeit noch nicht mit voller Sicherheit gezogen werden, weil noch andere Möglichkeiten zur Erklärung der negativen Erfolge in Betracht kommen.

Was die derzeit sicheren positiven Ergebnisse anbelangt, so sind sie zu gering an Zahl, um einen Überblick über ihre Bedeutung für Chemismus des Stärkeaufbaues zu gestatten. Es ist nicht ersichtlich, ob die Substanzen direkt, ohne wesentlichen Umsetzungen oder mit solchen, für den Stärkeaufbau verwendet werden.

Als einziges derzeitiges Ergebnis der Stärkebildungsversuche bei grünen Organismen ist somit als Tatsache anzusehen, daß auch auf diesem Wege der Nachweis der Glukose oder irgendeines anderen Stoffes als Zwischenprodukt des Stärkeaufbaues nicht zu erbringen, aber auch nicht zu widerlegen war.

In diesem Punkte stimmen die Untersuchungsergebnisse bei Algen mit denen bei höheren Pflanzen überein (Schröder 1917, S. 136 ff.).

## 2. Zur Physiologie des Stärkeaufbaues.

Die Wirkung von Außenfaktoren wird ausschließlich nach der Menge gebildeter Stärke beurteilt. Die Menge gebildeter Stärke kann zwar als Maßstab für die Intensität des Stärkebildungsprozesses als verlässliches Kriterium dienen. Meistens werden aber die wechselnden Versuchsbedingungen die übrigen Lebensprozesse in verschiedener Weise beeinflussen, die dann auf den Stärkebildungsvorgang zurückwirken und in der Stärkemenge einen sichtbaren Ausdruck finden können. So ist daran zu denken, daß ein Teil der Stärkeaufbaustoffe veratmet, ein zweiter Teil zum Aufbau lebender Substanz verwendet werden kann. Nur der Rest kann zur Stärkebildung verwendet werden. Aber auch davon braucht nicht alles in Form von Stärke in der Zelle abgelagert werden; es kann in Form anderer Reservestoffe in der Zelle gespeichert werden. Außerdem muß noch daran erinnert werden, daß die gebildete Stärkemenge bisher nur nach dem Augenschein geschätzt wurde. Nur an höheren Pflanzen sind genauere quantitative Bestimmungsmethoden angewendet worden (Gast 1917, Ahrens 1924).

Daß verschiedene Außenfaktoren bei Algen auf die Menge gebildeter Stärke Einfluß haben, zeigen mehrere Beobachtungen. So pflegt nach einer gewissen Dauer des Wachstums von Algen in einem abgeschlossenen Lebensraum, wo keine Ergänzung der mineralischen Nährstoffe stattfinden kann, der Stärkegehalt der Algenzellen allmählich zuzunehmen, bis schließlich die Chromatophoren mit Stärke „vollgepfropft“ sind. In der Natur gehen diese Veränderungen meistens ganz allmählich, erst im Laufe von Wochen vor sich, in der künstlichen Kultur stellen sie sich wegen der Kleinheit der Lebensräume bald ein. Wird ein solches Zellenmaterial mit außergewöhnlich hohem Stärkegehalt in einen zweiten

Lebensraum wieder unter die anfänglichen Bedingungen gebracht, so erfolgt in den ersten Tagen keine weitere Stärkespeicherung, sondern eine auffallende rasche Reduktion des Stärkegehaltes. Sie ist, falls sehr günstige Bedingungen vorliegen, so weitgehend, daß die Stromastärke ganz, die Pyrenoidstärke größtenteils abgebaut wird. Mit dem Alter beginnt der Stärkegehalt wieder zuzunehmen. Die Stärkeabnahme wiederholt sich regelmäßig bei jeder Erneuerung der Beschaffenheit des Lebensraumes.

Daß K l e b s (1891, S. 809) bei *Hydrodictyon* nach Erneuerung der Nährlösung nur einen Abbau der Stromastärke, aber keinen Abbau von Pyrenoidstärke finden konnte, scheint seinen Grund darin zu haben, daß die von ihm verwendete Nährlösung für die verwendete Alge nicht günstig war. Denn diese Erscheinung läßt sich bei einem jeden grünen Organismus, der sich in der oben angeführten Weise verhält, durch Anwendung weniger guter Außenbedingungen beobachten. Der von K l e b s darin erblickte Unterschied im physiologischen Verhalten von Stroma- und Pyrenoidstärke besteht also nicht.

Mit der vorhin erwähnten Zunahme des Stärkegehaltes der Zellen alternder Kulturen geht gleichzeitig eine Abnahme der Zellvermehrungsintensität einher. Gleichzeitig damit treten Veränderungen im Chromatophor auf, die im wesentlichen darin bestehen, daß sein Volumen abnimmt und seine lebhaft grüne Farbe ins Grünlichgelbe bis Gelbe übergeht und blasser wird. Wird für eine Erneuerung der Nährlösung nicht gesorgt, so gehen diese Veränderungen soweit, daß die Zellen bei vielen Algen absterben. Gewisse Algen haben aber die Eigenschaft, vor Eintritt so weitgehender Desorganisationserscheinungen in besondere Zustände überzugehen, die ihnen das Überdauern auch langdauernder ungünstiger Außenbedingungen ermöglichen (z. B. *Haematococcus*). Da der Stärkeaufbauprozess in schon ziemlich veränderten Chromatophoren weiter fortschreitet, ist anzunehmen, daß er durch ungünstige Außenbedingungen nur in geringem Maße in Mitleidenschaft gezogen wird. Dieses haben schon M a i g e (1923) und T o l l e n a a r (1925) für höhere Pflanzen gefunden.

Quantitative Untersuchungen über die zeitlichen Zusammenhänge zwischen Abnahme der Zellvermehrungsintensität und gesteigerter Stärkezunahme, sowie über das Verhalten der Assimilation und Atmung während dieser Zeit liegen nicht vor. Es ist daher unbekannt, ob die Stärkezunahme lediglich darauf beruht, daß bei gleichbleibender CO<sub>2</sub>-Assimilationstätigkeit ein geringerer Verbrauch infolge Abnahme der Zellvermehrung einsetzt oder ob verwickeltere Zusammenhänge vorliegen (siehe S. 240).

Vielfach wird die Abnahme der Zellvermehrung mit dem allmählich eintretenden Stickstoffmangel in Zusammenhang gebracht (B e n e c k e 1908). Aber dies ist sicherlich nicht das allein ausschlaggebende Moment. So macht U s p e n s k i (1927) darauf aufmerksam, daß Eisenmangel auch bei hinreichender Stickstoffmenge allein eine ähnliche Wirkung zeigt. In G l a d e s (1914) und eigenen Versuchen wurde das Gleiche bei Eintritt von Phosphat-

mangel beobachtet. Es scheint ein jeder ins absolute Minimum gedrängte Stoff diese Wirkung zu haben.

Von einem Verständnis dieser Erscheinungen sind wir heute noch weit entfernt, weil wir es dabei mit einem noch nicht analysierbaren Komplex von verschiedenen Teilvorgängen zu tun haben, die den Effekt des Stärkebildungsprozesses beeinflussen können. Selbst unter vereinfachten Versuchsbedingungen ist der Einfluß von verschiedenen Außenfaktoren auf die Stärkebildung noch nicht genügend erforscht. Es ist gezeigt worden (Czurda 1926b), daß *Mesotaenium caldariorum* bei künstlicher Zufuhr von Zuckern im Dunkeln von 0,1 % Glukose bzw. 0,2 % Maltose an mit steigender Konzentration steigende Stärkemengen in gleichen Zeiträumen ablagert. In etwa 5 %iger Glukose- bzw. 10 %iger Maltoselösung, welche bereits plasmolysierend wirken, stirbt bereits ein großer Teil der Zellen ab. Ob die pro Zeiteinheit gebildete Stärkemenge bis zu jener äußersten anwendbaren Zuckerkonzentration stetig zunimmt oder ob früher ein Optimum durchlaufen wird, war nach dem Augenschein nicht zu ermitteln. Eine zweite ebensolche, aber am Licht und bei CO<sub>2</sub>-Ausschluß gehaltene Versuchsreihe zeigte keine solche deutliche Stärkezunahme mit der Zunahme der Konzentration. Durchwegs ist viel weniger Stärke in den Zellen abgelagert worden. Da diese Versuchsreihe gegenüber der Versuchsreihe im Dunkeln in allen Kulturen mit hypotonischen Zuckerkonzentrationen eine beträchtlich erhöhte Zellvermehrung aufgewiesen hat, scheint der geringere Stärkegehalt durch Zuckerverbrauch für das Wachstum bedingt zu sein.

Der Einfluß der Temperatur auf die pro Zeiteinheit gebildete Stärkemenge geht aus verschiedenen gelegentlichen Beobachtungen hervor. Er ist bei Algen noch nicht näher untersucht worden. Bloß bei höheren Pflanzen sind einige orientierende Untersuchungen gemacht worden (Winkler 1898, Reinhard und Suschkoff 1898). Nach Schätzungen lag das Temperaturoptimum bei den untersuchten Objekten bei 25° C. Ein Einfluß des Sauerstoffes und des Lichtes auf den Stärkebildungsvorgang, den Bokorny (1888) aus eigenen Versuchen abgeleitet hat, ist bisher nicht erwiesen worden. Die Licht- und Dunkelversuche mit *Mesotaenium caldariorum* ergaben, wie vorhin erwähnt worden ist, daß gerade der umgekehrte Sachverhalt vorliegt. In der Dunkelheit wird mehr Stärke gebildet als am Licht. Da im Licht das Wachstum gefördert ist, so kann aus diesen Versuchen auch keine Hemmung der Stärkebildung abgeleitet werden. Die Anwesenheit von Sauerstoff bei solchen Versuchen ist selbstverständlich, weil wir es mit lebenden, aeroben Organismen zu tun haben.

## VI. Zum Chemismus und zur Physiologie des Stärkeabbaues.

Über den Chemismus des intravital vor sich gehenden Stärkeabbaues liegen bei Algen noch keine Untersuchungen vor. Aber auch bei höheren Pflanzen können wir uns auf keine umfang-

reicheren Untersuchungen stützen. Mit außerordentlich verfeinerter Methodik (siehe Gast 1917, Ahrens 1924 u. a.) wurden bei höheren Pflanzen vornehmlich die Laubblätter, meines Wissens aber noch nicht die Speicherorgane untersucht. Diese Untersuchungen haben aber keine Bestätigung der Anschauung erbracht, daß der Abbau über Maltose und Glukose stattfindet. Die Ergebnisse der chemischen Analysen, welche die einzige Möglichkeit eines Eindringens in den Chemismus des intravital vor sich gehenden Stärkeabbaues bieten, scheinen zu zeigen, daß die bisher nachgewiesenen Zucker ebensowenig intermediäre Produkte des Stärkeabbaues sind, als sie sich mit dem Stärkeaufbau in Beziehung bringen lassen, sondern daß sie selbst Reservestoffe darstellen.

Der Abbau der Stärke wird bei höheren Pflanzen, wie schon frühzeitig erkannt worden ist, durch Enzyme, welche unter dem Namen Amylasen zusammengefaßt werden, bewirkt. Die Beteiligung von Amylasen beim Stärkeabbau in der Algenzelle ist zwar sehr wahrscheinlich, aber bisher nur für wenige Algen direkt nachgewiesen. Sjöberg (1922) hat die Existenz von Amylasen in den Zellen von *Ulothrix sp.*, *Cladophora fracta*, *Cladophora glomerata* und *Spirogyra sp.* gezeigt. Er hat gleichzeitig gezeigt, daß sich die Menge der Enzyme in der Zelle mit der Beschaffenheit des Milieus ändert. Den Amylasen der Algen dürften im Prinzip die gleichen charakteristischen Eigenschaften zukommen, die von den Amylasen höherer Pflanzen bekannt geworden sind (Czapek 1913, S. 9 ff., Oppenheimer 1913, Euler 1920, Bencke-Jost 1924, I, S. 258ff., Waldschmidt-Leitz 1926).

Das außerordentlich vertiefte Studium der Wirkungsweise isolierter Enzyme höherer Pflanzen hat ergeben, daß sie in hohem Maße von der Temperatur, den Ionen, H-Ionen besonders, der Substratkonzentration, der Konzentration der Reaktionsprodukte und den Strahlungen abhängig ist.

Die Untersuchungen der Temperatureinwirkungen zeigten, daß mit zunehmender Temperatur die Wirkung der Enzyme bis zu einem Optimum zunimmt. Bei 0° C ist die Wirkung meistens außerordentlich langsam, aber deutlich (Bohnenamylase, Sjöberg 1922). Das Optimum der Amylasen verschiedener Herkunft liegt in etwas verschiedener Höhe; im allgemeinen höher aber als das Temperaturoptimum der betreffenden Pflanze für das Wachstum. So liegt das Optimum der Malzamylyase unter optimaler Wasserstoffionenkonzentration bei ca. 50° C (Euler 1920), das der Bohnenamylase bei ca. 40° C (Sjöberg 1922). Bei weiterer Steigerung der Temperatur wird schließlich das Enzym inaktiviert. Die Temperatur, bei welcher dieses geschieht, liegt je nach den Außenbedingungen verschieden hoch. Bei der Malzamylyase unter optimalem pH bei 55° C, bei der Bohnenamylase unter pH 6,5—7,0 bei 45° C.

Wie ein jedes Enzym, so unterliegen auch die Amylasen einer sehr deutlichen Einwirkung von Ionen. Von diesen wirken die

Wasserstoffionen in hervorragender Weise. Für Malzamylyase liegt das pH-Optimum bei 4,5, für die Bohnenamylyase bei 5,0—5,5. Wenn auch dieser Kardinalpunkt der Wasserstoffionenkonzentration für die verschiedenen Pflanzen an verschiedenen Stellen liegt, so ist doch jetzt schon zu erkennen, daß das pH-Optimum der Enzymwirkung und das des Wachstums der betreffenden Pflanze an verschiedenen Stellen liegen. Hydroxylionen hemmen den Abbau mittels isolierter Enzyme. Andere Ionen wirken ungleich. Chlorid, Bromid, Nitrat, Sulfat, Salze des Vanadium, Aluminium, Eisens (?), Mangans erhöhen die Enzymtätigkeit (Aktivatoren). Auch organische Stoffe wirken in ähnlicher Weise. Die Wirkung dürfte auf einer Aziditätsbeeinflussung beruhen (E u l e r 1920). Eine andere Gruppe von Stoffen wirkt hemmend auf die Enzymtätigkeit (Paralysatoren): Jod, Fluor, Eisen, Zink, Quecksilber, Kupfer, Salze der Molybdän- und Wolframsäure, Zyankalium, Leucin, Alanin, Hydroxylamin, Phenylhydrazin, Formaldehyd, Alkaloide, Alkohol in hohen Konzentrationen, Phenole (s. W a l d s c h m i d t - L e i t z 1926).

Einen deutlichen Einfluß besitzt die Konzentration des Substrates (die gelöste Stärke) und die Konzentration der Reaktionsprodukte. Strahlungen von der Wellenlänge des sichtbaren Teiles des Spektrums, die für den biologisch interessierten Experimentator von weitaus größtem Interesse sind, haben keinen merklichen Einfluß auf die Enzymtätigkeit *in vitro*. Erst im kurzwelligeren Teil des Spektrums läßt sich eine Schädigung der Amylasen beobachten.

Über die Enzymwirkung in der lebenden Algenzelle liegen außer den genannten Beobachtungen keine vor. Aus den wenigen, mehr gelegentlich gemachten Feststellungen, daß der Stärkegehalt der Zellen bei Eintritt gewisser Veränderungen in den Außenbedingungen abnehmen kann, ist nicht zu ersehen, ob und in welcher Weise der Abbauprozess selbst beeinflusst wurde.

Aber auch bei höheren Pflanzen sind unsere Kenntnisse über mehr oder weniger bestimmte Vermutungen trotz verschiedener Untersuchungen nicht hinausgekommen (I l j i n 1922 a—1925 b, W e b e r 1923 a, S c h m e t z 1925, M o n t f o r t 1926, G r ü n f e l d 1926 u. a.). Es herrschen hier die gleichen Schwierigkeiten, die auch ein Eindringen in den Chemismus und in die Physiologie des Stärkeaufbaues erschweren und die dort erwähnt worden sind.

## VII. Literaturverzeichnis.

- A b d e r h a l d e n, E., Biochemisches Handlexikon, Bd. 10. 1923.  
 -- Einige Gedanken über die zentrale Stellung der Kohlehydrate in der Organismenwelt. (Biochem. Zeitschr. 1925. Bd. 156.)  
 A c t o n, E., Studies on Nuclear Division in Desmids; *Hyalotheca dissiliens*. (Ann. of Bot. 1916. Bd. 30.)  
 A d j a r o f i, M., Recherches experimentales sur la physiologie de quelques Algues vertes. (Univ. Geneve Inst. Bot. 1905.)

- Ahrns, W., Weifere Untersuchungen über die Abhängigkeit des gegenseitigen Mengenverhältnisses der Kohlehydrate im Laubblatt vom Wassergehalt. (Bot. Arch. 1924. Bd. 5.)
- Allen, C. E., Die Keimung der Zygoten bei Coleochaete. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1905. Bd. 23.)
- Ambrohn, H., und Frey, A., Das Polarisationsmikroskop. Leipzig 1926.
- Aragao de Beaurepaire, Untersuchungen über *Polytomella agilis* n. g., n. sp. (Memorias do Inst. Oswalda Cruz. 1910. Bd. 2.)
- Arends, J., Über den Einfluß chemischer Agentien auf den Stärkegehalt und osmotischen Wert der Spaltöffnungsschließzellen. (Planta. 1925. Bd. 1.)
- Artari, A., Zur Entwicklungsgeschichte des Wassernetzes. Moskau 1890.
- Untersuchungen über Entwicklung und Systematik einiger Protococcoiden. (Diss. Basel 1892.)
- Zur Frage der Ernährung der Flechtengonidien mit organischen Verbindungen (Sitzungsber. kais. naturf. Ges. Moskau. 1898. [Russ.])
- Über die Entwicklung der grünen Algen unter Ausschluß der Bedingungen der CO<sub>2</sub>-Assimilation. (Bull. des Natur. de Moscou. 1899. Bd. I.)
- Zur Ernährungsphysiologie der grünen Algen. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1901. Bd. 19.)
- Zur Frage der physiologischen Rassen einiger grüner Algen. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1902. Bd. 20.)
- Zur Physiologie der Chlamydomonaden. I. Jahrb. wiss. Bot. 1913. Bd. 52.)
- Zur Physiologie der Chlamydomonaden. II. (Jahrb. wiss. Bot. 1914. Bd. 53.)
- Abfahl, E., Über die Ernährung grüner Pflanzenzellen mit Glycerin. (Diss. Erlangen. Ref. Bot. Ztg. 1892 [1893]. Bd. 60.)
- Baeyer, Über Wasserentziehung und ihre Bedeutung für das Pflanzenleben und die Gärung. (Ber. Chem. Ges. 1870. Bd. 3.)
- Bally, E. C. C., Photosynthesis. (Nature. 1922. Bd. 109.)
- Baranetzky, Die stärkeumbildenden Fermente in den Pflanzen. Leipzig 1878.
- Belzung, M. E., Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les grains de chlorophylle. (Ann. scienc. nat. Bot. Ser. VII. 1887. Bd. 5.)
- Nouvelles recherches sur l'origine des grains d'amidon et les grains chlorophylliens. (Ann. scienc. nat. Bot. 1892. Ser. V. Bd. 13.)
- Benecke, Über die Ursachen der Periodizität im Auftreten der Algen ... (Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrograph. 1908. Bd. 1.)
- Benecke und Jost, Pflanzenphysiologie. I. Jena 1923.
- Bernhauer, K., Die Vorgänge der Stärkeabwanderung aus dem Laubblatt. (Beih. z. Bot. Zentralbl. 1924. Bd. 41.)
- Berthold, G., Zur Kenntnis der Siphoneen und Bangiaceen. (Mitteil. d. zool. Station Neapel. 1880. H. I.)
- Betels, Die Kohlehydrate der Meeresalgen und daraus hergestellte Erzeugnisse. (Diss. Hildesheim 1905.)
- Beyerinck, M. W., Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenenkonidien und anderen niederen Algen. (Bot. Ztg. 1890. Bd. 48.)
- *Chlorella variegata*, ein bunter Mikrobe. Rec. trav. bot. neerl. 1904. Bd. 1.)
- Die Assimilationsprodukte des CO<sub>2</sub> in der Chr. der Diatomeen. (Rec. trav. bot. neerl. 1904. Bd. 1.)
- De bouw der zetmeelkorrel. Amsterdam 1922.
- Binz, Aug., Beiträge zur Morphologie und Entstehungsgeschichte der Stärkekörner. (Flora. 1892. Bd. 76.)

- Blackmann, V. H., Observations on the Pyrocystaceae. (New Photolog. 1902. Bd. 1.)
- Boas, F., Jodbläuende Stärke- und zelluloseähnliche Kohlehydrate bei Schimmelpilzen als Folge der Wirkung freier Säure. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1916. Bd. 34.)
- Stärkebildung bei Schimmelpilzen. Biochem. Zeitschr. 1917. S. 78 und Biochem. Zeitschr. 1917. Bd. 81.)
- Untersuchungen über Säurewirkung und Bildung löslicher Stärke bei Schimmelpilzen (Asperg. nig.). (Beih. z. Bot. Zentralbl. 1919a. Bd. 36.)
- Die Bildung löslicher Stärke im effektiven Stickstoff-Stoffwechsel. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1919 b. Bd. 37.)
- Boehm, J., Stärkebildung aus organischen Stoffen. (Bot. Ztg. 1883. Bd. 41.)
- Stärkebildung in den Blättern von *Sedum spectabile* Boreau. (Bot. Zentralbl. 1889. Bd. 37.)
- Bokorny, Th., Studien und Experimente über den chemischen Vorgang der Assimilation. (Habilit. Schrift. Erlangen 1888.)
- Über Stärkebildung aus verschiedenen Stoffen. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1888. Bd. 6.)
- Welche Stoffe können außer der Kohlensäure zur Stärkebildung grüner Pflanzen dienen? (Landw. Vers. Stat. 1889. Bd. 36.)
- Über die Stärkebildung aus Formaldehyd. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1891. Bd. 9.)
- Ernährung grüner Pflanzenteile mit Formaldehyd. (Landw. Jahrb. 1892. Bd. 21.)
- Über die Assimilationsenergie einiger Pilze, verglichen mit den grünen Pflanzen. (Arch. f. d. ges. Phys. 1902. Bd. 89.)
- Über die Assimilation der Formald. u. d. Vers.... (Arch. f. d. ges. Phys. 1908. Bd. 125.)
- Über die Einwirkung von Methylalkohol und anderen Alkoholen auf grüne Pflanzen und Mikroorganismen. (Zentralblatt f. Bakt. 1911. Bd. 30.)
- Ernährung von grünen Pflanzen mit Formaldehyd und formaldehydabspaltenden Substanzen. (Biochem. Zeitschr. 1911. Bd. 36.)
- Weiterer Beitrag zur Frage organischer Ernährung grüner Pflanzen. Fleischfressende Pflanzen, höhere Pflanzen und Methylalkohol. (Biochem. Zeitschr. 1915. Bd. 71.)
- Neues über die Kohlenstoffernährung der Pflanzen. (Biol. Zentralbl. 1916. Bd. 36.)
- Verhalten einiger organischer Stickstoffverbindungen in der lebenden Zelle ... (Pflüg. Arch. 1917 a. Bd. 168.)
- Neuester Stand von Forschungen über organische Pflanzenernährung. (Landw. Jahrb. 1917 b. Bd. 51.)
- Organische C-Ernährung der Pflanzen. (Zentralbl. f. Bakt. II. 1917 c. Bd. 47.)
- Zur Kenntnis der phys. Fähigkeiten der Algengattung *Spirogyra* und einiger anderer Algen. (Hedwigia. 1918. Bd. 59.)
- Bolte, E., Über die Wirkung von Licht und CO<sub>2</sub> auf die Beweglichkeit grüner und farbloser Schwärmzellen. (Jahrb. wiss. Bot. 1920. Bd. 59.)
- Borodin, J., Über die Wirkung des Lichtes an der Entwicklung von *Vaucheria sessilis*. (Bot. Ztg. 1878. Bd. 36.)
- Boubier, A. M., Contributions à l'étude du pyrénioide. I. La membrane pyrénoidienne. (Bull. Herb. Boiss. 1899. Bd. 7.)
- Recherches sur les pyrénoides. (Arch. de scienc. phys. et nat. de Geneve. 1899. Bd. 4.)

- Bouilhac, R., Influence de l'aldéhyde formique sur la végétation de quelques Algues d'eau douce. (C. R., Paris 1902. Bd. 135.)
- Bourquin, H., Starch formation in Zygnema. (Bot. Gaz. 1917. Bd. 64.)
- Brandt, K., Die kolonienbildenden Radiolarien, Sphaerozoön des Golf von Neapel. Fauna und Flora. 1885.
- Brand, F., Über einen neuen Typus der Algenchromatophoren. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1899. Bd. 17.)
- Analyse der aerophilen Grünalgenanflüge, herausgegeben von Stockmeyer. (Arch. f. Prot. 1925. Bd. 52.)
- Braun, A., Betrachtungen über die Erscheinungen der Verjüngung. 1849—1850.
- Brettschneider, L. H., Pyramimonas utrajectina, sp. nov., eine neue Polyblepharididae. (Arch. f. Prot. 1925. Bd. 53.)
- Browne, G. F., und Morris, G. H., A contribution to the chemistry and physiology of foliage leaves. (Journ. of the chem. Soc. Transact. 1893. Bd. 63.)
- Brunns, E., Über die Inhaltkörper der Meeresalgen. (Flora. [Erg.-Bd.] 1894.)
- Buscalioni, L., Sulla struttura dei granuli d'amido del Mais. (Nuovo Giornale bot. Italiano. 1893. Bd. 23.)
- I lipoidi nell'assimilazione clorofilene. (Congr. Bot. Napoli. 1924.)
- Bütschli, O., Bemerkungen über einen dem Glykogen verwandten Körper in den Gregarinen. (Zeitschr. f. Biol. 1885. Bd. 21.)
- Über den feineren Bau der Stärkekörner. (Verh. nat. med. Ver. Heidelberg. 1897 a. N. F. 5.)
- Über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen und Sphaerokristallen. (Verh. nat. med. Ver. Heidelberg. 1897 b. Bd. 5.)
- Über die Herstellung von künstlichen Stärkekörnern oder von Sphaerokristallen der Stärke. (Verh. nat. med. Ver. Heidelberg. 1897 c. Bd. 5.)
- Über Strukturen. Leipzig. 1878.
- Untersuchungen über Amylose und amyloseartige Körper. (Verh. nat. med. Ver. Heidelberg. 1899. N. F. 7.)
- Notiz über die sog. Florideenstärke. (Verh. nat. med. Ver. Heidelberg. 1903. N. F. 7.)
- Beiträge zur Kenntnis der Paramylons. (Arch. f. Prot. 1906. Bd. 7.)
- Carter, N., Studies on the Chloroplasts of Desmids. IV. (Ann. Bot. 1920. Bd. 34.)
- An investigation into the cytology and biology of the Ulvaceae. (Ann. Bot. 1926, Bd. 40.)
- Charpentier, P. G., Sur l'assimilation du carbonné par une Algue verte. (C. R. Par. 1902. Bd. 134.)
- Alimentation azotée d'une algue le „Cystococcus humicola“. (Ann. Inst. Past. 1903. Bd. 17.)
- Chatton, E., Pleodorina californica Banyuls-sur-mer. Son cycle évolutif et sa signification phylogénique. (Bull. scient. France, Belg. 1911. Bd. 44.)
- Chmielewski, V. F., Eine Notiz über das Verhalten der Chlorophyl. in den Zygoten der Spirog.-Arten. (Bot. Ztg. 1890. Bd. 48.)
- Über Bau und Vermehrung der Pyrenoide bei einigen Algen. (Ref. im Bot. Zentralbl. 1897. Bd. 69.)
- Die Pyrenoide „Anmerkung eines Vortrages“. (Ref. i. Bot. Zentralbl. 1899. Bd. 77.)
- Zur Morphologie und Physiologie der Pyrenoide. Warschau. (Bot. Zentralbl. 1902. Bd. 90.)
- Matériaux pour servir à la morphologie et physiologie des algues vertes. Warschau 1904. (Russ.)



- Chodat, R., Monographies d'Algues en culture pure. Bern 1913.  
 — Études faites à la Linnaea. II. (Bull. de la Soc. Bot. Genève 1919.)  
 Cengia Sambò., Maria, Ancora del preteso amido nei Licheni. (Bull. Soc. Bot. Ital. 1925. Bd. 18—21.)  
 Clautriau, G., Les reserves hydrocarbonées des thallophytes. (Rec. de l'Inst. Bot. d. Bruxelles. 1899. Bd. 1.)  
 — Les reserves hydrocarbonées des thallophytes Miscell-biol. dédiés Prof. Giard. Paris. 1899.  
 Cleland, R. E., The cytology and life history of Nematium multifidum. (Ann. Bot. 1919. Bd. 33.)  
 Correns, C., Zur Kenntnis der inneren Struktur der vegetabilischen Zellmembranen. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1892. Bd. 23.)  
 Czapek, Fr., Biochemie der Pflanze. (Jena I. 1913, III. 1918.)  
 Czurda, V., Über die Kultur von Konjugaten. („Lotos“ Prag 1924.)  
 — Zur Kenntnis der Kopulationsvorgänge bei Spirogyra. (Arch. f. Prot. 1925 a. Bd. 51.)  
 — Die Reinkultur von Konjugaten. (Arch. f. Prot. 1925 b. Bd. 53.)  
 — Über die Reinkultur von Konjugaten. Nachtrag. (Arch. f. Prot. 1926 a. Bd. 54.)  
 — Wachstum und Stärkebildung einiger Konjugaten auf Kosten organisch gebundenen Kohlenstoffes. (Planta. 1926 b. Bd. 2.)  
 Dahm, Paul, Beziehungen der Sphagneen und einiger untergetauchter Wasserpflanzen zum Kalkkarbonat. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1926. Bd. 65.)  
 Dangeard, P. A., Recherches sur les Algues inferieures. (Ann. scienc. nat. 7. Ser. 1888.)  
 — Recherches sur les Cryptomonadinae et les Euglenae. (Le Botaniste. 1889. Bd. 1.)  
 — Memoire sur les Chlamydomonadinees on l'histoire d'une cellule. (Le Botaniste. 1899. Bd. 6.)  
 — Le Polytoma uvella. (Le Botaniste. 1901. Bd. 8.)  
 — Recherches sur les Eugleniens. (Le Botaniste. 1901. Bd. 8.)  
 — Etudes sur le developpement et la structure des organismes inferieurs. (Le Botaniste. 1910. Bd. 9.)  
 — Le pyrenoide chez les Cryptomonadinées. (Bull. soc. bot. France. 1911. Bd. 58.)  
 — Recherches sur quelques Algues nouvelles ou peu connues. (Le Botaniste. 1912. Bd. 12.)  
 — Observations sur une Algue cultivée à l'obscurité depuis huit ans. (C. R. Par. 1921. Bd. 172.)  
 Darbishire, O. V., Die Phyllophoraarten der westlichen Ostsee deutschen Anteiles. (Wiss. Meeresunters. 1896. N. F. Bd. 1.)  
 Davis, W. A., Daish, A. J., und Sawyer, G. C., Studies of the formation and translocation of carbohydrates in plantes. (Journ. auf Agr. Sc. 1916. Bd. 7.)  
 Davis, B. M., Spore formation in Derbesia. (Ann. Bot. 1908. Bd. 22.)  
 Deleano, Über die Ableitung der Assimilate durch den intakten chloroformierten und plasmolysierten Blattstiel. (Jahrb. wiss. Bot. 1911. Bd. 49.)  
 Denniston, R. H., The structure of the starch grain. (Trans. Wis. Acad. 1904. Bd. 14.)  
 Derschau, V., Beziehungen zwischen Zellkernen und Pyrenoiden bei den Chlorophyceen. (Vorläuf. Mitteilung.) (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1909. Bd. 27.)  
 Dill, E. O., Die Gattung Chlamydomonas. (Jahrb. wiss. Bot. 1895. Bd. 27.)  
 Doflein, F., Zuckerflagellaten. (Biol. Zentralbl. 1916. Bd. 36.)

- Döflein, F., *Polytomella agilis*. (Zool. Anzeiger. 1916. Bd. 47.)  
 — Lehrbuch der Protozoenkunden. 4. Aufl. Jena 1916.
- Ebert, O., Beitrag zur Entstehungsgeschichte der Stärke. Jahrb. wiss. Bot. 1891. Bd. 22.)
- Eilers, H., Zur Kenntnis der Ernährungsphysiologie von *Stichococcus bacillaris* (Näg.) (Recueil trav. bot. neerl. 1926. Bd. 23.)
- Entz, G., Zytologische Beobachtungen an *Polytoma uvella*. (Verh. Deutsch. Zool. Ges. [Jahresversammlung]. 1913. Bd. 23.)  
 — Über die mitotische Teilung von *Polytoma uvella*. (Arch. f. Prot. 1918. Bd. 38.)
- Ernst, A., Siphonienstudien. I. (Beih. z. bot. Zentralbl. 1902. Bd. 13.)  
 — Zur Kenntnis des Zellinhaltes von *Derbesia*. (Flora. 1904. Bd. 93.)  
 — Siphonienstudien. II. (Beih. z. bot. Zentralbl. 1907. Bd. 16.)  
 — Siphonienstudien. III (Beih. z. bot. Zentralbl. 1904. Bd. 16.)  
 — Die Assimilations- und Stoffwechselprodukte bei *Derbesia*arten. (Verh. d. Schweizer naturf. Ges. [Vers.]. 1904. Bd. 87.)
- Euler, H., Chemie der Enzyme I, II. München 1920.  
 — Ergebnisse und Ziele der allgemeinen Enzymchemie. (Ber. Deutsch. Chem. Ges. 1922. Bd. 55.)
- Fischer, H., Über Stärke und Inulin. (Beih. z. bot. Zentralbl. 1902. Bd. 12.)  
 — Über die kolloidale Natur der Stärkekörner und ihr Verhalten gegen Farbstoffe. (Beih. z. bot. Zentralbl. 1905. Bd. 18.)
- Gaidukov, N., Ultramikroskopische Untersuchungen der Stärkekörner, Zellmembranen und Protoplasten. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1906. Bd. 24.)
- Galwialo, M. J., Zur Frage nach der Photosynthese der Kohlehydrate. (Biochem. Zeitschr. 1925. Bd. 158.)
- Gast, W., Quantitative Untersuchungen über den Kohlehydratstoffwechsel im Laubblatt. (Diss. Würzburg 1917.)
- Geitler, L., Die Mikrophytenbiocoenose der Fontinalisbestände... (Intern. Revue f. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1922. Bd. 10.)  
 — *Pophyridium aeruginum* n. sp. (Vorl. Mitteilung.) (Österr. Bot. Zeitschr. 1923 a. Bd. 73.)  
 — Der Zellbau von *Glaukocystis Nostochinearum* und *Gleochaete Wittrockiana*... (Arch. f. Prot. 1923 b. Bd. 47.)  
 — Über *Acantosphaera Zachariasi* und *Calyptrobactron indutum*. (Österr. Bot. Zeitschr. 1924 a. Bd. 192.)  
 — Über einige wenig bekannte Süßwasserorganismen mit roten oder blaugrünen Chromatophoren. (Revue algologique. 1924 b. Bd. 1.)  
 — Die Entwicklungsgeschichte von *Sorastrum spinulosum* und die Phylogenie der Protococcalen. (Arch. f. Prot. 1924 c. Bd. 47.)  
 — *Chroomonas caudata*, nov. spec. (Österr. bot. Zeitschrift 1924 d. Bd. 73.)  
 — Beiträge zur Kenntnis der Flora ostholsteinischer Seen. (Arch. f. Prot. 1925. Bd. 52.)  
 — Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Pyrenoide. Arch. f. Prot. 1926, Bd. 56.  
 — *Rhodospora sordida* nov. gen. et nov. sp. ... (Österr. Bot. Zeitschr. 1927. Bd. 76.)
- Gertz, Otto, Jodstärkelsreaktionen och dess diagnostiska entydighet. (Bot. Notiser. 1921.)  
 — Om vattenhalten hos stärkelse. (Bot. Notiser. 1922 a.)  
 — Om strukturen hos stärkelsekorn. (Bot. Notiser. 1922 b.)  
 — Om användningen av molybdenblätt i botanisk mikroteknik. (Bot. Notiser. 1923.)

- Gillis, J., Zetmeelvorning bij Spirogyra onder den invloed van organische Stoffen. (Naturwt. Tijdschrift. 1923. Bd. 5.)
- Glade, R., Zur Kenntnis der Gattung *Cylindrospermum*. (Diss. Halle. 1914.)
- Golenkin, M., Algologische Notizen. (Bull. soc. imper. d. naturalistes de Moscou. 1894. Bd. 10.)
- Über die Befruchtung bei *Sphaeroplea annulina*. (Bull. soc. imper. d. nat. Moscou. 1899.)
- Algologische Notizen. (Bull. soc. imper. nat. Moscou. 1895. Bd. 8.)
- Goroschankin, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik d. Chlamydomonaden. I. *Chlamyd. Braunii*. (Bull. soc. imper. Nat. Moscou. 1890.)
- Grafe, V., und Richter, O., Über den Einfluß der Narkotika auf chemische Zusammensetzung der Pflanzen. (Sitz.-Ber. Akad. Wien 1911. Abt. I. 120.)
- Grey, E. C. H., The synthesis of starch from sugar by bacteria. (The biochem. Journ. 1924. Bd. 18.)
- Griggs, R. F., The development and cytology of *Rhodochytrium*. (Bot. Gaz. 1912. Bd. 53.)
- Grintzescu, J., Recherches expérimentales sur la morphol. et la physiologie de *Scenedesmus acutus* Meyen. (Bull. Herb. Boissier. 1902. 2. Ser. Bd. 2.)
- Recherches expérimentales sur la morphol. et la physiologie des *Scenedesmus acutus* Meyen. (Bull. Herb. Boissier. 1902. 2. Ser. Bd. 2.)
- Contribution à l'étude des Protococcacées, *Chlorella vulg.* Beyer. (Rev. gen. Bot. 1903. Bd. 15.)
- Großmann, E., Zellvermehrung und Kolonienbildung bei einigen *Scenedesma*-ceen. (Internat. Rev. Hydrob. u. Hydrogr. 1921. Bd. 9.)
- Grove, W. B., *Pleodorina illinoisensis* Koffoid in Britain. (New. Phytolog. 1915. Bd. 14.)
- Guilliermond, A., Recherches sur le mode de formation de l'amidon et sur les plastes des végétaux (leuco-, chloro- et chromoplastes) (Arch. anat. micr. 1912. Bd. 14.)
- Grünfeld, O., Über die Entleerung und Wiederauffüllung isolierter Getreide-endosperme. (Beih. z. bot. Zentralbl. 1926. Bd. 42, 43.)
- Günther, F., Über Bau und Lebensweise der Euglenen. (Arch. f. Prot. 1927. Bd. 60)
- Haase, G., Zur Kern- und Fadenteilung von *Ulothrix subtilis*. (Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonk. 1910. Bd. 5.)
- Haller, G., Beiträge zur Kenntnis der Färbung des Stärkekornes. (Kolloidzeitschr. 1927. Bd. 41.)
- Hamburger, Clara, Studien über *Euglena Ehrenbergii*, insbesondere über die Körperhülle. (Sitzb. Heidelberg. Akad. Wiss. Math. phys. Kl. 1911.)
- Hansen, A., Über Stoffbildung bei den Meeresalgen. (Mitteil. a. d. zool. Station Neapel. 1893. Bd. 11.)
- Hartleb, R., Versuche über die Ernährung grüner Pflanzen mit Methylalkohol, Weinsäure, Apfelsäure, Zitronensäure. Diss. Erlangen. 1893.
- Hartmann, M., Über die Kern- und Zellteilung von *Chlorogonium elongatum* (Arch. f. Prot. 1919. Bd. 39.)
- Über dauernde agame Zucht von *Eudorina elegans*. (Arch. f. Prot. 1921. Bd. 43.)
- Harz, C. O., Amylum, Amylodextrin und Erythrodextrin in ihrem Verhalten gegen Chromsäure. (Beih. z. bot. Zentralbl. 1906. Bd. 19.)
- Heinricher, E., Zur Kenntnis der Algengattung *Sphaeroplea*. (Ber. Deutsch Bot. Ges. 1883. Bd. 1.)

- Heinricher, E., Verwendbarkeit des Eau de Javelle zum Nachweis kleinster Stärkemengen. (Zeitschr. f. wiss. Mikroskop. 1886. Bd. 3.)
- Henkel, A., Über den Bau der vegetativen Organe von *Cystoclonium purpurascens* Kütz. (Nyt. Magazin f. Naturvidenskaberne. 1901. Bd. 39.)
- Hieronymus, G., Über *Stephanosphaera pluviatilis* Cohn. (Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1884. Bd. 4.)
- Über *Dicranochaete reniformis* Hieron., eine neue Protococcacee des Süßwassers. (Beitr. zur Biol. d. Pfl. 1892. Bd. 5.)
- Höfler, K., Über die Zuckerpermeabilität plasmolys. Protoplaste. (Planta. 1926. Bd. 2.)
- Hoffmann-Grobéty, A., Contribution à l'étude des Algues unicellulaires en culture pure. (Bull. soc. bot. Geneve. 1912. Bd. 4.)
- Hofmeister, W., Handbuch der phys. Bot. I. Leipzig 1867. Bd. 1.
- Horn, T., Das gegenseitige Mengenverhältnis der Kohlehydrate im Laubblatt in seiner Abhängigkeit vom Wassergehalt. (Bot. Arch. 1923. Bd. 3.)
- Iljin, W. S., Wirkung der Kationen von Salzen auf den Zerfall und d. Bildung von Stärke in den Pflanzen. I. Mitt. (Biochem. Zeitschr. 1922. Bd. 132.)
- Die Wirkung hochkonzentrierter Lösungen auf die Stärkebildung in den Spaltöffnungen der Pflanzen. (Jahrb. wiss. Bot. 1922. Bd. 61.)
- Synthese und Hydrolyse von Stärke unter dem Einfluß der Anionen von Salzen in Pflanzen. II. Mitt. (Biochem. Zeitschr. 1922. Bd. 132.)
- Synthesis of starch in plants in the presence of calcium and sodium salts. (Ecology. 1925. Bd. 6.)
- Jacobson, H. C., Kulturversuche mit einigen niederen Volvocaceen. (Zeitschr. f. Bot. 1910. Bd. 2.)
- Die Kulturbedingungen von *Haematococcus pluviatilis*. (Folia microbiologica. 1912. Bd. 1.)
- Jameson, A. P., A new Phytoflagellate (*Parapolytoma satura* n. g. n. sp.) and its method of nuclear division. (Arch. f. Prot. 1914. Bd. 33.)
- Jirovec, O., Protozoenstudien I. (Archiv f. Prot. 1926. Bd. 56.)
- Johnson, L. M., Observations on the zoospores of *Drapanaldia*. (Bot. Gaz. 1893. Bd. 18.)
- Jost, L., Beiträge zur Kenntnis der Coleochaeten. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1895. Bd. 13.)
- Karrer, P., Einführung in die Chemie der polymeren Kohlehydrate. Leipzig 1925.
- Kater, J. Mc. A., Morphology and life history of *Polytomella citri* sp. n. (Biol. Bull. Woods Hole. 1925. Bd. 49.)
- Kater, J. Mc. A., and Burroughs, R. D., The cause and nature of encystment in *Polytomella citri*. (Biol. Bull. Woods Hole. 1926. Bd. 50.)
- Kaufmann, H., Über den Entwicklungsgang bei *Cylindrocystis*. (Zeitschr. f. Bot. 1914. Bd. 6.)
- Klebahn, H., Studien über Zygotenkeimung von *Closterium* und *Cosmarium*. (Jahrb. wiss. Bot. 1891. Bd. 22.)
- Studien über Zygoten. II. Die Befruchtung von *Oedogonium Boscii*. (Jahrb. wiss. Bot. 1892. Bd. 24.)
- Befruchtung von *Sphaeroplea annulina* Ag. (Festschr. f. Schwendener, Berlin. 1899.)
- Klebs, G., Über die Organisation einiger Flagellatengruppen. (Tübing. Unters. 1883. Bd. 1.)

- Klebs, G., Einige Bemerkungen zu „Schmitz“, Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. (Bot. Ztg. 1884. Bd. 42.)
- Über die Organisation und die systematische Stellung der Peridineen. (Biolog. Zentralbl. 1885. Bd. 4.)
- Beiträge zur Physiologie der Zelle. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1887. Bd. 5.)
- Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. (Tübinger Unters. II. 1887.)
- Über die Vermehrung von *Hydrodictyon utriculatum*. (Flora. 1890. Bd. 2.)
- Über die Bildung der Fortpflanzungszellen bei *Hydrodictyon utriculatum*. (Botan. Ztg. 1891. Bd. 49.)
- Flagellatenstudien. I. II. (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1892. Bd. 56.)
- Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
- Über flagellaten- und algenähnliche Peridineen. (Verhandl. naturhist.-med. Ver. Heidelberg. N. F. 1912. Bd. 11.)
- Klein, G., und Werner, O., Formaldehyd als Zwischenprodukt bei der Kohlensäureassimilation. (Biochem. Zeitschr. 1926. Bd. 168.)
- Klein, G., Eine Erwiderung auf die Kritik K. Noaks. (Zeitschr. f. Bot. 1928. Bd. 20.)
- Klugh, A., und Brooken, The effect of light of different wavelengths on the rate of reproduction of *Volvox aureus* and *Closterium acerosum*. (New Phytolog. 1925. Bd. 24.)
- Kolkwitz, R., Wachstumsgeschichte der Chlorophyllbänder von *Spirogyra*. (Festschr. f. Schwendener. Berlin 1880.)
- Beiträge zur Biologie der Florideen. (Ber. Deutsch. Bot. [Gen.-Vers.]. 1899. Bd. 17.)
- Beiträge zur Biologie der Florideen. (Wissensch. Meeresuntersuchungen. 1900. Bd. 4.)
- Korschikoff, A., Protistologische Beobachtungen. I. (Russ. Arch. f. Protistenk. 1924. Bd. 3.)
- Krabbe, G., Untersuchungen über d. Diastaseferment unter spezieller Berücksichtigung seiner Wirkung auf die Stärkeköerner innerhalb der Pflanze. (Jahrb. wiss. Bot. 1890. Bd. 21.)
- Kraemer, H., The structure of starch grain. (Bot. Gaz. 1902. Bd. 34.)
- Krassiltshik, J., Zur Entwicklungsgeschichte und Systematik der Gattung *Polytoma*. (Zool. Anzeig. 1882. Bd. 5.)
- Kraus, G., Einige Beobachtungen über den Einfluß des Lichtes und der Wärme auf die Stärkeerzeugung im Chloroplasten. (Jahrb. wiss. Bot. 1869. Bd. 7.)
- Krohn, V., The principle of the absolute optimum in comparative physiology. (Ann. Acad. Sc. Fennica. Ser. A. 1925. Bd. 24.)
- Krüger, W., Beiträge zur Kenntnis der Organismen des Saftflusses der Laubbäume. (Zopf, Physiol. u. Morphologie nied. Org. 1892.)
- Kuckuck, P., Über den Bau und die Fortpflanzung von *Halocystis* und *Valonia*. (Bot. Ztg. 1907. Bd. 65.)
- Kufferath, H., Contribution à la physiologie d'une Protococcacée nouvelle *Chlorella luteo-viridis* Chodat. (Rec. inst. bot. Leo Errera. 1913. Bd. 9.)
- Note sur la physiologie et la morphologie de *Porphyridium cruentum* Neeg. (Bull. soc. roy. bot. Belgique. 1913. Bd. 52.)
- Recherches phys. sur les algues vertes en culture pure. I. et II. (Bull. soc. roy. Bot. Belgique. 1921. Bd. 54.)
- Kursanoff, L., Über die Befruchtung, Reifung und Keimung bei *Zygnema*. (Flora 1912. N. F. Bd. 4.)

- Küster, E., Über *Derbesia* und *Bryopsis*. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1899. Bd. 17.)  
 — Eine kultivierbare *Peridinee*. (Archiv f. Prot. 1908. Bd. 11.)  
 — Über die Schichtung der Stärkekörner. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1913. Bd. 31.)  
 Kützing, F. T., *Phycologia generalis*. 1843.  
 Kylin, H., Zur Biochemie der Meeresalgen. (Zeitschr. f. physiol. Chemie. 1913. Bd. 83.)  
 — Untersuchungen über die Biochemie der Meeresalgen. (Zeitschr. f. physiol. Chemie. 1915. Bd. 94.)  
 — Weitere Beiträge zur Biologie der Meeresalgen. (Zeitschr. f. physiol. Chemie. 1918. Bd. 101.)  
 — Zur Kenntnis der wasserlöslichen Kohlehydrate der Laubblätter. (Zeitschr. f. physiol. Chemie. 1918. Bd. 101.)  
 Lagerheim, G., *De Rhodochytrium, nov. gen. Eine Übergangsform von den Protococcalen zu den Chitridiaceen.* (Bot. Ztg. 1893. Bd. 51.)  
 Langer, Einfluß von Metallsalzen auf die Diastase in der lebenden Pflanzenzelle. (Wiener Klin. Wochenschr. 1917. Bd. 30.)  
 Lappalainen, Biochem. Stud. an *Aspergillus niger*. (Oefversigt of Finska Vetenskops Soc. Förhandlingar. 1919. Bd. 62.)  
 Laurent, E., Stärkebildung aus Glycerin. (Bot. Ztg. 1886. Bd. 44.)  
 — Recherches experim. sur la formation d'amidon. Bruxelles 1888.  
 — Recherches sur la nutrition carbonée des plantes vertes. Lille 1903.  
 Lepeschkin, W. W., Sur les reactions chimiques pendant le gonflement de d'amidon dans l'eau chaude. (Bull. soc. bot. Geneve 1922.)  
 — Über die Stärkequellung in lebenden und toten Zellen. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1925. Bd. 43.)  
 Liebaldt, E., Über das Chlorophyllkorn. (Lotos. Prag 1912. Bd. 60.)  
 Lippmann, E. O. v., *Die Chemie der Zuckerarten*. III. Aufl. Braunschweig 1904.  
 Lode, A., Beiträge zur Kenntnis der Wanderung und Anhäufung der Produkte der Kohlensäureassimilation im Laubblatt. (Bot. Arch. 1924. Bd. 8.)  
 Loew und Bokorny, Chemisch-physiologische Studien über Algen. (Journ. f. prakt. Chemie. N. F. 1887. Bd. 36.)  
 Lublinerowna, K., Über die Plastiden in der Eizelle von *Podophyllum peltatum*. (Arch. Soc. Bot. Polon. 1925. Bd. 2.)  
 Ludwig, E., Zur Amphitrophie der Algen. (Forschungsber. Plön. 1899. Bd. 7.)  
 Lundegårdh, H., Einige Bedingungen der Bildung und Auflösung der Stärke. (Jahrb. wiss. Bot. 1914. Bd. 53.)  
 Lutman, B. F., The cell structure of *Closterium Ehrenbergii* and *Cl. moniliferum*. (Bot. Gaz. 1910. Bd. 49.)  
 Lutmann, B. F., Cell and nuclear division in *Closterium*. (Bot. Gaz. 1911. Bd. 51.)  
 Luxenburgowa, A., Zur Frage der Anwesenheit von Plastiden in den generativen Zellen. (Vorl. Mitt.) (Acta Soc. Bot. Polon. 1925. Bd. 2.)  
 Maige, A., Réaction amylogène uniloculaire ou pluriloculaire des plastes. (C. R. Acad. Par. 1925. Bd. 181.)  
 — Remarques au sujet de la persistance de l'écorce plastidale autour des graines d'amidon. (C. R. Soc. Biol. 1926 a. Bd. 95.)  
 — Observations sur l'amylogénèse dans les cotyledones du Pois. (C. R. Acad. Par. 1926 b. Bd. 183.)

- Mc Allister, F., Nuclear division in *Tetraspora lubrica*. (Ann. of Bot. 1913. Bd. 27.)
- The pyrenoid of *Anthoceros*. (Amer. Journ. Bot. 1914. Bd. 1.)
- Mainx, F., Kultur und Physiologie einiger *Euglena*-Arten. (Vorl. Mitt.). (Lotos. Prag 1924. Bd. 72.)
- Einige neue Vertreter der Gattung *Euglena* Ehrb. (Arch. f. Prot. 1926. Bd. 54.)
- Untersuchungen über die Ernährung und Zellteilung bei *Eremosphaera viridis* de Bary. (Arch. f. Prot. 1927 a. Bd. 57.)
- Beiträge zur Physiologie und Morphologie der Eugleninen. (Arch. f. Prot. 1927 b. Bd. 60.)
- Biologie der Algen in *Tabulae biologicae*. (Derzeit im Druck 1928.)
- Mameli, Eva, Ricerche fisiologiche sui licheni. I. Idrati di Carbonio. (Atti dell'Ist. Bot. d. R. Univ. di Pavia. N. S. 1919. Bd. 17.)
- Mangenot, G., Sur l'amidon des Algues Floridées. (C. R. Acad. Par. 1923. Bd. 176.)
- Maupas., Sur le glycogene chez les Infusoires alies. (C. R. Acad. Par. 1885. Bd. 101.)
- Sur les granules amylicés du cytosome des Gregarines. (C. R. Acad. Par. 1886. Bd. 102.)
- Matrouchot, L., et Molliard, M., Variations des structure d'une Algue verte, sous l'influence du milieu nutritif. (Rev. Gen. Bot. 1902. Bd. 14.)
- Mendrecka, S., Étude sur les algues saprophytes. (Bull. soc. bot. Geneve. 1913. Bd. 5.)
- Mereschowsky, C., Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreich. (Biol. Zentralblatt. 1905. Bd. 25.)
- Merton, H., Über den Bau und die Fortpflanzungsweise von *Pleodorina illinoisensis* Koffoid. (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1908. Bd. 90.)
- Meyer, A., Über Kristalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen. (Bot. Ztg. 1883. Bd. 41.)
- Mikrochemische Reaktion zum Nachweise der reduzierenden Zuckerarten. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1885. Bd. 3.)
- Bildung der Stärkekörner in den Laubblättern aus Zuckerarten, Mannit und Glycerin. (Bot. Ztg. 1886. Bd. 44.)
- Über Stärkekörner, welche sich mit Jod rot färben. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1886. Bd. 4.)
- Zu der Abhandlung von G. Krabbe. 1890. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1891. Bd. 9.)
- Notiz über die Zusammensetzung des Zellsaftes von *Valonia utricularis*. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1891. Bd. 9.)
- Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena 1895.
- Kritisches Referat über Bütschli O. (Bot. Ztg. 1896. Bd. 54.)
- Erst. mikroskop. Praktikum. II. Aufl. Jena 1907.
- Morphol. und phys. Analyse der Zelle. Jena 1920.
- Mikosch, C., Untersuchungen über den Bau der Stärkekörner. (Jahresb. der k. k. Staatsoberrrealschule in Währing. 1887.)
- Mohl, H. v., Die Untersuchung des Pflanzengewebes mit Hilfe des polarisierten Lichtes. (Bot. Ztg. 1858. Bd. 16.)
- Mohl, J. W., Über die Herkunft des Kohlenstoffs der Pflanze. (Unters. Botan. Inst. Würzburg 1878. Bd. 2.)
- Molisch, H., Zwei neue Zuckerreaktionen. (Sitzber. Akad. Wien. 1886.)

- Molisch, H., Mikrochemie der Pflanze. Jena 1913.
- Montfort, Camil., Physiol. und pflanzengeographische Seesalzwirkung. I. (Jahrb. wiss. Bot. 1926. Bd. 65.)
- Müller, A., Die Assimilationsgröße bei Zucker- und Stärkeblättern. (Jahrb. wiss. Bot. 1914. Bd. 48.)
- Nadson, G., Die Stärkebildung a. organ. Substanzen in den chlorophyllführenden Zellen der Pflanzen. (Ref. i. Bot. Zentralbl. 1890. Bd. 42.)
- Über den Einfluß des farbigen Lichtes auf die Entwicklung des *Stichococcus bacillaris* Näg. in Reinkulturen. (Bull. Jard. imp. bot. St. Petersburg. 1910.)
- Nägeli, C., Gattungen einzelliger Algen. Zürich 1849.
- Nägeli, C., und Cramer, C., Pflanzenphysiologische Untersuchungen. 2. H., Die Stärkekörner. Zürich 1858.
- Neger, F. W., Die Stärkeökonomie der grünen Pflanze. (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landw. 1915. Bd. 8.)
- Němec, B., Die Perzeption des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1902. Bd. 20.)
- Über inverse Tinktion. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1906. Bd. 24.)
- Neuberg, K., und Hirsch, J., Über ein Kohlenstoffketten verknüpfendes Ferment (Carboligase). (Biochem. Zeitschr. 1921. Bd. 115.)
- Noak, K., Kritik der Arbeit von Iljin. 1922. (Zeitschr. f. Bot. 1923. Bd. 15.)
- Referat über G. Klein und O. Werner. 1926. (Zeitschr. f. Bot. 1927. Bd. 19.)
- Antwort auf vorstehende Erwiderung G. Kleins. (Zeitschr. f. Bot. 1928. Bd. 20.)
- Oppenheimer, G., Die Fermente. Leipzig 1913. 4. Aufl.
- Oltmanns, F., Morphologie und Biologie der Algen. II. Aufl. Jena 1922.
- Overton, E., Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Volvox*. (Bot. Zentralbl. 1889. Bd. 39.)
- Palla, Ed., Über ein neues Organ der Konjugatenzelle. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1894. Bd. 12.)
- Über eine neue pyrenoidlose Art und Gattung der Konjugaten. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1894. Bd. 12.)
- Pampaloni, L., Sopra un singolare modo di compartarsi di un'alga allorché venga coltivato in determinate sostanze nutritizie. (Nuovo giorn. bot. Ital. 1903. Bd. 10.)
- Pantannelli, E., Atmung der Meeresalgen. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1914. Bd. 32.)
- Über den Stoffwechsel bei der Atmung von Meeresalgen. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1914. Bd. 32.)
- Parkin, J., The first sugar of photosynthesis ... A Reply to Prof. J. H. Priestley. (New Phyt. 1925. Bd. 24.)
- Pascher, A., Süßwasserflora von Deutschland. 1913—27.
- Peterschilka, Fr., Kernteilung und Pyrenoidvermehrung bei *Mougeotia*. (Arch. f. Protistk. 1922. Bd. 45.)
- Pfeffer, W., Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. (Tübinger Unters. II. 1886.)
- Über Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper. II. Aufl. Leipzig 1890.
- Plümcke, O., Beitrag zur Ernährungsphysiologie der *Volvocaceen*. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1914. Bd. 32.)



- Potthoff, H., Beiträge zur Kenntnis der Konjugaten. I. Untersuchungen über die Desmidiacee *Hyalotheca dissiliens*. (Planta. 1927. Bd. 4.)
- Pringsheim, E. G., Zur Physiologie der *Euglena gracilis*. (Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1914 a. Bd. 12.)
- Die Ernährung von *Haematococcus pluvialis* Flot. (Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1914 b. Bd. 12.)
- Zur Physiologie saprophytischer Flagellaten. (Beitr. z. allg. Bot. 1921. Bd. 2.)
- Über Stärkewanderung und Wanderstärke. (Naturwissenschaften. 1926 a. Bd. 14.)
- Pringsheim, E. G. und Mainx, F., Untersuchungen über *Pobytoma uvella* Elub... (Planta. 1926 b. Bd. 1.)
- Pringsheim, H., Die Polysaccharide. II. Aufl. Berlin 1923.
- Zuckerchemie. Leipzig 1925.
- Über die Spezifität der Amylasen. (Ber. Deutsch. Chem. Ges. 1926. Bd. 59.)
- Abbau und Aufbau der Polysaccharide. (Ber. Deutsch. Chem. Ges. 1926. Bd. 59.)
- Pringsheim, N., Über die männlichen Pflanzen und die Schwärmersporen der Gattung *Bryopsis*. (Monatsh. d. k. Akad. d. Wiss. Berlin 1871.)
- Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in den Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1879—81. Bd. 12.)
- Pristley, J. H., The first sugar of photosynthesis and the role of cause sugar in the plant. (New Phytolog. 1924. Bd. 23.)
- Prowazek, S., Transplantations- und Protoplastastudien an *Bryopsis plumosa*. (Biolog. Zentralbl. 1901. Bd. 21.)
- Radais, Sur la culture pure d'une algue verte. (C. R. Paris 1900. Bd. 130.)
- Rawitz, Leitfaden der histologischen Untersuchungen. II. Aufl. 1895.
- Reich, K., Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und Zytologie von *Stigeoclonium*. (Arch. f. Protok. 1926. Bd. 53.)
- Reichenow, E., Untersuchungen an *Haematococcus pluvialis* nebst Bemerkungen über die Flagellaten. (Arbeiten a. d. kais. Gesundheitsamte. 1909. Bd. 33.)
- Reinhard und Suschkoff, Beiträge zur Stärkebildung in der höheren Pflanze. (Beih. z. bot. Zentralbl. 1904. Bd. 18.)
- Reinhard, A. W., Formation d'amidon par les feuilles des plantes supérieures et présence de sucre dans les aliments. (C. R. soc. biol. 1923. Bd. 89.)
- Reinke, B., Über *Monostroma bulbosum* und *Tetraspora lubrica*. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1878. Bd. 11.)
- Rendle, A. B., On the occurrence of starch in the onion. (Annals Bot 1888. Bd. 2.)
- Richter, O., Die Ernährung der Algen. (Monographien und Abhandlungen zur Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrograph. Bd. 2.) Leipzig 1910.
- Rippel, A., Wachstumsgesetze bei höheren und niederen Pflanzen. (Naturwissenschaft u. Landwirtschaft. 3.) München 1925.
- Roach, B. M., On the relation of certain soil algae to some soluble carbon compounds. (Ann. of Bot. 1926. Bd. 40.)
- Rodewald, H., Untersuchungen über die Quellung der Stärke. Kiel und Leipzig 1896.
- Rosanoff, Observations sur les fonctions et les propriétés des pigments de diverses algues. (Extrait des mém. Soc. imp. Sc. W. Cherbourg. 1867. Bd. 13.)
- Ruhland, W., Untersuchungen über den Kohlehydratstoffwechsel von *Beta vulgaris*. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1912. Bd. 50.)

- Ruhl and, W., und Wetzel, K., Der Nachweis von Chloroplasten in den generativen Zellen von Pollenschläuchen. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1924. Bd. 42.)
- Rywosch, S., Zur Stoffwanderung im Chlorophyllgewebe. (Bot. Ztg. 1908. Bd. 66.)
- Sachs, J., Über den Einfluß des Lichtes auf die Bildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern. (Bot. Ztg. 1862. Bd. 20.)
- Wirkung farbigen Lichtes auf die Pflanzen. (Bot. Ztg. 1864. Bd. 22.)
- Ein Beitrag zur Kenntnis der Ernährungstätigkeit der Blätter. (Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg. 1884. Bd. 3.)
- Vorlesungen über die Pflanzenphysiologie. II. Aufl. Leipzig 1887.
- Salter, J. H., Zur näheren Kenntnis der Stärkekörner. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898. Bd. 32.)
- Samec, M., Kolloidchemie der Stärke. Dresden und Leipzig 1927.
- Sande Bakhuysen, H. L. van de, Starch grains of wheat considered as partially dehydrated Amylose. (Proceed. Soc. Exper. Biol. and Medic. 1925. Bd. 23.)
- The crystallisation of starch. (Proceed. Soc. Exp. Biol. and Medic. 1926 a. Bd. 23.)
- The structure of Starchgrains from wheat grown under constant conditions. (Proceed. Soc. Exp. Biol. and Medic. 1926 b. Bd. 23.)
- Scherffel, A., *Asterococcus* n. g. *superbus* (Cienk.) Scherffel und dessen angebliche Beziehungen zu *Eremosphaera*. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1908. Bd. 26 a.)
- Scherrer, A., Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei *Anthoceros*. (Flora. 1914. Bd. 107.)
- Schimper, A. F. W., Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner. (Bot. Ztg. 1880. Bd. 38.)
- Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. (Bot. Ztg. 1885. Bd. 43.)
- Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1885. Bd. 16.)
- Sur l'amidon et les leucites. (Annales des sc. nat. Bot. 1887. S. 7. Bd. 6.)
- Schmetz, L., Untersuchungen über den Einfluß einiger Außenfaktoren auf den Stärkeabbau im Laubblatt. (Bot. Arch. 1925. Bd. 10.)
- Schmidle, W., Über den Bau und die Entwicklung von *Chlamydomonas Kleinii* n. sp. (Flora. 1893. Bd. 77.)
- Schmidt, D., Über die Pilzstärke (Amylose) bei *Aspergillus niger* v. Thg. (Biochem. Zeitschr. 1925. Bd. 158.)
- Schmidt, W. J., Die Bedeutung des polarisierten Lichtes für histologische Untersuchungen. (Arch. f. experim. Zellforschung. 1926. Bd. 2.)
- Schmitz, Fr. D., Chromatophoren der Algen. (Verh. d. naturw. Ver. d. Preuß. Rheinlande u. Westfalen. 1882. Bd. 40.)
- Schmitz, Fr., Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1884. Bd. 15.)
- Erwiderung. (Bot. Ztg. 1884. Bd. 42.)
- Schmucker, Th., Beiträge zur Kenntnis einer merkwürdigen Orchidee *Haemaria discolor* Lindl. (Flora. 1926. Bd. 21.)
- Schneider, A., A text book of general Lichenology. Binghampton, N. Y. 1897.

- Schroeder, H., Die Hypothesen über die chemischen Vorgänge bei der Kohlensäureassimilation. Jena 1917.
- Der Chemismus der CO<sub>2</sub>-Assimilation im Lichte neuerer Arbeiten. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1918. Bd. 36.)
- Ref. über Gast, 1917, und Kylin, 1918. (Zeitschr. f. Bot. 1918. Bd. 10.)
- Referat über einen Vortrag (Generalvers.). (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1921. Bd. 39.)
- Schroeder und Horn, Das gegenseitige Mengenverhältnis der Kohlehydrate im Laubblatt in seiner Abhängigkeit vom Wassergehalt. (Biochem. Zeitschr. 1922. Bd. 165.)
- Schürhoff, P. N., Die Plastiden in: Linsbauer, Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin 1924.
- Schütt, F., Über die Organisationsverhältnisse des Plasmaleibes der Peridineen. (Sitzber. Preuß. Akad. Wiss. Berlin. 1892.)
- Sjöberg, K., Beiträge zur Kenntnis der Amylase in grünen Pflanzen. (Biochem. Zeitschr. 1922. Bd. 133.)
- Smith, G. M., Tetrademus, a new four celled coenobitic alga. (Bull. Torr. Bot. Club. 1913. Bd. 40.)
- The cell structure and colony formation in Scenedesmus. (Arch. f. Prot. 1914. Bd. 32.)
- Zoospore formation in Charatium Sieboldii A. Br. (Ann. Bot. 1926. Bd. 30.)
- II. Cell structure and Zoospore formation in Pediastrum boryanum (Turp.) Meneg. (Ann. Bot. 1916. Bd. 30.)
- III. Cell structure and autospore formation in Tetraedron minimum (A. Br.) Hansg. (Ann. Bot. 1918. Bd. 32.)
- Smith, Annie L., Lichens. Cambridge. 1921. (Bot. Zentralbl. 1922. Bd. 143.)
- Recent Work on Lichens. (Trans. Brit. Mycol. Soc. 1923. Bd. 8.)
- Steinecke, F., Algologische Notizen. (Bot. Arch. 1926. Bd. 14.)
- Strasburger, E., Zellbildung und Zellteilung. II. Aufl. Jena 1880.
- Schwärmsporen, Gameten. (Histolog. Beiträge. IV. 1882.)
- Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena 1887.
- Botanisches Praktikum. Jena 1921.
- Strugger, S., und Weber, Fr., Stärkeabbau in Mesophyll- und Schließzellen. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1925. Bd. 43.)
- Weber, F., und Strugger, S., Zur Physiologie der Stomatanebenzellen. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1926. Bd. 44.)
- Swartz, M. D., Nutrition investigations on the carbohydrates of lichens, algae and related substances. (Conn. Akad. Arts and Sc. Transact. 1911. Bd. 16.)
- Tanner, H., La protéolyse par les Algues et les Algues et le Polymorphisme du Tetraedron minimum. (Diss. Genf 1924.)
- Ternetz, Ch., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Euglene gracillis. (Jahrb. wiss. Bot. 1912. Bd. 51.)
- Tieghe, van, Notes sur les globules amylicés des Floridées et des Coralinées. (Ann. de. Sc. nat. Bot. 1865. Ser. V. Bd. 3.)
- Tiffany, L. H., A physiological study of growth and reproduction among certain green algae. (The Ohio Journ. of Sciences. 1924. Bd. 34.)
- Tihomirov, W. A., Sur la valeur de la reaction microchimique de la phenylhydracine pour la constatation de sucre dans les tissus des plantes. (Ann. Jard. bot. Buitenzorg. 1910. Suppl. 3. No. 2.)

- Timberlake, H. G., Swarmspore formation in *Hydrodictyon utriculatum* Roth. (Bot. Gaz. 1901a. Bd. 31.)
- Starch Formation in *Hydrodictyon utriculatum*. (Ann. of Bot. 1901b. p. 15.)
- Development and structure of swarmspore of *Hydrodictyon*. (Trans. Wis. Ac. Sci. Arts and Letters. 1902a. Bd. 23.)
- Starch formation in *Cladophora*. (Meet. Bot. Central States, Science N. S. 1902b. Bd. 15.)
- The Nature and function of the pyrenoid. (Science, N. S. 1903. Bd. 17.)
- Tobler, F., Zur Ernährungsphysiologie der Flechten. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1911. Bd. 29.)
- Vorkommen und Abbau von Flechtenstärke. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1923. Bd. 41.)
- Biologie der Flechten. Berlin 1925.
- Tollenaar, Dirk, Omzettingen van Koolhydraten in het blad van *Nicotiana tabacum*. Probeschrift Wageningen 1925.)
- Treboux, O., Organische Säuren als Kohlenstoffquellen bei Algen. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1905. Bd. 23.)
- Stärkebildung aus Adonit im Blatte von *Adonis vernalis*. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1909. Bd. 27.)
- Tröndle, A., Über die Kopulation und Keimung von *Spirogyra*. (Bot. Ztg. 1907. Bd. 65.)
- Tunmann, O., Pflanzenmikrochemie. Berlin 1913.
- Anatomie und Inhaltsstoffe von *Chondrus crispus* Stackhouse. (Apothekerzeitung. 1909.)
- Ursprung, G. A., Über die Stärkebildung im Spektrum. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1917. Bd. 35.)
- Über die Bedeutung der Wellenlänge für die Stärkebildung. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1918. Bd. 36.)
- Uspenski, E. E., Eisen als Faktor für die Verbreitung niederer Wasserpflanzen. Jena 1927.
- Vaucher, Histoire des Conierves. Genève 1803.
- Waldschmidt-Leitz, E., Die Enzyme. Braunschweig 1926.
- Warén, H., Nahrungsphysiologische Versuche an *Micrasterias rotata*. (Soc. scient. Fenn. Commentationes biol. II. 1926. Bd. 8.)
- Weber, Fr., Zur Physiologie der Spaltöffnungsbewegung. (Österr. bot. Zeitschr. 1923.)
- Enzymatische Regulation der Spaltöffnungsbewegung. (Naturwissenschaften. 1923. Bd. 11.)
- Physiologische Ungleichheit bei morphologischer Gleichheit. (Österr. bot. Zeitschr. 1925. Bd. 74.)
- Veevers, T., „The first carbohydrates that originate during the assimilatory process.“ A physiolog. study with variegated leaves. (Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam 1924. Bd. 27.)
- West, G. S., Algae. Cambridge 1916.
- Wettstein, Fr. v., Geosiphon Fr. Wettst., eine neue, interessante Siphonee. (Österr. bot. Zeitschr. 1915. Bd. 5/6.)
- Wiesner, J., Die Elemente der Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Wien 1881.
- Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien 1892.

- Willstädter, R., und Stoll, A., Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin 1918.
- Winkelmann, A., Über die Einwirkung von Salzen und diastatischen Fermenten auf die Statolithenstärke. (Diss. Münster 1924.)
- Winkler, Hans, Untersuchungen über die Stärkebildung in den verschiedenartigen Chromatophoren. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898. Bd. 32.)
- Wollenweber, W., S., Das Stigma von Haematococcus. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1907. Bd. 25.)
- Untersuchungen über die Algengattung Haematococcus. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1908. Bd. 26.)
- Viervakuolige Chlamydomonaden. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1926. Bd. 44.)
- Yamanouchi, S., Hydrodictyon Africanum, a new species. (Bot. Gaz. 1913. Bd. 55.)
- Zacharias, E., Die chemische Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern. (Progr. rei. bot. 1910. Bd. 3.)
- Zemplén, G., Kohlehydrate in: Abderhalden, biol. Arb. Meth., I. Aufl. Teil 5. H. 2. Berlin 1922.)
- Ziegenspeck, H., Über Jod unter Blaufärbung aufnehmende Stoffe in den Ascis von Flechten (Isolichenin). (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1924. Bd. 42.)
- Über Sparstärke. (Bot. Arch. 1924. Bd. 7.)
- Zimmermann, A., Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Breslau 1887.
- Die botanische Mikrotechnik. Jena 1892.
- Sammelreferate: 9. Die Chromatophoren. 15. Die Stärkekörner und verwandte Körper. (Beih. z. bot. Zentralbl. 1894. Bd. 4.)
- Zur Entwicklungsgeschichte und Zytologie von Volvox. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1921. Bd. 60.)
- Zimmermann, H., Neue einzellige Helgoländer Meeresalgen, zugleich ein Beitrag zur Polaritätsfrage der Algen. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1923. Bd. 41.)
- Zimmermann, W., Helgoländer Meeresalgen. I—VI. (Wiss. Meeresunters., Abt. Helgoland. 1924. Bd. 16.)
- Zirkle, C., The structure of the chloroplast in certain higher plants. (Amer. Journ. Bot. 1925. Bd. 13.)
- Zollikofer, Cl., Geotropisches Verhalten entstärkter Keimpflanzen. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1918. Bd. 36.)
- Zopf, W., Zur Kenntnis der Stoffwechselprodukte der Flechten. (Beitr. z. Phys. u. Morph. niederer Organismen. Leipzig 1895. Bd. 5.)
- Vergleichende Untersuchungen über Flechten in bezug auf ihre Stoffwechselprodukte. I. (Beih. z. bot. Zentralbl. 1903. Bd. 14.)
- Die Flechtenstoffe in chemischer, botanischer, pharmakologischer und technischer Beziehung. Jena 1907.
- Zumstein, H., Zur Morphologie und Physiologie der Euglena gracilis Klebs. (Diss. Basel 1899.)
- Zwicker, J. J. L., L'action des enzymes amylolytiques sur les grains d'amidon naturels et la structure colloïdale de l'amidon. (Rec. trav. bot. neerl. 1921. Bd. 18.)

# Beiträge zur Kenntnis der Spaltenapparate an Früchten und zur Durchlüftung der Hohlfrüchte.

Von  
**Max Fischer, Wien.**

(Aus dem Pharmakognostischen Institut der Universität Wien.)

(Mit Tafel I—III und 3 Abbildungen im Text.)

## Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung (Fragestellungen und Geschichtliches) . . . . .	273
Allgemeine methodische Bemerkungen . . . . .	278
Morphologische Vorbemerkungen; Spaltenapparate und Fruchttypus . . . . .	279
Spezieller Teil:	
Papaveraceae . . . . .	281
<i>Papaver somniferum</i> . . . . .	281
Anatomische Verhältnisse . . . . .	281
Entwicklungsgeschichtliches . . . . .	283
Versuche . . . . .	286
Hauptergebnisse . . . . .	295
<i>Chelidonium majus</i> . . . . .	296
Anatomische Verhältnisse . . . . .	296
Entwicklungsgeschichtliches . . . . .	299
Versuche . . . . .	301
Hauptergebnisse . . . . .	303
Andere Papaveraceen (und Verwandte)	
<i>Papaver</i> -Arten, <i>Glaucium luteum</i> , <i>G. corniculatum</i> , <i>Eschscholzia</i> <i>californica</i> , <i>Corydalis</i> -Arten, <i>Fumaria officinalis</i> , <i>F. Vaillantii</i> , <i>Dicen-</i> <i>tra spectabilis</i> , <i>Cruciferae</i> . . . . .	304

272 Fischer, Spaltenapparate an Früchten u. Durchlüftung d. Hohlfrüchte.

Solanaceae . . . . .	305
a) Beerenfrüchte:	
<i>Lycium vulgare</i> . . . . .	305
Anatomische Verhältnisse und Entwicklungsgeschichtliches . . .	305
Hauptergebnisse . . . . .	307
<i>Solanum tuberosum</i> . . . . .	307
Anatomische Verhältnisse und Entwicklungsgeschichtliches . . .	307
Hauptergebnisse . . . . .	310
b) Beerenfrüchte mit spärlichem Fruchtfleisch:	
<i>Atropa belladonna</i> . . . . .	311
Anatomische Verhältnisse . . . . .	311
Entwicklungsgeschichtliches . . . . .	314
Versuche . . . . .	315
Hauptergebnisse . . . . .	315
<i>Capsicum annuum</i> bzw. <i>longum</i> . . . . .	316
Anatomische Verhältnisse . . . . .	316
Entwicklungsgeschichtliches . . . . .	319
Versuche . . . . .	320
Hauptergebnisse . . . . .	323
c) Kapselfrüchte:	
<i>Hyoscyamus niger</i> . . . . .	325
Anatomische Verhältnisse . . . . .	325
Entwicklungsgeschichtliches . . . . .	327
Hauptergebnisse . . . . .	329
<i>Datura stramonium</i> . . . . .	329
Anatomische Verhältnisse . . . . .	329
Entwicklungsgeschichtliches . . . . .	332
Versuche . . . . .	335
Hauptergebnisse . . . . .	338
<i>Nicotiana rustica</i> . . . . .	340
Anatomische Verhältnisse und Entwicklungsgeschichtliches . . .	340
Hauptergebnisse . . . . .	342
A n d e r e S o l a n a c e e n	
<i>Solanum dulcamara</i> , <i>S. nigrum</i> , <i>Physalis Alkekengi</i> , <i>Mandragora officinarum</i> , <i>Scopolia carniolica</i> , <i>Hyoscyamus</i> -, <i>Datura</i> -Arten, <i>Nicandra physaloides</i> , <i>Nicotiana</i> -Arten . . . . .	342
Stammesgeschichtliche Bemerkungen . . . . .	343
Zusammenfassung . . . . .	351
Schriftverzeichnis . . . . .	361
Erklärung der Abbildungen Tafel I—III . . . . .	366
Versuchstabellen etc. . . . .	369

## Einleitung.

Von den zahlreichen auf die Spaltöffnungen bezüglichen Fragen, auf die durch die Forschungen der letzten Zeit die Aufmerksamkeit gelenkt wurde, ist eine der interessantesten das Vorkommen an anderen als Blatt- bzw. Assimilationsorganen. Unter diesen bemerkenswerten Vorkommnissen an solchen Organen, besonders Blütenorganen, bietet unter anderem ihr Auftreten an diesen nicht nur großes anatomisches und vergleichend anatomisches, sondern wegen ihrer Bedeutung für den Gas- und Stoffwechsel der Blüte bzw. Frucht und ihrer Teile (Samenknospen, Samen usw.), ja der ganzen Pflanze überhaupt, allgemeinformphysiologisches Interesse. Nicht minder bedeutsam ist dieses Vorkommen besonders im Hinblick auf verschiedene Untersuchungen (vgl. Porsch) — obgleich dieselben in neuerer Zeit nicht ohne Widerspruch geblieben sind (siehe Wassermann) — in morphologisch-entwicklungsgeschichtlicher und stammesgeschichtlicher Beziehung; in letzteren Belangen besonders deswegen, da die Blattnatur verschiedener Blütenbestandteile bzw. ihre Herkunft von Blattgebilden kaum durch etwas anderes besser beleuchtet wird und zu erwarten steht, daß sich aus der näheren Kenntnis dieser Apparate, speziell was die Spalten der Karpelle (Fruchtknoten und Früchte) angeht, Gesichtspunkte allgemeinerer Natur für phylogenetische Erwägungen ergeben dürften — eine Frage, die bisher überhaupt kaum berührt wurde (vgl. besonders Porsch). Die geringe Beachtung des Fruchtknotens bzw. der Frucht in allen diesen Belangen scheint um so weniger gerechtfertigt, als gerade beim grünen Fruchtknoten und der grünen Frucht eine Erhaltung der Spaltöffnungen, und zwar in mehr oder weniger ursprünglicher Ausbildung und Funktion gegenüber den übrigen vielfach ganz anders angepaßten Blütenorganen zu erwarten ist, wenngleich natürlich fallweise mit einer sekundären Um- bzw. Rückbildung dieser Organe im speziellen Interesse der Frucht zu rechnen ist.

Dies zur allgemeinen Orientierung über den hier in Betracht kommenden Fragenkomplex. Daß Spaltöffnungen an den verschiedensten Blütenbestandteilen vorkommen, ist eine seit längerem bekannte Tatsache (vgl. das Schriftverzeichnis), ohne daß jedoch diese Erscheinung genügend geklärt wäre.

Die Gesetzmäßigkeit dieses Vorkommens haben bereits verschiedene Arbeiten dargetan, neuerdings eine unveröffentlichte Arbeit von Hofmann am pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien, der zu entnehmen ist, daß von den untersuchten Pflanzen (*Monocotyle* und *Dicotyle*) kaum in einem Prozent der Fälle Spaltöffnungen an allen Blütenorganen mit Ausnahme der Hochblätter fehlen, an 1—2 Organen waren in 40 %, an ver-



schiedenen Blütenorganen in 59 % der Fälle Spaltöffnungen vorhanden. Am Fruchtknoten (das Innere des Fruchtknotens hat Hofmann nicht berücksichtigt) hatten 102 von 253 untersuchten Pflanzen, das sind 40 %, Spaltöffnungen! Erwägt man hierzu, daß die Spaltöffnungen bei vereinzeltm Vorkommen in diesen und anderen Fällen sehr leicht der Aufmerksamkeit, selbst auch des geübten Beobachters, entgehen und jedenfalls auch das Entwicklungsalter des Fruchtknotens zu berücksichtigen ist, so ist es sicher, daß dieses Ergebnis nicht zu hoch gegriffen ist und die Erscheinung von allgemeiner Bedeutung ist.

Zu ähnlichen Ergebnissen führen die Untersuchungen von Wilhelm, aus denen hervorgeht, daß von 313 der untersuchten Pflanzen 213 Spaltöffnungen an der Außenseite der Fruchtblätter besitzen, oder ca. 196 (bzw. 183), wenn man vom Vorkommen nur an Griffel (und Diskus) absieht.

Weniger bekannt ist das Vorkommen von Spaltöffnungen im Innern von Früchten bzw. Fruchtknoten, doch liegen auch hierüber bereits bestimmte Angaben vor. So ist beispielsweise vom Mohn und anderen Papaveraceen, vom Stechapfel und anderen Früchten seit längerem das Vorkommen von Spaltöffnungen in der inneren Fruchthöhle bekannt (Kraus, a. a. O. S. 91 u. ff., Abb. 34—36, Tafel XI. Ebenda S. 88 u. ff., Abb. 39, Tafel XI auch nähere Angaben über äußere Fruchtspalten)<sup>1)</sup>.

Die im übrigen wenig bekannten Untersuchungen von Wilhelm haben auch hierzu ein reichhaltiges Material zutage gefördert, das aber trotz der mannigfachen prinzipiellen Fragen, die sich vom morphologisch-entwicklungsgeschichtlichen und physiologischen Standpunkt an das Auftreten der Spaltöffnungen an den Fruchtblättern knüpfen, noch keine entsprechende Beachtung gefunden hat.

Selbst an den Samenknospen kommen, wie neuerdings z. B. Sellner wieder angibt (vgl. weiter unten), in bestimmten Fällen Spaltöffnungen vor (vgl. auch Licopoli, zitiert bei Wilhelm a. a. O. S. 3), und Porsch erwähnt in einigen Fällen (*Dasyllirion*, *Ginkgo*) ihr Vorkommen an dauernd in Samen eingeschlossnen Keimblättern (Porsch a. a. O. S. 57 und 95 f.). Weitere diesbezügliche zusammenfassende Angaben finden sich bei Gertz (1919, I) und Netolitzky.

Inwieweit diese und andere Spaltöffnungen der Früchte funktionsfähig sind bzw. welche Bedeutung sie im Haushalt der Frucht haben, darüber enthält die Literatur einschließlich der Arbeit von Hofmann neben der von neueren Arbeiten in bezug auf die Fruchtspalten hauptsächlich die fast gleichzeitige, jedoch vorwiegend von pathologisch-anatomischen Gesichtspunkten ausgehende Arbeit von Gertz in Betracht kommt (siehe oben), nur wenig Hinweise.

<sup>1)</sup> Th. Hartig soll nach Wilhelm der Erste gewesen sein, der Spaltöffnungen im Innern von Fruchtknoten entdeckte (Wilhelm a. a. O. S. 3), während die Kenntnis derselben von der Außenseite des Fruchtknotens bis auf A. Krockner, „De plantarum epidermide“, Halae 1800 zurückreicht (ebenda S. 1).

Neuartige Anregungen erhielten die diesbezüglichen Untersuchungen durch die Feststellung, daß in den Früchten bestimmter Paprikarassen oder Varietäten ein eigenartiges inneres Spaltöffnungssystem vorhanden ist an einer nach außen vollständig abgeschlossenen Frucht, die in der äußeren Epidermis keinerlei Spaltöffnungen enthält (vgl. Fischer 1921 und 1923). Wie aus den nachfolgenden Untersuchungen von Sellner am obigen Institut erhellt (unveröffentlicht) und zum Teil auch aus älteren Arbeiten hervorgeht (vgl. Wilhelm), ist das Auftreten der Spaltöffnungen im Innern von Hohlfrüchten nicht eben selten und geben gewisse Familien wie Ranunculaceen, Papaveraceen, Cruciferen, Solanaceen, Liliaceen, Iridaceen u. a. hierfür reichlich Belege, wobei sich auch hier die Beispiele aus den oben angegebenen Gründen mit fortschreitender Beobachtung noch mehr werden.

Die letzterwähnten Untersuchungen über Fruchtspalten (Fischer, Gertz, Hofmann, Sellner, Wilhelm) haben viele beachtenswerte Einzel- und Besonderheiten dieser Spaltenapparate und auch manche allgemeine Erkenntnisse bezüglich der systematischen Verbreitung und der Art des Auftretens (innen, außen, Zwillingsbildungen, Serien- bzw. Gruppenbildungen, Mißbildungen und Typen, wie Ringtypus, querebreiter Typus usw., Chlorophyll- und Stärkegehalt) zutage gefördert.

Hinsichtlich verschiedener wesentlicher Umstände dieser Spaltöffnungen herrscht aber im einzelnen noch keine Klarheit, vor allem auch hinsichtlich der Funktion. Hofmann meint (mit Bezug auf die äußeren), daß sie dem Atmungsbedürfnis und der Durchlüftung der Fruchtknoten dienen, bemerkt aber, daß dieselben in den untersuchten Fällen kein (?) Funktionieren zeigten. Auch Porsch, der diese Frage nur gelegentlich berührt — auch bezüglich der ausführlichen Arbeit von Wilhelm findet sich bei ihm keinerlei Hinweis —, mißt ihnen zum Teile Bedeutung für die Assimilationstätigkeit des Fruchtknotens zum Zweck der Samenernährung zu (Porsch a. a. O. S. 67 und 68). Eine ähnliche Funktion im Dienste der Assimilation, Transpiration usw. (gleich den gewöhnlichen Spaltöffnungen) kommt für die Außenspalten der von Baumgärtel näher untersuchten Blähfrüchte in Betracht (siehe Baumgärtel a. a. O.).

Gertz (1919, I, S. 24 ff., 55, 65 und 72) sieht die Spaltöffnungen der Früchte, namentlich die inneren, zum Teil als funktionslose Bildungen an, andererseits läßt er es bezüglich der Innenspalten unentschieden, ob Luft- oder Wasserspalten vorliegen (so bei *Paeonia*, vgl. Gertz a. a. O. und 1919, III, S. 237).

Sellner nimmt zufolge ihrer Plasmolysierungsversuche ein Funktionieren der inneren Spaltöffnungen an und schließt sich der Meinung von Hofmann bezüglich der Art der Funktion dieser an. Ich selbst habe hinsichtlich letzterer (bei *Capsicum*) die Ansicht aufgestellt, die Spaltöffnungen möchten vielleicht für die Wasser-(Dampf-)Abgabe oder Gasabgabe in den Fruchtraum oder für die Regelung des inneren Gasdruckes von Bedeutung sein, welcher Meinung Sellner ebenfalls beitrifft.

Im Anschluß an Nestler habe ich Untersuchungen über den Gasdruck der Früchte verschiedener Paprikarassen angestellt, die noch zu keinem Abschluß führten und auf die ich noch zurückkommen werde.

Das Vorhandensein solcher Spaltenapparate im Innern von Hohlfrüchten unter derartig außergewöhnlichen Umständen bietet nun, besonders wenn nur hier vorhanden, worauf ich schon an anderer Stelle hinwies, für die Kenntnis der Spaltenapparate, aber auch der Früchte, ganz besonderes Interesse. Abgesehen von der morphologischen (vgl. besonders Goebel II) bzw. vergleichend-morphologischen und der stammesgeschichtlich-systematischen Bedeutung der Tatsache, die sich vor allem auf die Verteilung und Bauart wird stützen müssen, ist ihr Bau und ihre Ausbildung wie die Art und Weise der Funktion, die bei dem bedeutenden Licht- und Luftabschluß vielfach auf andere Bedingungen stoßen als gewöhnlich, aber auch ihre etwaige Bedeutung im Haushalt der Frucht zu klären. Ähnliche Fragen sind — abgesehen von der mehr unter den normalen Bedingungen sich vollziehenden Funktion — bezüglich der äußeren Spaltöffnungen zu lösen.

Offensichtlich reichen unsere bisherigen Kenntnisse über diese Spaltenapparate mehr in die Breite als in die Tiefe, besonders bei dem Umstande, daß kaum die Art des Auftretens und der Verteilung bei den bisher untersuchten Pflanzenarten im allgemeinen, geschweige denn ihr genauer anatomischer Bau und sonstige Details — die bisherigen Arbeiten berücksichtigen beinahe ausschließlich nur die Flächenansicht — genügend bekannt sind; vollends aber, weil beide Umstände, wie die Funktion mit dem Entwicklungsgange der Frucht und deren Bau zusammenhängen, sonach Spaltenverteilung, -ausbildung und -funktion naturgemäß im Zusammenhang mit diesen betrachtet werden müssen. Angaben, die in der Literatur aufstoßen, diese oder jene Frucht führe „funktionsfähige“ oder „-unfähige“ Spaltöffnungen, „Spaltenmutterzellen“, „unentwickelte Spaltöffnungen“ usw., besagen in der Regel nur wenig, solange nicht auch der Entwicklungszustand der Frucht und sonstige hierfür wichtige Umstände näher bezeichnet werden und bedürfen meist dringend der Ergänzung, mindestens durch entwicklungsgeschichtliche Einzelheiten der den Beobachtungen zugrundeliegenden Früchte. Dabei ist von vornherein mit einer verschiedenen Art und Weise dieser Funktion und dementsprechendem Bau bei den einzelnen Fruchttypen sowie im Falle des Funktionierens, wie bereits angedeutet, mit einer bestimmten bzw. maximalen Funktion in einem bestimmten Entwicklungszustand der Frucht zu rechnen, die auch auf den Stoff- und Gaswechsel derselben (Assimilation, Atmung, Transpiration, Gasdruck und Durchlüftung) von gewissem Einfluß sein muß. (Vgl. be-

sonders die Arbeiten von Lubimenko und Baumgärtel; bei letzterem, Harz und Fiala weitere Schriftnachweise.) Auch lassen die bisherigen Untersuchungen, die sich bei der Ermittlung dieser Funktion bzw. Funktionsfähigkeit der Spaltöffnungen meist auf einzelne anatomische oder allenfalls plasmolytische Befunde — kurz indirekte Methoden — stützen, oft begründete Zweifel bezüglich des wahren Sachverhaltes offen.

Abgesehen davon sind auch bezüglich des Vorkommens der Spaltenapparate — nur außen, nur innen oder beiderseits, wie bezüglich der genaueren Stellen des Auftretens an den Fruchtblättern — den bisherigen Arbeiten nicht überall genügende Hinweise zu entnehmen, welche Frage für die besondere ökologische Bedeutung der Spaltenapparate und den ganzen Fruchttypus wie für die Feststellung verwandtschaftlicher Beziehungen entscheidend ist.

Im besonderen scheint, abgesehen von den anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Einzelheiten und deren Zusammenhang mit dem Fruchttypus die experimentelle Erforschung der Spaltenapparate an der lebenden Frucht in verschiedenen Entwicklungsstadien, ihr Einfluß auf die Durchlüftung, die Abhängigkeit der Spaltweiten von äußeren Umständen, ihre Bedeutung für den Gas- und Stoffwechsel einer Untersuchung sehr bedürftig, welche Untersuchungen auch für die erwähnten phylogenetisch-morphologischen Erwägungen wichtige Anhaltspunkte abgeben.

Diese Umstände, besonders aber meine Erfahrungen, daß verschiedene der bisherigen Angaben über die Fruchtspalten nicht oder nicht ganz zutreffend sind und dringend der Nachprüfung bedürfen und eine eingehendere Untersuchung dieser Art bisher vollständig fehlt, bewogen mich dazu, dieser Sache mein Augenmerk zu schenken. Ich hielt es dabei für zweckmäßiger, eine möglichst engbegrenzte Zahl von Pflanzen genauer zu behandeln, als zur Fülle der ungeklärten Fälle neues Tatsachenmaterial zusammenzutragen.

Ich beschränkte mich demgemäß hauptsächlich auf die Familien der Papaveraceen und Solanaceen, die verhältnismäßig etwas besser durchgearbeitet erschienen und von denen mir Pflanzen teils kultiviert, teils wildwachsend zu Gebote standen. In vielfacher Hinsicht konnte ich mich hierbei der in Korneuburg bei Wien gelegenen Arzneipflanzenanlagen des „Komitees zur staatlichen Förderung der Kultur von Arzneipflanzen in Österreich“ bedienen, das mir bereitwilligst Material und Raum für Feldversuche zur Verfügung stellte. Auch den Herren des Wiener pflanzenphysiologischen und botanischen Instituts, besonders Herrn Hofrat Prof. Dr. H. Molisch, Herrn Hofrat Prof. Dr. R. Wettstein, den Herren Professoren Janchen und Klein bin ich für ihre Anregungen und Bemühungen an dieser Stelle Dank schuldig.

### Allgemeine methodische Bemerkungen.

Zur Untersuchung der Spaltöffnungen an Früchten stehen uns der Hauptsache nach die folgenden Methoden zur Verfügung:

1. die anatomische und vergleichend-anatomische mikroskopische bzw. mikrochemische Untersuchung,
2. die anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der Herausbildung der Spaltenapparate und der Frucht,
3. die physiologischen bzw. reizphysiologischen Methoden der Spaltöffnungsuntersuchung (Infiltration, Wasserentzug, Plasmolyse usw.), soweit sie auf die Früchte anwendbar sind,
4. und 5. bei Hohlfrüchten die experimentelle Untersuchung des Innendruckes bzw. der Durchlüftung sowie
6. die chemische Analyse des inneren Gasmisches.

Ich habe mich, soweit es mir möglich war, der einzelnen Methoden zur Klärung der in Rede stehenden Fragen bedient, mit Ausnahme der letzten, für deren erfolgreiche Anwendung mir zunächst die Klärung der Durchlüftungsverhältnisse und die Ergebnisse der Druckuntersuchung bei den Früchten von Wichtigkeit schienen. In der Natur der Untersuchung, die sich hauptsächlich mit den am natürlichen Standort gegebenen Verhältnissen befaßte, lag es auch, daß die direkten reizphysiologischen Methoden zurücktraten. Zur Klärung verschiedener physiologischer Fragen — vor allem der Innendrucke und der Durchlüftung, der Spaltweiten — habe ich auch verschiedene Freilandversuche bzw. Versuche mit Topfpflanzen angestellt.

Zur Verwendung bei meinen sonstigen Untersuchungen gelangte in der Regel frisches Material, das, wenn notwendig, an Ort und Stelle untersucht wurde, ansonst meist am Stengel oder Zweig belassen, bis zu der in der Regel nach kurzer Zeit erfolgenden Untersuchung in Wasser eingestellt wurde. Saftige, gut gegen Austrocknen widerstandsfähige Früchte (Beeren der Kartoffel, der Tollkirsche, des Paprika und des Bocksdorns u. a.) wurden zu diesem Zweck auch trocken bei Zimmertemperatur aufbewahrt. Konserviertes Material habe ich außer zur Klärung besonderer Fragen nicht verwendet.

Auf die nähere Kennzeichnung und die Einzelheiten der verwendeten speziellen Methoden wird an den betreffenden Stellen näher eingegangen werden (vgl. auch S. 279/80).

Bei dem Umstande, daß das Untersuchungsgebiet bislang fraglos nur sehr wenig durchgearbeitet erscheint, stellen meine Untersuchungen, die sich vielfach als sehr zeitraubend erwiesen, da unter anderem auch viele Hunderte von Schnitten untersucht werden mußten und sich die Arbeit notwendigerweise auf mehrere, im klimatischen Charakter ziemlich verschiedene Jahre erstreckte, die ersten ihrer Art dar, zu denen die künftige Forschung naturgemäß weitere Ergebnisse beizubringen haben wird. Nichtsdestoweniger glaube ich, wenigstens in einzelnen grundlegenden Fragen, bereits zu brauchbaren Ergebnissen gekommen zu sein, die auch für künftige Untersuchungen von Bedeutung sein dürften.

## Morphologische Vorbemerkungen; Spaltenapparate und Fruchttypus.

Die Spaltenapparate der Früchte und darnach die Früchte mit Spaltenapparaten lassen sich, soweit bis jetzt bekannt, hinsichtlich der Verteilung derselben hauptsächlich in folgender Weise einteilen:<sup>1)</sup> (Vgl. Wilhelm a. a. O. S. 2 ff.)

1. Die Spaltöffnungen kommen nur an der Oberfläche der Frucht, also bei oberständigem Fruchtknoten an der morphologischen Unterseite der Karpelle, vor. Dieser Fruchttypus, der weit verbreitet ist, ist kein einheitlicher, da er, soweit mir bekannt, Hohlfrüchte und fleischige Früchte, Schließfrüchte und Springfrüchte (Beere, Kapsel, Hülse usw.) umfaßt. Hierher gehören fraglos eine ganze Reihe der in den Arbeiten von Gertz (1919, I), Hofmann, Kraus und Wilhelm angeführten Früchte, von denen außer den im folgenden behandelten, in mein engeres Untersuchungsgebiet fallenden Beispielen (vgl. S. 347/8) nur die Bohne bzw. Fiole (*Vicia*, *Phaseolus*) und die Kirsche (*Prunus avium*) erwähnt seien<sup>2)</sup>.
2. Die Spaltöffnungen kommen an der Oberfläche und im Innern der Frucht vor, mithin bei oberständigem Fruchtknoten an der morphologischen Unter- und der Oberseite der Karpelle. Dieser Typus ist, wie der Literatur zu entnehmen ist und wovon ich mich auch selbst überzeugt habe (vgl. im folgenden), bei Hohlfrüchten (z. B. Kapsel, spärlich fleischige Beere, Schote, Schötchen usw.) häufiger zu treffen.
3. Die dritte Gruppe betrifft den Fall, in dem sich die Spaltöffnungen nur im Innern der Frucht, also an der morphologischen Oberseite der Karpelle, befinden und den ich in meinen früheren Arbeiten über diesen Gegenstand bei *Capsicum* (siehe Fischer 1921, 1923) behandelt habe.

Die beiden letzteren Typen umfassen nur Hohlfrüchte, denen meine Untersuchung vorzugsweise galt. Bei diesen Typen interessieren vor allem der Gaswechsel im allgemeinen und die besondere Funktion der Spalten in bezug auf die Durchlüftung der Frucht, wie überhaupt die Durchlüftungsverhältnisse, die in diesen Fällen für eine manometrisch-experimentelle Prüfung besonders geeignet erscheinen.

<sup>1)</sup> Auf die Verschiedenheit der Wertung der äußeren Spaltöffnungen am Griffel und anderen Teilen des Stempels (Diskus usw.) sowie namentlich bei unterständigem Fruchtknoten vom Standpunkt des Fruchtphysiologen und des Morphologen bzw. Systematikers, die auch die Beibringung genauer statistischer Zahlen für obige Fälle erschwert, soll hier nur kurz hingewiesen werden.

<sup>2)</sup> Vgl. zu diesem Absatz und zum folgenden auch die Arbeiten bzw. Angaben von Adlerz, Baumgärtel, Czech, Eberhardt, Fiala, Fucskó, Gertz (1917, 1919 II, III), Guttenberg (1905), Hartig, Heinricher, Jönsson, Lampe, Lonay, Porsch, Poulsen, Sorauer, Tobler, Trécul, Uhlworm, Wassermann, Wulff, de Bary, Harz, Sachs, Schacht, Schleiden, Weiss u. a.

Hierzu ist zu bemerken, daß allerdings der Begriff der Hohlfrüchte kein ganz einheitlicher ist, insofern, als Früchte mit zentralem Hohlraum (wie z. B. die Mohnkapsel oder die Schotenfrucht des Schöllkrautes, die Paprikafrucht — nur am Grunde gefächerte, spärlich fleischige Beere —) solchen mit vollständig gefächertem Innenraum (Stechapfel, Bilsenkraut usw.) gegenüberstehen, wobei auch Unterschiede in der Beschaffenheit der Fruchtwand zu Ende der Fruchtentwicklung bestehen (Fruchtwand saftig-fleischig bzw. trocken).

Hierbei taucht die den Physiologen aber auch Anatomen interessierende Frage nach dem Einfluß der Fächerung auf den Gaswechsel des Fruchtraumes und der Frucht auf, die gleichfalls experimenteller Prüfung zugänglich ist.

Bei allen drei Typen kommt naturgemäß die Frage der Funktionsfähigkeit der Spaltöffnungen mit ihrer verschiedenen Abstufung in physiologischer Hinsicht, den Verbildungen, Mißbildungen, kurz Reduktionserscheinungen, wie das Studium derselben im besonderen in Betracht, die den Gedanken an phylogenetische Merkmale und Zusammenhänge und deren Untersuchung unter Anwendung der Gesetze und Methoden stammesgeschichtlicher Forschung im Einzelfalle nahelegen.

Wie weit sich obige Typen in weiteren Einzelheiten unterscheiden, soll im folgenden näher ausgeführt werden. Die Gesamtergebnisse werden am Schluß zusammengefaßt.

## Spezieller Teil.

### Papaveraceen.

Untersucht wurden in erster Linie der Gartenmohn (*Papaver somniferum*) und das Schöllkraut (*Chelidonium majus*).

#### *Papaver somniferum* L.

##### Anatomische Verhältnisse.

Der Mohn — die Angaben beziehen sich hauptsächlich auf eine Sorte des grauen Mohns (*Papaver somniferum* L.), an deren Kapsel die Zähne geschlossen bleiben und die Schließmohn genannt wird — enthält, wie bereits seit längerem bekannt zu sein scheint (vgl. Kraus, a. a. O. S. 91 und 118 ff., Wilhelm, a. a. O. S. 33/34), besonders an der Oberfläche, aber auch an der Innenwand der Kapsel zahlreiche Spaltöffnungen<sup>1</sup>). Sie haben (vgl. Abb. 1, 2 a und 2 b, Tafel I, sowie Wilhelm, a. a. O., Abb. 7 und 8, Tafel II), besonders im Innern der Frucht — wenn man von der letzten Zeit der Entwicklung derselben absieht — auch außen ziemlich regelmäßig geformte Schließzellen und führen, von jungen Entwicklungsstadien an, Chlorophyll. Auch Stärke ist in ihnen mit Jodlösungen nachzuweisen<sup>2</sup>). Stärkere Mißbildungen der Spaltöffnungen, wie stark eckige Verzerrungen, Einbuchtungen, größere Asymmetrien der Schließzellen usw. bei den äußeren Spaltöffnungen (wiewohl diese speziell gegen Ende der Fruchtentwicklung infolge der Veränderungen der Epidermiszellen unter Umständen häufig ziemlich unregelmäßig erscheinen) sind selten. Es kommen auch äußere Spalten mit nur einer entwickelten Schließzelle vor. Bei Fruchtknoten von Knospen bzw. Blüten sind solche häufiger zu finden. Es dürfte sich hier vielleicht, wie aus Teilungsfiguren und anderen Anzeichen hervorzugehen schien, zum Teil um noch nicht ganz ausgebildete Spaltöffnungen handeln, bei denen die eine Schließzelle der anderen in der Entwicklung vorseilt. Außen, seltener innen kommen auch Doppelspalten vereinzelt vor, deren Schließzellenpaare verschieden zueinander orientiert sein können. (Vgl. auch Gertz 1919, I, S. 34).

<sup>1</sup>) Über die Anordnung der Fruchtspalten der Papaveraceen, die in diesen wie in anderen Fällen im allgemeinen mit der Längsachse der Frucht parallel gerichtet sind (vgl. *Chelidonium*, Abb. 3 und 4, Tafel I), siehe auch Gertz, 1919, I, S. 34. (Vgl. hierzu überdies Goebel II, S. 48 ff.) Reihenweise angeordnete, mit der Längsachse der Frucht gleichgerichtete Spaltöffnungen zeigt *Triglochin maritima* (Scheuchzeriaceae), ebenso angeordnete aber quergestellte Spaltöffnungen *Tulipa Leinii* (Liliaceae). — Wilhelm a. a. O. S. 18, 65 und 70. Vgl. auch Kraus a. a. O. S. 88 und 91/92 (*Glaucium luteum*, Cruciferen, Papilionaceen).

<sup>2</sup>) Die gegenteilige Angabe von Wilhelm (a. a. O. S. 33) bezüglich der Stärke in den Schließzellen bei den Papaveraceen kann ich nicht bestätigen.



Die äußeren Spaltöffnungen liegen mit Ausnahme der jüngsten und letzten Entwicklungsstadien etwas vertieft in einer Epidermis, die auch bei der reifen Frucht nur von einer zarten, hautartigen Kutikula, die nicht einmal die Dicke der halben Außenwand der Epidermiszellen erreicht, abgeschlossen wird (Nachweis mit Sudan III), doch spielt auch ihr wachsartiges Sekret hierbei eine Rolle. Sie besitzen, wie der Querschnitt zeigt (vgl. Abb. 15 a und 16 a, Tafel II), in ausgebildetem Zustand dünne Stellen (Gelenke) und eine normal ausgebildete Zentralspalte mit nasenartigen Vorsprüngen beim Eingange (Vorhofleisten), Verdickungen an der Ober- und Unterseite der Schließzellen, sowie eine Atemhöhle.

Diese Spalten liegen über einem chlorophyllarmen, wenig Interzellularen enthaltenden Parenchym.

Auch an der Narbe kommen, wie ich an Knospen des weißen und grauen Mohns festgestellt habe, gelegentlich Spalten vor. Ich fand sie hier und anderweitig spärlich und unregelmäßig verteilt, oben in den grubigen Vertiefungen zwischen den Lappen der Narbe. Auch an der Unterseite der Narbe war bei jungen Fruchtknoten ein vereinzelt Vorkommen verzerrter Spaltöffnungen gelegentlich nachzuweisen.

Die inneren Spaltöffnungen liegen hauptsächlich in der Fruchtwand. Sie sind hier in vorgeschritteneren Entwicklungsstadien tief eingesenkt in einem Gewebe aus mehr oder weniger in der Querrichtung der Frucht gestreckten, gegen die Reifezeit verholzenden Zellen, deren seitliche Trennungswände sich zu dieser Zeit stark knotig verdicken und die in diesem Zustand, wie dies namentlich der Querschnitt zeigt, mit Poren versehen sind<sup>1)</sup>. Diese Spalten sind breiter, aber weniger zahlreich als diejenigen der Oberfläche. An einer reifen Frucht wie in anderen Fällen habe ich nach der Zahl der jeweils im Gesichtsfeld des Mikroskops bei starker Vergrößerung auf einmal sichtbaren Spalten das Verhältnis der beiden wie 5 : 1 bestimmt.

Sie zeigen am Querschnitt in ausgebildetem Zustande (vgl. Abb. 15 b und 16 b, Tafel II) gelenkartige, dünne Stellen, besonders eine solche in der Mitte der Zentralspalte und an den Einlenkungsstellen der Innenseite, sowie verdickte Ober- und Unterseite bei mehr oder weniger eirundem, ovalem Durchschnitt. Eine Vorhofleiste ist manchmal angedeutet. Sie liegen im Gegensatz zu denjenigen der Oberfläche über einem, besonders gegen die Zeit der Reife von starken Lücken durchbrochenen, in den jüngeren Entwicklungsstadien chlorophyllführenden Parenchym, in dem bei Knospen und Blüten bzw. jungen Früchten manchmal sehr viel Stärke anzutreffen ist, während diese sonst höchstens in kleinen Mengen in der Nähe der Gefäßbündel auftritt, welches Gewebe zweifellos ein Gas- bzw. Durchlüftungsgewebe darstellt. (In der späteren Zeit ist das Chlorophyll hauptsächlich in den Mittelzellen des Mesophylls enthalten.) In ausgebildetem Zustand besitzen sie eine geräumige Atemhöhle.

<sup>1)</sup> Besonders instruktive, schöne Bilder erhält man bei Behandlung von Flächenschnitten reiferer Früchte in Phloroglucin-Salzsäure.

Die Scheidewände, die von einem ebenfalls verholzenden, aber weniger verdickten, mehr oder weniger parenchymatischen Gewebe bedeckt sind, unter welchem sich sehr lockeres, interzellularenreiches, stärkeführendes Gewebe findet, enthalten in der Gegend der Samenknospen nur sehr vereinzelt und unregelmäßig Spaltöffnungen, die auch gar nicht oder nicht so tief eingesenkt sind und anscheinend manchmal ganz fehlen.

### Entwicklungsgeschichtliches.

Die Herausbildung der Spaltenapparate scheint bei den verschiedenen Früchten nicht ganz einheitlich zu verlaufen und es scheinen diesbezüglich wie auch hinsichtlich anderer Umstände, z. B. der Zeit der Verholzung und Reife, Wachstum und Größe ziemlich weitgehende Unterschiede zu bestehen, die das Bestimmen des Entwicklungsalters und damit den genauen Vergleich, besonders bei Material verschiedener Herkunft, erschweren. Unter diesen Umständen sind die folgenden Angaben daher mehr oder weniger als Näherungswerte zu betrachten, von denen kleine Abweichungen vielleicht auch da vorkommen mögen, wo dies nicht eigens angeführt ist.

Die ersten Anfänge der Spaltenapparate fallen schon in die ganz jungen Entwicklungsstadien des Fruchtknotens.

An ca. 4—5 mm langen Fruchtknoten nicht geöffneter Knospen sind, wie ich mich mehrfach überzeugt habe, außen vereinzelt bereits Spaltöffnungen verschiedener Entwicklungsstadien, darunter einzelne anscheinend ausgebildete mit offener Zentralspalte (untersucht wurde in Wasser) zu finden, weiters jüngere Spaltöffnungen, Spalten in Teilung sowie Spaltenmutterzellen. Bei verschiedenen Entwicklungsstadien dieser Spalten ist zu dieser Zeit auch zum Teil Chlorophyll schon zu bemerken.

Innen sind zu dieser Zeit vorwiegend Spaltenmutterzellen und Spalten in Teilung, manchmal aber selbst einzelne Spaltöffnungen mit offener Zentralspalte entwickelt, doch scheinen unter Umständen die Spalten bis auf Andeutungen von Spaltenmutterzellen überhaupt noch ganz zu fehlen. Diese spärlich vorkommenden Spalten liegen in einem noch ganz meristematischen Gewebe aus kleinen länglichen Zellen. Auch bei diesen Spalten ist schon, mehr oder weniger deutlich sichtbar, auch Chlorophyll zu finden:

Der Abschluß des Fruchtknotens nach außen wird zu dieser Zeit nur von einer häutchenartigen Kutikula gebildet (Nachweis mit Sudan III), die die meristematische Oberhaut einhüllt. Der Querschnitt, auf dem die anderen anatomischen Eigenheiten der Spaltenapparate (besonders Vertiefung und Atemhöhlen) noch kaum zu sehen sind, zeigt meristematischen Charakter und es sind auch die Interzellularen unter der Innenepidermis kaum wahrzunehmen. Doch habe ich an Flächenschnitten bereits Luft in den Interzellularen des inneren Mesophylls bemerkt.

An größeren Fruchtknoten nichtgeöffneter Knospen von ca. 7—9 mm Länge liegen die Verhältnisse bezüglich der Spalten

ähnlich, nur ist die Spaltenentwicklung außen und innen, namentlich hinsichtlich Zahl und Ausbildung, wie diejenige des Mesophylls sichtlich weiter fortgeschritten, was auch die Querschnitte aus dieser Zeit erkennen lassen.

Das Maximum der Spaltenentwicklung fällt in die Zeit kurz vor bzw. nach dem Erblühen.

Fruchtknoten vorgeschrittener Knospen, die etwa eine Länge von 9—14 mm besitzen, führen namentlich außen zahlreiche dicht gedrängte Spalten verschiedener Entwicklungsstadien, und zwar mitunter bereits zahlreiche, ziemlich ausgebildete Spaltöffnungen mit punktförmig deutlich offener Zentralspalte, dann junge, sich öffnende kleinere Spalten, Spalten in Teilung bzw. einzelne Spaltenmutterzellen. Chlorophyll ist bei diesen Spaltöffnungen zum Teil deutlich wahrnehmbar.

Auch die Innenwand enthält stets eine kleinere oder größere Anzahl größerer Spaltöffnungen mit deutlicher Zentralspalte, meist auch zahlreiche Spalten in Teilung bzw. selbst Spaltenmutterzellen, welche Spalten ebenfalls deutlich wahrnehmbar Chlorophyll führen.

Querschnitte aus dieser Zeit lassen erkennen, daß die Spaltenausbildung außen und innen, was Gelenke und Verdickungen, Vertiefung, Atemhöhlen und sonstige Eigenheiten der Spaltenapparate anlangt, noch in Entwicklung begriffen ist. Die Spaltöffnungen der Außenseite sind zum Teil bereits schwach vertieft, mit schwachen Verdickungen, deutlicher Zentralspalte und kleiner Atemhöhle versehen, andere aber noch in der Entwicklung zurück. Die inneren Spaltöffnungen sind mitunter mehr oder weniger vertieft, aber fast noch ohne Spur einer Verdickung an den Schließzellen, und auch die Atemhöhle bzw. sogar die Zentralspalte ist bisweilen erst im Entstehen begriffen. Das Interzellularensystem, das viel Luft enthält, ist noch nicht sonderlich stark ausgeprägt. Die Zellen der Innenepidermis sind von ziemlich ansehnlicher Längenausdehnung, zeigen aber sonst zusehends noch jugendlichen Charakter.

An Fruchtknoten geöffneter Blüten, deren Länge ca.  $1\frac{1}{2}$  cm beträgt — ähnlich wohl auch bei Knospen, die vor dem Öffnen stehen —, überwiegen außen zahlreiche, ziemlich dicht gedrängte, vertiefte Spaltöffnungen mit ausgebildeter Zentralspalte, sehr vereinzelt sind Spalten jüngerer Entwicklungsstadien bzw. Spaltenmutterzellen, wenn diese überhaupt vorhanden sind. Dabei ist in diesen Spaltöffnungen ebenfalls Chlorophyll vorhanden.

Die Innenwand enthält bereits ausgebildete, vertiefte, chlorophyllführende Spaltöffnungen in langgestreckten, jugendlichen Epidermiszellen.

Am Querschnitt (vgl. Abb. 15 a, b, Tafel II) zeigen äußere wie innere Spaltöffnungen bereits mehr oder weniger deutlich die spezifischen Eigenheiten der Spaltenapparate (Gelenke, Verdickungen, Leistenvorsprünge, Vertiefung, Atemhöhle), die die anatomischen Voraussetzungen des Funktionierens bilden und die sich mit fortschreitender Entwicklung hauptsächlich nur mehr

dem Grade nach weiterbilden. Das gut ausgebildete und an Flächen- und Querschnitten von Luft erfüllte Interzellularensystem und besonders die Ausbildung der Atemhöhlen deuten, wengleich dieselben ihre endgültige Größe noch nicht erlangt haben, gleichwohl bereits auf die Möglichkeit eines ziemlichen Gasaustausches hin, die sich freilich mit zunehmendem Wachstum noch erheblich steigert.

Äußere Spaltöffnungen und Epidermis erlangen um diese Zeit auch ein ziemlich charakteristisches Profil, indem erstere in grubigen Vertiefungen zwischen den schwellenartig erhabenen, außen mäßig verdickten Epidermiszellen eingesenkt sind, was in der Folgezeit allerdings infolge der Verdickung der Oberhaut und des Höhenwachstums ihrer Zellen mehr und mehr schwindet. In dieser Zeit, wo sich auch die oben erwähnten Unregelmäßigkeiten der Schließzellen der äußeren Spalten geltend machen, verstärken sich an den äußeren Spaltöffnungen noch die Verdickungen und Atemhöhlen; die inneren Spaltöffnungen, bei denen dasselbe der Fall ist, werden mehr und mehr von den Epidermiszellen, an denen sich allmählich Verdickungen und Poren bilden, überhöht, die schließlich auch zu verholzen beginnen (vgl. Abb. 16 a, b, Tafel II).

In die letzte Zeit der Entwicklung fällt auch die Hauptausbildung des Durchlüftungsgewebes an der inneren Fruchtwand, dessen Lücken zwischen den mittels charakteristischer Fortsätze in Verbindung tretenden Mesophyllzellen (vgl. Abb. 16 b, Tafel II), aus denen der Chlorophyllgehalt und sonstige Inhalt schwindet, außerordentlich groß werden und ihr Maximum annähernd etwa um die Zeit der Verholzung der inneren Fruchtwand erreichen.

Letztere erfolgt, wengleich diese Frage wegen des Größenunterschiedes der Früchte unter verschiedenen Vegetationsbedingungen sowie der Sortenunterschiede schwer zu beurteilen ist, erst in ziemlich spätem Entwicklungszustand anscheinend am Ende der Wachstumsperiode — was auch einer herrschenden Lehrmeinung über den Zweck der Verholzung (Stillegung des Längenwachstums der Zellen) entsprechen würde —, und jedenfalls zu einer Zeit, wo das Spaltensystem seine volle Ausbildung und Funktionsfähigkeit mehr oder weniger lange schon erreicht hat.

So können nach meinen Erfahrungen die inneren Epidermiszellen bei Früchten von 3—4 cm Länge mit ausgebildetem Durchlüftungsgewebe noch unverholzt sein, während andererseits schon 1—3 cm lange — ja unter Umständen sogar noch kleinere — Früchte Anzeichen der Verholzung zeigen; bei den bekannten auffälligen Größenunterschieden, die der Mohn in reifem Zustand zeigt, erscheint diese Tatsache ziemlich verständlich. Sie ist vielleicht mit der zunehmenden Austrocknung der Frucht zur Reifezeit mit Hilfe ihrer Durchlüftungseinrichtungen bzw. vielleicht auch mit der Austrocknung der Pflanze zu Ende der Vegetationszeit physiologisch in Zusammenhang zu bringen.

### Versuche.

Auf Einlegen der Schnitte oder Früchte in Wasser reagieren die Spaltöffnungen, speziell die äußeren, mit Öffnen oder Erweitern des Spalts, was nach Hofmann bei den Spaltöffnungen der Blütenorgane häufig auch sonst der Fall ist. (Ob dabei eine Schließbewegung anfangs auftritt, wie Steinberger [a. a. O. S. 409] bei Blattspalten angibt [vgl. auch Linsbauer, a. a. O. S. 127 f.], habe ich nicht untersucht.) Auf Austrocknung reagieren sie anscheinend mit Schließen, was sich bei den inneren gut zeigen läßt. (Hierbei wurde Wert darauf gelegt, daß die Lichtintensität während des Versuches nicht sank. Beobachtung lufttrocken und zum Teil in Olivenöl.) Wasserentziehende Mittel führen Verschluß bzw. Verengerung des Spaltes herbei. Zirka 25 %iges Glycerin bewirkte fast augenblicklich außen wie innen an den Spalten Plasmolyse, was aber wegen des Wachsüberzuges und der Vertiefung der Spalten nicht leicht zu beobachten ist infolge der in den Lösungen an den Spalten auftretenden Luft. Versuche zur genauen Bestimmung des osmotischen Grenzwertes mit frisch bereiteten 12—14 %igen Rohrzuckerlösungen am Standort führten — vielleicht aus den letzteren Gründen — noch zu keinem Ergebnis. (Vgl. hierzu auch Wulff, besonders a. a. O. S. 300 ff.)

### Gasdruck.

Die Beschaffenheit der Spaltenapparate, besonders deren exakter anatomischer Bau im Zusammenhalt mit dem Bau und der Entwicklung der Frucht ließen mit großer Sicherheit auf ein Funktionieren derselben an den Früchten schließen, von dem aller Wahrscheinlichkeit nach auch ein Einfluß auf den Gasdruck und die Durchlüftung der Früchte erwartet werden darf. Zur Klärung dieser Frage habe ich eingehendere Versuche angestellt, die im folgenden wiedergegeben sind.

Zur Feststellung des inneren Gasdruckes dienten U-förmig gebogene Glasrohre mit ca. 2 mm Innenweite, deren einer Schenkel rechtwinklig abstehend in eine feine Spitze ausgezogen war, wie ich sie schon in meiner früheren Untersuchung (vgl. Fischer 1923) verwendete (Abb. 1). (Da ich auf die Methodik der Gasdruckuntersuchung von Hohlfrüchten in einer eigenen Arbeit zurückkommen gedenke, übergehe ich hier die kleineren Einzelheiten der Untersuchungspraxis und beschränke mich nur auf die Wiedergabe der wesentlichen Umstände.) Nur die Methode des Einstichs und kleinere Details änderte ich aus Gründen, auf die ich noch näher eingehen werde, etwas ab. Die Manometer, die mit einer beweglichen Drahtmarke an jedem Schenkel versehen waren, wurden an Stäben von entsprechender Größe befestigt, die dazu dienten, sie im Boden zu befestigen und in entsprechender Höhe und Lage an die Versuchspflanzen zu bringen. Als Sperrflüssigkeit diente Vaselineöl, das ich deswegen wählte, da hierbei eine Verdunstung sowie eine Gasabsorption und eventuelle Gasdiffusion durch dasselbe nicht in Betracht kam, und das auch wegen

seiner Unschädlichkeit für die Pflanze und wegen seines geringen spezifischen Gewichtes (0,863) vorteilhaft erschien. Die geringere Beweglichkeit gegenüber dem Wasser bietet im allgemeinen keinen Nachteil, sondern sogar gewisse Vorteile beim Hantieren mit den Manometern, besonders beim Einstich.

Der Einstich erfolgte in der Weise, daß die gefüllten Manometer zunächst mit den Stäben im Boden in geeigneter Entfernung von den Früchten senkrecht festgesteckt wurden. Hierauf wurde die zu untersuchende Frucht, nachdem der Stand der Flüssigkeit beiderseits markiert war, an die sorgfältig gereinigte Spitze, die zur Abdichtung mit bei gewöhnlicher Temperatur flüssigem, venetianischem Terpentin überzogen wurde, zum Einstich vorsichtig herab bewegt, so daß das Manometer aus seiner Lage nicht entfernt wurde. Nach gelungenem Einstich, der sich beim Mohn verhältnismäßig leicht erzielen läßt, da die Frucht ziemlich wenig Wasser enthält, das sonst gern in die kapillare Spitze der Manometer eindringt und eine schwer kontrollierbare Fehlerquelle darstellt, und da außerdem der Milchsaft offenbar noch zur Abdichtung beiträgt, zeigt sich in den Manometern zunächst meist ein größerer oder kleinerer Anstieg, gefolgt von einer

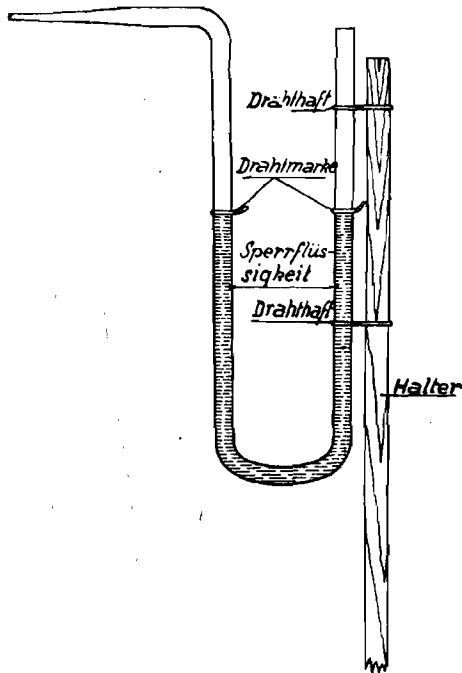


Abb. 1. U-Manometer  
(ca.  $\frac{2}{3}$  nat. Gr.)

Saugwirkung (hervorgerufen durch den Druck beim Einstich bzw. von der Wiederausdehnung der Frucht, die nach vollzogenem Einstich plötzlich ihre ursprüngliche Form wiedererlangt), worauf sich dann in der Regel der richtige Stand der Flüssigkeit nach erfolgtem Ausgleich langsam einstellt.

Da die ersten derartigen Versuche bereits Druckunterschiede besonders zwischen jüngeren und älteren Früchten unter verschiedenen Bedingungen erkennen ließen, wurden späterhin die Versuche dahin ausgestaltet, um diesen Einfluß genauer zu studieren. Zu diesem Behufe wurden die Früchte vor dem Versuch nach Größe und Aussehen in Gruppen (Fruchtknoten von Blüten bzw. Fruchtknospen, junge, mittlere und alte Früchte) geteilt, wie sie in den Versuchstafeln (am Schluß der Arbeit) wiedergegeben sind.

Zum Studium des Einflusses der äußeren Faktoren wurden zu den jeweiligen Ablesungen der Innendrucke, die in der Regel in 1—2stündigen Zwischenräumen erfolgten, Zeit und Temperatur und der mittels Anaeroid abgelesene Barometerstand und sonstige Witterungsangaben notiert.

Im folgenden ist zunächst hauptsächlich auf Versuche, wie I/II Rücksicht genommen, von denen sich der eine über 3 Versuchstage mit einem Intervall von 6 Tagen erstreckte (längere Dauer erwies sich meist als untunlich, da die Abdichtung der Manometer infolge der Luftbewegung versagte und auch Störungen derselben infolge Wachstums an jungen Früchten eintraten) und die ich in Korneuburg an einer im Juli gesäten Mohnpflanzung, die sich noch in gutem Zustand befand, am 31. August bzw. 8., 9. und 15. September 1925 ausgeführt habe.

Diese Versuche, bei denen meines Erachtens namhafte Fehlerquellen ausgeschlossen sind, mit Ausnahme vielleicht der Vergrößerung des Gasvolumens durch das angesetzte Manometer und der Möglichkeit der Erwärmung und Abkühlung des inneren Luftgemisches von hier aus, worauf ich noch zurückkommen werde, zeigen eine deutliche Abhängigkeit des Innendruckes vom Entwicklungsstadium der Frucht sowie von der Temperatur bzw. Sonnenstrahlung unter den gegebenen äußeren und inneren Bedingungen. Dagegen konnte kein deutlicher Einfluß des äußeren Luftdruckes auf die Höhe der Druckdifferenz zwischen außen und innen wahrgenommen werden, was um so bemerkenswerter ist, als 1 mm Barometerunterschied bereits einem Intervall von 15,7 mm Vaselineöl in den verwendeten Manometern entspricht. Dies läßt auf eine Regulierung des Luftdruckes in der Pflanze schließen, die entweder automatisch durch die in der Pflanze gegebenen Verhältnisse (Temperatur, Stoffwechsel usw.) oder mit Hilfe des Durchlüftungssystems — der Interzellularen bzw. der Spaltöffnungen der Pflanze — zustande kommt.

Nach den Beobachtungen, bei denen Ablesungs- und Beobachtungsfehler hauptsächlich nur bei den niederen Werten in Betracht kommen und die durch die Zahl der Beobachtungen wohl ausgeglichen erscheinen, zeigen junge Fruchtknoten von Blüten- bzw. Fruchtknospen, und jüngere Früchte, mit Ausnahme jener Fälle, auf die ich später zurückkomme, verhältnismäßig höhere Überdrucke unter den gleichen Bedingungen als ausgewachsene bzw. reife Früchte. Das absolute Maximum, welches nach meinen bisherigen Beobachtungen über 20 mm Vaselineöl = 1,27 mm Hg erreichen kann, schien dabei an manchen Tagen bei den Fruchtknoten der Blüten (bzw. Fruchtknospen), an anderen bei den ganz jungen Früchten zu liegen, wofür die Erklärung einstweilen noch aussteht. Die höchsten Drucke fallen beinahe bei allen untersuchten Früchten mit der Höchsttemperatur des Tages zusammen, also bei normalem Gang der Temperatur in die Zeit zwischen 12 und 15 Uhr. Nur Fruchtknoten von Blüten bzw. Fruchtknospen schienen mir aus noch unersichtlichen Gründen manchmal eine Ausnahme hiervon zu machen, indem sie manchmal

morgens höhere Werte des Überdruckes (bis 18 mm Vaselineöl) zeigten.

(Lubimenko a. a. O. S. 436 gibt für junge Früchte von *Colutea arborescens* [baguenaudier] einen Überdruck von 0.15—0.26 Atmosphären an, ohne nähere Mitteilungen über die Methode der Druckmessung und die genaueren Versuchsbedingungen zu machen. Vgl. auch Baumgärtel a. a. O. S. 14.)

Daß bei diesen Fruchtknoten, deren Hohlraum sehr gering ist, für die höheren Drucke die Verringerung des Hohlraumes durch die eingestochene Spitze ausschlaggebend sein könnte, halte ich für ausgeschlossen, da diese im Vergleich zu dem Raum, den die Differenz der Manometerflüssigkeit in den beiden Schenkeln bei den beobachteten Überdrucken ausmacht, jedenfalls gering ist. Das Luftvolumen in dem abgesperrten Manometerschenkel (durch welches das eigentliche Fruchtvolumen vergrößert wird) müßte gleichfalls dämpfend wirken, so daß die beobachteten Werte in diesen Fällen möglicherweise sogar eher zu niedrig als zu hoch sind. Dagegen könnte bei den Fruchtknoten der Blüten wie auch in anderen Fällen bei längerer Versuchsdauer die oben erwähnte Erwärmung oder Abkühlung des inneren Luftgemisches durch die Manometerwand zwischen Sperrflüssigkeit und Frucht in Betracht kommen, was sich freilich nie ganz ausschalten lassen dürfte.

Hierzu sei eine Beobachtung angeführt, die ich vorläufig nicht Gelegenheit hatte, eingehender durch weitere Beobachtungen zu prüfen, die ich aber gleichwohl deswegen erwähne, da sie zeigt, daß unter gewissen Bedingungen in den Früchten, besonders größeren, vorübergehend — wie ich auch anderweitig festgestellt habe — sogar Unterdrucke auftreten können.

Korneuburg, 12. August 1924.

Sonniger schöner Nachmittag; einzelne Wolken am Himmel.

Weißer Mohn.

Mehrere jüngere Früchte untersucht, zeigten positive Drucke.

Eine grüne, mittelgroße Frucht zeigte bei Besonnung ca. + 15 mm Vas.-Öl Überdruck; im Schatten der an der Sonne vorüberziehenden Wolken mehrere Millimeter Unterdruck!

(Ähnlich bei einer zweiten Frucht Sinken des Druckes beim Aufhören der Besonnung.)

Wurde im ersteren Fall während des Vorganges das Manometer dauernd beschattet, so zeigte sich die Schwankung in geringerem Maße.

Die Beobachtung, die sehr schön die Wirkung der Besonnung zeigt, läßt aber, da keine Beobachtungen der Temperatur zu beiden Zeitpunkten gemacht wurden, nicht mit Sicherheit die Ursache des absoluten Größenunterschieds der Schwankung in den beiden Fällen erkennen.

Sehr wahrscheinlich ist ein Temperaturunterschied der Gewebe des Fruchttinneren und der Manometerrohre und Außenluft wohl nur bei größeren Früchten oder Fruchtknospen mit dickerer, saftiger bzw. wenig durchgängiger Fruchtwand, die sich kleineren Änderungen der Außenbedingungen nicht genügend rasch an-



gleichen und vielleicht bei lebhaft atmenden jungen Fruchtknoten bei gehemmter Transpiration oder anderen günstigen Umständen anzunehmen. In Anbetracht der Größe der Oberfläche des Innenraumes, die noch durch die Scheidewände und die Fruchtkörner bzw. Samenknospen erheblich vergrößert wird, ist aber wohl dieser Einfluß als der ausschlaggebende zu betrachten, um so mehr, als die Bedingungen für eine rege Luftzirkulation zwischen dem abgesperrten Manometerteil und den unteren Teilen der Frucht und für eine Erwärmung derselben durch die Innenluft nicht gerade günstig erscheinen, in welchem Sinne auch verschiedene der Versuchszahlen sprechen.

Beobachtungen, die zu anderen Zwecken unmittelbar beim Anstich der Früchte parallel mit obigen Versuchen zu verschiedenen Tageszeiten und unter verschiedenartigen Bedingungen gemacht wurden (vgl. die Spaltweiteversuche), stimmen auffallend genau mit dem am Dauerversuch bei den Früchten des entsprechenden Entwicklungszustandes am nämlichen Tag gewonnenen Werten überein, woraus meines Erachtens eine Bestätigung der Zuverlässigkeit der Methode und der Richtigkeit der gewonnenen Ergebnisse hervorgeht.

Die Aufzeichnungen der Drucke aus etwas vorgerückter Vegetationszeit (Ende September und Anfang Oktober desselben Jahres) zeigen trotz günstiger Bedingungen (wie im Falle III und IVb dieser Versuchsreihe) verhältnismäßig niedere Werte auch bei den ganz jungen Fruchtknoten, was möglicherweise mit der vorgerückten Vegetationszeit im Zusammenhange steht.

Beobachtungen, die im Jahre 1926 in der zweiten Hälfte des Juli in Leobendorf bei Korneuburg unterhalb von Kreuzenstein an einer anfangs Mai gesäten Kultur der Pflanze in einer in Ostexposition gelegenen geschützten Mulde in 200 m Höhe gemacht wurden, bestätigen die obigen Ergebnisse im wesentlichen und erweitern sie hinsichtlich der größeren Früchte und jugendlichen Fruchtknoten, bei denen nunmehr genauer als früher zwischen Fruchtknoten geöffneter Blüten und Fruchtknospen (nach dem Abfallen der Blumenblätter) unterschieden wurde.

In den ersten, in den Bedingungen sehr unbeständigen Versuchstagen, die nach einer Reihe von Regentagen und in die Zeit verhältnismäßig noch frischeren Aussehens der Versuchspflanzen und Früchte fielen, trat gegenüber den früheren Versuchen unter den größeren Früchten besonders ein Typus hervor, der bei verhältnismäßig großen Schwankungen hohe Überdrucke bei Besonnung zeigte und hierdurch das Maximum der Drucke fast nach dieser Gruppe zu verschieben schien (vgl. Versuch V Nr. II, III, IV).

Dieser Typus ähnelt in hohem Maße, besonders auch hinsichtlich der Unterdrucke bei Aussetzen der Besonnung, Wind usw., dem im Jahre 1924 beobachteten oben angeführten Fruchttypus des weißen Mohns vom gleichen Verhalten. (Wie ich noch zeigen werde, ist derselbe auch durch größere Abdichtung nach außen, vermutlich infolge der Beschaffenheit der Frucht-

wände, Saftgehalt oder dergl. [Spaltenverschluß?] vor dem großen Fruchttypus mit niedrigeren Drucken ausgezeichnet.) Die Fruchtknoten von Blüten, desgleichen die Fruchtknospen zeigen demgegenüber auffallenderweise ein wesentlich gleichmäßigeres Verhalten, meist ohne so große und plötzliche Sprünge auch bei stark wechselnden äußeren Bedingungen (vgl. Versuch V Nr. VIII, IX, V, I).

An den späteren Beobachtungstagen verschwand besagter Fruchttypus, auf welchen ich noch zurückkommen werde, zusehends, und es traten Verhältnisse ein, die denjenigen des Vorjahres in hohem Maße gleichen. Ob die im Gegensatz zu den Fruchtknospen mehrfach beobachteten niederen Drucke der Fruchtknoten von Blüten, die auch zur Mittagszeit bisweilen nur wenig über 0 standen (vgl. Versuch V Nr. VIII, VII Nr. XIIb, XIIIb), auf speziellen Bedingungen oder Umständen der Versuche oder (wie ja unwahrscheinlich) auf Beobachtungs- und anderen Fehlern beruhen, bedarf noch der Klärung. Möglicherweise hängt dies vielleicht mit starker Transpiration der jungen Fruchtknoten an den betreffenden Tagen, die wohl auch temperatur- und damit druckerniedrigend wirkt, zusammen, worüber spätere Versuche mit diesbezüglichen Aufzeichnungen vielleicht Aufschluß geben werden.

Daß diese Drucke für das Wachstum der Mohnfrucht, besonders in jungem Zustand, von Bedeutung sind, wie dies Baumgartel für die Blähfrüchte annimmt, wäre immerhin möglich. Zu dieser Annahme scheint gut der Umstand zu stimmen, daß, wie oben erwähnt, in der Innenhälfte des Mesophylls junger Fruchtknoten von Blüten bzw. Fruchtknospen (wie in den Scheidewänden) unter Umständen große Stärkemengen nachweisbar sind, was nach Baumgartel bei den Blähfrüchten in bestimmten Regionen derselben allgemein der Fall ist, welche Stärkemengen nach Baumgartel, wie die anderen Kohlehydrate, auf  $\text{CO}_2$  veratmet werden sollen und zur Gasanreicherung der inneren Atmosphäre beitragen sollen. (Vgl. hierzu Harz a. a. O. S. 159 ff.)

Vielleicht ist dies auch bei dem Zurückbleiben mancher Früchte im Wachstum bei ungünstiger Witterung (Trockenheit, vorgeschrittener Vegetationsperiode usw.) mit beteiligt.

Als Ursachen der Drucke in den Früchten des Mohns kommen, wie ersichtlich, teils die äußeren Faktoren, besonders Temperatur und Sonnenstrahlung, aber wohl auch biologische, wie Assimilation ( $\text{O}_2$ -Entwicklung), Atmung und Transpiration in Betracht, die zum Teil mit jenen parallel bzw. gleichsinnig wirken, mit welchen Einflüssen insgesamt auch komplizierte Veränderungen des inneren Dampfdruckes durch Kondensationen verbunden sein mögen. Die Veratmung der in den Gasgeweben namentlich bei jüngeren Früchten angehäuften Stärke könnte direkt durch  $\text{CO}_2$ -Bildung oder aber indirekt durch Temperaturerhöhung am Zustandekommen der Überdrucke beteiligt sein.

Der auffallende Unterschied zwischen den jungen und älteren Früchten, welche letztere häufig überhaupt 0 zeigen, beruht dagegen, wie ich mit Sicherheit feststellen konnte, auf der verschiedenen

Durchlüftung, auf die die Spaltöffnungen, besonders die äußeren, und jedenfalls auch die Entwicklung des Interzellularensystems, von Einfluß sind. Daraus gewahren die Manometer bei Quetschversuchen näheren Einblick. Fruchtknoten von Blüten und jüngere Früchte, die zusammengedrückt wurden, zeigten ein Ansteigen der Flüssigkeit im offenen Manometerschenkel und behielten die Höhe des Flüssigkeitsniveaus bei gleichbleibendem Druck mit der Hand bei. Bei älteren Früchten sank dagegen ein so erzeugter Überdruck auch bei gleichbleibendem Druck mit der Hand in der Regel mehr oder weniger rasch auf den Ausgangspunkt zurück — ein Zeichen, daß die Luft in diesen Fällen im Fruchttinnern nicht hermetisch nach außen abgeschlossen ist.

Bei den Versuchen IV—VIII ist dies durch die Bezeichnung stab(-il) bzw. inst(-abil) ersichtlich gemacht. Die Manometer funktionieren in diesem Versuch also nach Art der Darwinschen Porometer. (Siehe auch Versuch II b.)

Eine Ausnahme von dieser Regel bilden nur jene großen und frischen Früchte, mit den auffälligen, fast passiv anmutenden oben erwähnten Druckschwankungen, bei denen die Durchlüftung vielleicht infolge hohen Wasser- (oder Saft-)Gehalts (oder vielleicht durch Verengerung der Spaltöffnungen?) gehemmt ist, und die dünnen und vielleicht auch halbdürren Früchte. An solchen beobachtete ich 1924 an einem kühlen, windigen Julinachmittag bei Sonnenschein höhere Überdrucke (+ 16 mm Vaselineöl), die beim Aussetzen der Besonnung und Einsetzen des Windes rasch erheblich sanken. Durch Auflegen der Hand konnte ich an einer dünnen Frucht durch die Körperwärme derselben allein + 36 mm Vaselineöl Überdruck erzielen, der nach Entfernung der Hand auf —12 mm sank, — ein Beweis für die hohe Abdichtung, die in diesem Fall jedenfalls auf Rechnung der schrumpfenden Gewebe zu setzen ist.

Hiermit steht auch die Erfahrung der Praktiker sehr gut in Einklang, daß das Saatgut des Schließmohns zur Hintanhaltung schädigender Einflüsse zweckmäßig in den reifen, getrockneten Kapseln aufbewahrt werden kann<sup>1)</sup>.

### Spaltweite.

Für den Luftausgleich der Früchte kommt, wenngleich es möglich ist, durch Früchte verschiedenen Alters nach Art des bekannten Versuchs zum Nachweis der Durchlüftung beblätterter Sprosse bei in Wasser eingetauchtem Stengel mittels luftverdünnten Raumes Luft durchzusaugen (hierbei wurde der äußere Teil des Stengels zwecks Abdichtung mit Vaseline überzogen), nach dem verschiedenen Verhalten der jungen und alten Früchte zu schließen, wohl in erster Reihe die Fruchtwand mit den Spaltöffnungen in Betracht. (Im Stengel und in der Fruchtbasis scheinen für die Durchlüftung nur das Mark und die primäre Rinde in Frage

<sup>1)</sup> Laut freundlicher Mitteilung von Herrn Prof. Ing. M. Prochaska, Bundeslehr- und Versuchsanstalt für Wein- und Obstbau, Klosterneuburg.

zu kommen, die aber, selbst im vorgeschrittenen Zustand, keine größeren Interzellularen enthalten; ein gut durchgängiges Aerenchym ist nicht entwickelt — vgl. auch Detmer, a. a. O. S. 306.)

Um diese Frage zu klären, stellte ich parallel mit den Druckbestimmungen dieser Art eine Reihe von Beobachtungen über die Spaltweiten an Früchten verschiedenen Alters an (Versuch IX bis XIII).

Die Früchte wurden zunächst auf Druck und Durchlüftung mittels der Manometer nach der obigen Methode an der Pflanze untersucht, außen sodann in der nämlichen Region und Weltgegend der Infiltration mit Benzol unterworfen (Infiltration mit Alkohol ist an den Früchten nicht deutlich festzustellen) und hierauf zunächst die äußeren, sodann die inneren Spaltöffnungen auf ihre Spaltweite untersucht. Die Untersuchung erfolgte an dickeren, besonders außen meist der gleichen Region und Weltgegend entnommenen Schnitten (teilweise nach dem Vorbilde von Mohl, Linsbauer u. a.) lufttrocken und in Olivenöl, bei kurzer Untersuchungszeit (ca. 15 Minuten) mit schwacher und starker Vergrößerung. Genügende Durchlichtung und nähere Kenntnis des Spaltenapparates vorausgesetzt, treten die Spaltweiten bei lufttrockener Untersuchung auch bei starker Vergrößerung (320—350 fach) meist deutlich hervor (schwer zu beurteilen sind nur häufig wieder die tief eingesenkten Spalten der Innenseite alter Früchte). Schwache Vergrößerung (40—100 fach) genügte nicht immer, besonders bei geringen Spaltweiten, da hierbei vermutlich die Irradiation und andere Umstände mitspielen, wie überhaupt diese Spaltweiten schwer zu beurteilen sind. Die Untersuchung in Öl (wie übrigens auch in Wasser) gibt gerade beim Mohn wegen des Sekrets und der Luft in den Spalten (vgl. hierzu auch Wulff, wie oben) nicht immer scharfe Bilder und sind dieselben etwas andere als lufttrocken oder in Wasser. Gleichwohl konnte ich vermittels dieser Methoden, gegen die mir die Einwände (Austrocknungserscheinungen, Wundchock usw.) bekannt sind, die sich aber beim Mohn (und anderen Früchten) ganz gut zu bewähren scheinen, deutliche Unterschiede in den Spaltweiten der Früchte erkennen, die übrigens auch ziemlich gut mit den Infiltrationsbefunden übereinstimmen, die freilich hauptsächlich wegen des Sekretes beim Mohn nicht immer mit wünschenswerter Deutlichkeit hervortreten<sup>1)</sup>. (Leider versagt die Infiltrationsmethode noch bei den inneren Spaltöffnungen.)

Aus den angeführten und einer Reihe anderer Versuche geht mit aller Deutlichkeit hervor, daß sich die inneren und äußeren Spaltöffnungen zum Teil schon in der Knospe mehr oder weniger weit zu öffnen beginnen, was bei den äußeren, in diesem Fall auch durch die Infiltrationsmethode, einwandfrei zu erweisen ist und auch mit den anatomischen Befunden im Einklang steht. Dieser Befund bestätigt überdies die Angabe von Hofmann, die

<sup>1)</sup> Auch Detmer empfiehlt in bestimmten Fällen lufttrockene Untersuchung von Schnitten bei Spaltweitebeobachtungen.

fand, daß die Spaltöffnungen im Innern von Knospen auch in Tabakrauch geöffnet bleiben, was von ihr als Beweis für die Dichtigkeit des Knospenverschlusses gedeutet wird. Die Öffnung der Spalten in den Knospen ist meines Erachtens durch die große relative Feuchtigkeit zwischen den dichtgedrängten Blütenorganen der Knospen bedingt, von der ich mich beim Mohn in einigen Fällen überzeugt habe. — Vgl. auch C h e s t e r a. a. O. S. 426 und 429 f.

Die Versuche zeigen weiter, daß die äußeren Spaltöffnungen der Mohnfrucht unter den Bedingungen der Versuche in der ersten Zeit nach dem Erblühen geschlossen oder doch f a s t geschlossen sind, was auch durch die Infiltrationsmethode deutlich erhärtet wird, während die inneren Spaltöffnungen geöffnet bleiben bzw. sich noch weiter öffnen als früher. Ersteres stimmt gut mit den Beobachtungen von L i n s b a u e r überein, der einwandfrei bei verschiedenen Pflanzen durch lufttrockene Untersuchung intakter Blätter bzw. Infiltration nachwies, daß die Spaltöffnungen an den jungen Blättern sich nur ausnahmsweise unter günstigen Umständen öffnen. Es ist dies möglicherweise aber bei der Mohnfrucht, wie die Versuche zeigen, gerade für das Zustandekommen der höheren Drucke zu dieser Zeit von Bedeutung, da hierdurch der Druckausgleich gehemmt wird.

Vom Zeitpunkt des Erblühens an nimmt die Spaltweite bei der Mohnfrucht nach den Befunden im allgemeinen außen wie innen zu, bis in die Zeit der Reife, wo sich anscheinend andere Verhältnisse anbahnen, die zum Teil Verschuß oder wenigstens Verengung bei den äußeren wie inneren Spalten bewirken. Die größeren Spaltweiten, namentlich außen, fallen mit relativ niedrigen Drucken und, wie besonders die Quetschversuche zeigen, mehr oder weniger gesteigerter Durchlüftung zusammen. Das Maximum der Spaltweite beträgt außen ca.  $5\frac{1}{2} \mu$ , innen ca.  $11 \mu$ . Die Hauptursache der späteren Verengung der Spalten ist wahrscheinlich in der beginnenden Austrocknung zu suchen, die anscheinend zum Teil auch mit größerer Durchgängigkeit der Gewebe der Fruchtwand verbunden ist, wofür auch die flächige Infiltration spricht.

Dabei ist ein gewisser, auch anderweitig auffälligerer Antagonismus zwischen inneren und äußeren Spaltöffnungen nicht ganz von der Hand zu weisen, indem die inneren Spalten anscheinend mitunter größere Spaltweiten bei geschlossenen äußeren Spalten aufweisen, umgekehrt Verengung bei weiterer Öffnung der äußeren (vgl. z. B. Versuch IX Nr. 1 mit 2, 3; Versuch XIII, Nr. 3 mit 2, 5, 6) — ein Verhalten, das sich physiologisch möglicherweise durch Hemmung bzw. Förderung der Durchlüftung und Transpiration bei Verschuß bzw. Öffnung der äußeren Spalten erklärt, wodurch sich aber auch Unterschiede im Stoffwechsel ( $\text{CO}_2$ -Gehalt usw.), dem nach L i n s b a u e r (a. a. O. S. 138) eine Bedeutung für die Einleitung der Öffnungs- und Schließbewegungen zukommt, bemerkbar machen könnten.<sup>1)</sup> Auch Unterschiede der

<sup>1)</sup> Zur Kritik der Ansicht von L i n s b a u e r vgl. auch die Ausführungen von H a g e n a. a. O. S. 289.

Spaltweiten, die auf Abweichungen der äußeren Bedingungen der Versuchstage beruhen (Wind, Feuchtigkeit, Licht), scheinen nicht ausgeschlossen, doch liegen hierüber noch zu wenige Beobachtungen vor.

Unterstreichen möchte ich entgegen einer anderseits geäußerten Ansicht (vgl. Sellner) die Tatsache, daß die inneren Spaltöffnungen bereits zu einer Zeit fast maximale Spaltweiten erreichen, wo von einer Verholzung der inneren Epidermis noch nicht die Rede ist. Dies könnte möglicherweise mit der Ansicht Baumgärtels über die Veratmung der Stärke und Kohlehydrate zu  $\text{CO}_2$  und deren Abgabe in die Fruchthöhle im Zusammenhang stehen, da gerade um diese Zeit, wie aus den beigefügten Drucken und auch den Dauerversuchen hervorgeht, in den Früchten höhere Drucke aufscheinen. Jedenfalls aber weist dieser Umstand auf einen regeren Gasaustausch im Fruchttinnern hin, der möglicherweise für die Entwicklung (Atmung) der jungen Samen oder auch für den Stoffwechsel der Frucht von Bedeutung ist. Als auslösende Ursache dürfte die hohe relative Feuchtigkeit im Fruchttinnern, besonders auch infolge des Geschlossenseins der äußeren Spalten, in Betracht kommen oder die oben angedeuteten Einflüsse des Stoffwechsels ( $\text{CO}_2$ -Gehalt usw.). (Welche Rolle das Chlorophyll der inneren Spalten in diesen Fällen spielt, wo gegenüber dem Einfluß der Feuchtigkeit jener des Lichts sichtlich zurücktritt, ist noch nicht genau zu sagen.) Die weitere Öffnung der Außenspalten mit fortschreitender Entwicklung ist zunächst jedenfalls auch im Interesse der Assimilation gelegen und gibt vielleicht auch zur Druckerhöhung durch  $\text{O}_2$ -Stauung im Fruchttinnern unter Umständen Anlaß.

Die gemessenen Spaltweiten der Mohnfrucht stehen sonach in gutem Einklang mit den mittels Manometer ermittelten Druck- und Durchlüftungsverhältnissen, besonders, wenn man die Doppelwirkung der äußeren und inneren Spaltöffnungen für die Abdichtung in Betracht zieht. Die mittlere Kurve der Spaltweiten und der Drucke zeigt (abgesehen von den vielleicht durch die Tageszeit und Witterung erklärbaren oder individuellen Abweichungen bei den Versuchen) einen anscheinend ziemlich parallelen Verlauf, indem die höchsten und bei Quetschung stabilen Drucke mit den geringeren, namentlich äußeren Spaltweiten zusammenfallen, während die niedersten und mehr oder weniger instabilen Drucke mit den größeren äußeren und inneren Spaltweiten zusammentreffen, wobei allerdings ein Einfluß des jeweiligen Zustandes des Mesophylls auf die Durchlüftung mit in Frage kommt.

### Hauptergebnisse.

(Papaver.)

Obige Befunde, die das gesetzmäßige Auftreten von gut ausgebildeten Spaltenapparaten an der äußeren und inneren Fruchtwand der Mohnkapsel von jungen Entwicklungsstadien an erweisen und von im allgemeinen parallel mit der Temperatur bzw. Be-

sonnung und nach dem Entwicklungsalter wechselnden Drucken im Fruchttinnern Zeugnis ablegen, sprechen sonach übereinstimmend für ein Funktionieren der äußeren wie der inneren Spaltöffnungen der Mohnfrucht, das unter anderem besonders durch den entwicklungsmäßigen Verlauf der Spalten- und Fruchtbildung, das Verhalten gegenüber Feuchtigkeitsunterschieden, die Druckmessungen und die Spaltweitebefunde erhärtet wird. Die Funktion, die hauptsächlich die des Gasaustausches und der Durchlüftung bzw. der Regelung des Innendruckes zu sein scheint, setzt bei den äußeren wie inneren Spalten auf früher Entwicklungsstufe ein, bei diesen noch vor der Verholzung des Fruchttinnern unmittelbar um die Zeit des Erblühens, was für einen regen Gasaustausch der Fruchtwand und der inneren Atmosphäre (vielleicht nach Art einer Blähfrucht im Sinne B a u m g ä r t e l s, wofür besonders die hohen Drucke um diese Zeit bedeutungsvoll erscheinen) spricht, wogegen die äußeren Spaltöffnungen, trotzdem sie sich in der Knospe zum Teil öffnen, später zunächst mehr geschlossen zu sein scheinen und dadurch vielleicht noch zur Druckerhöhung im Innern beitragen. Das später einsetzende Öffnen derselben, welches einem Maximum gegen die letzte Zeit der Fruchtentwicklung zustrebt und mit der Ausbildung des Durchlüftungssystems der Fruchtwand mehr oder weniger parallel geht, scheint zunächst vielleicht für die Assimilation und Atmung, wobei die Möglichkeit der Entstehung von Assimilationsdrucken durch O<sub>2</sub>-Entwicklung bei Besonnung gegeben erscheint, späterhin aber, wie besonders der Nullstand der Manometer in der letzten Zeit andeutet, für die Durchlüftung in Frage zu kommen, zu der jedenfalls auch die inneren Spaltöffnungen beitragen, letzteres vielleicht auch in dem Sinne, daß sie (durch Verengerung) ein allzu plötzliches Austrocknen der Samen verhindern. Der physiologische Zweck letzteren Vorganges ist offenbar in der Vorbereitung der Samen für die Ausstreuung (die beim Schließmohn allerdings gewöhnlich durch Mithilfe des Menschen erfolgt), Verhütung der Schimmelbildung usw. zu suchen.

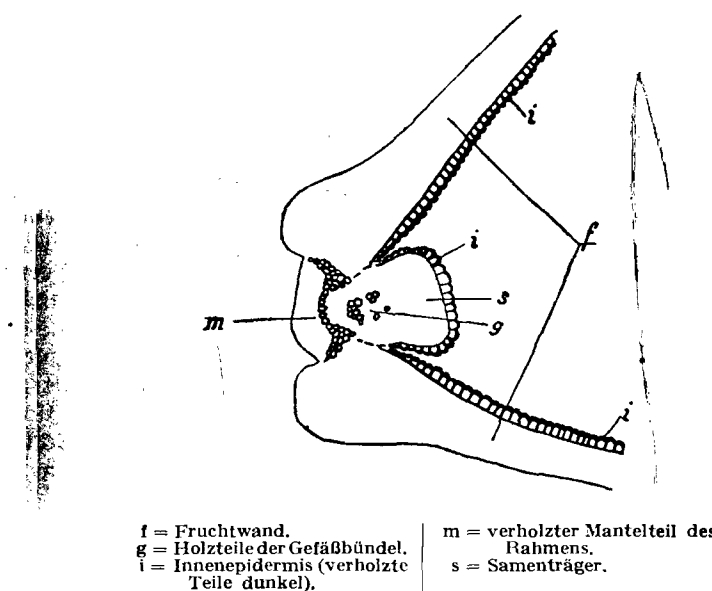
### **Chelidonium malus L.**

#### **Anatomische Verhältnisse.**

Gleich dem Mohn hat auch das Schöllkraut (*Chelidonium malus* L.), wie schon aus der Arbeit von W i l h e l m hervorgeht, äußere und auch innere Spaltöffnungen an seiner Schotenfrucht. Letztere entbehrt bekanntlich einer Scheidewand. Ähnlich wie der Mohn wird auch diese Frucht zur Reifezeit nur von einer hautartigen, kaum die Hälfte der Außenwand der Epidermiszellen an Dicke erreichenden Kutikula (Nachweis mit Sudan III) abgeschlossen, besitzt aber wie die Mohnkapsel wachsartigen Überzug.

Die Innenepidermis enthält ähnlich derjenigen des Mohns an den Seiten der Fruchtblätter in vorgeschrittenen Entwicklungsstadien Zellen, die in der Längsrichtung der Frucht mehr oder weniger gestreckt-polygonal und gegen die Reifezeit rosenkranz-

artig verdickt sind, mit welchem Vorgang sie gleichzeitig verholzen. Sie haben in diesem Zustand schwibbogenartigen Querschnitt und zeigen in dem allein verholzenden oberen freien bogigen Teil der Zellwand netzartige Verdickungen. (Ligninnachweis mit Phloroglucin-Salzsäure). Die oberen Teile des Bogens (gegen die Fruchthöhle zu) sind am stärksten verdickt und die Zellen nehmen am Rand der Fruchtblätter an Höhe bedeutend ab, welche Umstände für das Aufspringen, das längs dünner Nähte am Rande der Fruchtblätter erfolgt, zusammen mit den vorerwähnten von Bedeutung sind. (Vgl. auch Steinbrinck a. a. O. S. 48 ff.)



f = Fruchtwand.	m = verholzter Mantelteil des Rahmens.
g = Holzteile der Gefäßbündel.	s = Samenträger.
i = Innenepidermis (verholzte Teile dunkel).	

Abb. 2.  
*Chelidonium maius*, Querschnitt des Rahmentheiles einer 4 1/2 cm langen Frucht mit dem Öffnungsmechanismus; Rißstelle gestrichelt. Vgr. ca. 75fach.

Das exakte Aufspringen am Rande der beiden Fruchtblätter, die übrigens daselbst verdickt sind und die Nähte überwölben, läßt noch andere Einrichtungen für diesen Zweck erwarten. In der Tat greift die Verholzung der Innenepidermis am Ende der Fruchtentwicklung auch auf die Epidermiszellen des als Rahmen stehenbleibenden Teiles der Frucht über, und auch hier nehmen die Zellen, die später mit Poren versehen sind, gegen die Rißstelle an Höhe ab. Im Winkel, wo beide Teile der Epidermis aneinanderstoßen, liegen kleine unverholzte Zellen, die die Rißstelle am Querschnitt augenfällig bezeichnen. Auch wird der Hauptstrang des Gefäßbündels, der in dem Rahmen verläuft, nach außen von einem am Querschnitt M-förmigen Mantel von gleichfalls verholzenden Zellen umgeben, dessen beide Flügel gerade in der



Gegend der dünnen Stellen nach außen umbiegen und so die Trennung des hier kleinzellig bleibenden Mesophyllgewebes an diesen Stellen erleichtern (Abb. 2. Vgl. auch K r a u s a. a. O. S. 118 und Abb. 20—23, Tafel IX). Die Wirkung des Springapparates beruht anscheinend auf einer winkligen Einknickung der Fruchtblätter an einer gegen außen erhabenen Kante in der Mittellinie derselben, wodurch hier ein senkrecht von den Fruchtblättern weg nach außen gerichteter Zug entstehen dürfte, der das Abreißen vom Rahmen bewirkt, wobei unter anderem möglicherweise der vorspringende Teil der Fruchtblätter durch Quellung — die Zellen des Mesophylls sind hier ziemlich groß — mithilft. (Zur Wirkungsweise des Apparates vgl. G u t t e n b e r g, 1926 S. 8 ff. und W e t t s t e i n 1924, Abb. 433, Fig. 7, S. 630.)

Wie ersichtlich, ist auch bei dieser Frucht in einem gewissen Entwicklungszustand so gut wie die ganze Innenepidermis tatsächlich verholzt, so daß für den Gasaustausch um diese Zeit hauptsächlich nur die Spaltöffnungen in Betracht zu kommen scheinen. Das Mesophyll enthält an den Seiten der Frucht nicht mehr als etwa 5—8 chlorophyllführende Zellagen, wodurch die Fruchtwand einen blattartigen Charakter erhält. Die Mesophyllzellen sind nach außen zu dichter zusammengerückt, welcher Teil mit Rücksicht auf den Reichtum an Chlorophyll als Assimilationsgewebe anzusprechen ist; an der Innenwand sind etwa 2 Lagen geräumigerer Zellen vorhanden. Interzellularen treten auf dem Querschnitt durch ihre Größe wenig hervor, an Querschnitten frischen Materials, wo sie luftefüllt sind, sind sie deutlich unter der ersten Zellage des Mesophylls unterhalb der inneren Spaltöffnungen, mit denen sie sichtlich manchmal in Verbindung stehen, zu sehen. An Flächenschnitten der Innenepidermis reifer Früchte sah ich auch luftegefüllte Interzellularen in der Nähe der Spaltöffnungen.

Die inneren wie die äußeren Spaltöffnungen (vgl. Abb. 3 und 4, Tafel I) sind ziemlich klein und führen in ihren Schließzellen von jungen Entwicklungsstadien an Chlorophyll. Auch Stärke ist in ihnen mit Jodlösungen nachzuweisen.<sup>1)</sup> Ein großer Teil der äußeren Spalten erscheint an Flächenschnitten unregelmäßig oder verbildet und hat mehr oder weniger eckige Umrisse der Schließzellen u. ä. Vereinzelt sind Schließzellen mit Vorsprüngen oder welligen Einbuchtungen zu finden, auch einzelne Schließzellen kommen vor. Bei den inneren Spaltöffnungen scheinen Mißbildungen fast gar nicht vorzukommen. Nicht selten sind außen wie innen Doppelspalten zu finden, deren Schließzellenpaare verschieden zueinander orientiert sein können. Unter anderem kommen solche vor, deren Schließzellen mit den Enden, und solche, bei denen sie mit den Längsseiten aneinanderstoßen.

Die äußeren Spaltöffnungen (Abb. 17 a, Tafel II) haben regelmäßigen Querschnitt, in ausgebildetem Zustand einen trichterförmigen Vor- und Innenhof, an ersterem sind auch manchmal sehr kleine nasenartige Vorsprünge (Vorhofleisten) angedeutet,

<sup>1)</sup> Vgl. Anmerkung 1, 2. S. 281.

starke Verdickungen der Ober- und Unterseite und entsprechende Gelenke (3). Unter ihnen liegt in ausgebildetem Zustand eine ziemlich geräumige Atemhöhle.

Die inneren Spaltöffnungen (Abb. 17 b, Tafel II) liegen eingesenkt in den bogig vorspringenden Epidermiszellen, was damit zusammenhängt, daß sie im Höhenwachstum bald hinter diesen zurückbleiben. Ihr Querschnitt ist mehr oder weniger eiförmig, fast dreieckig, ähnlich denen der inneren Epidermis des Mohns, d. h. sie haben verdickte Ober- und Unterseite und eine dünne Stelle dort, wo sich die Zentralspalte befindet. Am Eingang zu dieser sind auch nasenartige Vorsprünge (Vorhofleisten) angedeutet, die dieselbe in geschlossenem oder stark verengtem Zustand doppelt umrandet erscheinen lassen. Die Schließzellen bleiben unverholzt, was in Phloroglucin-Salzsäure oder Anilinsulfat gut zu erkennen ist und die Begrenzungssteile der Nachbarzellen sind häufig weniger verdickt. An Flächenschnitten sind nach dieser Methode — wie seinerzeit bei *Capsicum* und oben beim Mohn angegeben — die Spalten der Innenepidermis gut sichtbar zu machen.

Wie beim Mohn sind die äußeren Spaltöffnungen zahlreicher als die inneren. An einer ziemlich reifen Frucht von  $\frac{1}{4}$  cm Länge bestimmte ich das Verhältnis der Zahl der äußeren zu den inneren nach der beim Mohn oben angegebenen Methode ungefähr wie 9—10 : 1. Bei Früchten anderen Entwicklungszustandes dürfte dasselbe sich wohl einigermaßen verschieben (vgl. Leick a. a. O. S. 790 ff.), stets aber sind die inneren auffallend in der Minderzahl.

### Entwicklungsgeschichtliches.

Wie beim Mohn erscheinen auch beim Schöllkraut die Spaltöffnungen auf sehr früher Entwicklungsstufe. Die inneren sind auch hier anfangs hinter den äußeren zurück. Dabei bestehen ebenfalls individuelle Unterschiede.

Fruchtknoten nicht geöffneter Blüten von  $4\frac{1}{2}$ —7 mm Länge führen außen bereits eine ziemliche Anzahl jüngerer noch nicht voll entwickelter Spaltöffnungen, auch selbst eine ziemliche Zahl anscheinend ausgebildeter, mit mehr oder weniger deutlich offener Zentralspalte, sowie jüngere Entwicklungsstadien (Spalten in Teilung und Spaltenmutterzellen).

Innen sind zu dieser Zeit meist nur Andeutungen von Spaltöffnungen vorhanden, und zwar einzelne wenige (oder sehr spärlich verteilte) Spaltenmutterzellen und Spalten in Teilung bzw. unentwickelte Spaltöffnungen (wenn diese überhaupt vorkommen). Nicht selten findet man auch noch nichts dergleichen und scheinen die Spaltöffnungen in dem meristematischen Gewebe überhaupt noch ganz zu fehlen.

Außen wie innen ist zu dieser Zeit bereits Chlorophyll in den Spaltöffnungen zu finden.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei Fruchtknoten geöffneter Blüten, zu welcher Zeit dieselben eine Länge von ca. 6—8 mm erreichen, wenngleich die Spaltenentwicklung teilweise etwas

weiter fortgeschritten ist. Diejenigen der Innenseite öffnen die Zentralspalte anscheinend normalerweise noch etwas später.

Querschnitte aus dieser (bzw. der unmittelbar folgenden) Zeit tragen meristematisches Gepräge und zeigen, daß die Spaltöffnungen besonders innen noch in der ersten Entwicklung begriffen sind. (Die Kutikula ist zu dieser Zeit ein dünnes Häutchen — Nachweis mit Sudan III —). Im letzteren Fall sind die Spaltöffnungen bereits etwas weiter entwickelt und zeigen zum Teil besonders auf der Außenseite des Fruchtknotens mehr oder weniger deutliche Verdickungen und Gelenke bzw. ausgebildete Zentralspalten usw., wovon andernfalls nur wenig zu sehen ist.

Ebenso sind noch in der späteren Zeit an Früchten normaler Entwicklung von ca. 14—15 mm Länge außen wie innen neben anscheinend ausgebildeten Spaltöffnungen ziemlich viel jüngere Entwicklungsstadien (darunter auch Spaltenmutterzellen bzw. Spaltenmutterzellen in Teilung zu finden), die in mehr oder weniger langgestreckten Epidermiszellen, die auch innen noch unverholzt sind, liegen (Holznachweis mit Phloroglucinsalzsäure).

Querschnitte solcher Früchte zeigen, daß die äußeren Spaltöffnungen zum Teil mit ziemlichen Gelenken bzw. Verdickungen und Atemhöhlen ausgestattet sind. Bei den inneren Spaltöffnungen zeigt sich mitunter bereits die Vertiefung in den bogig vorspringenden Epidermiszellen und zeigen sich zum Teil auch die Gelenke und Verdickungen an den Schließzellen mehr oder weniger deutlich bei entsprechender Ausbildung der Zentralspalte und Atemhöhle. Auch die Scheidung von Assimilationsgewebe und Innengewebe bahnt sich im Mesophyll schon an.

Auch an größeren Früchten sind außen wie innen noch ziemlich häufig jüngere Entwicklungsstadien der Spaltöffnungen bzw. kleinere Spaltöffnungen zu finden, und scheinen dieselben außen noch bis in die letzte Zeit hinein vorzukommen (da Größenunterschiede hier auch an reifen Früchten zu finden sind), was aber angesichts der Verbildungen schwer zu entscheiden ist. Die inneren Spaltöffnungen scheinen ihre Ausbildung mit der Verdickung bzw. Verholzung der Innenepidermis zu beenden, mit welcher die Wachstumsmöglichkeit der Spaltöffnungen ziemlich abgeschlossen sein dürfte.

Letztere erfolgt bei sehr verschiedener Größe der Frucht und ist bereits in Fällen, wo die Samen groß aber noch weiß sind, nachzuweisen (Phloroglucin-Salzsäure). Die normale untere Grenze der Größe für die Verholzung scheint bei ca.  $1\frac{1}{2}$  bis  $2\frac{1}{2}$  cm zu liegen und schwankt jedenfalls mit den Wachstumsbedingungen, ähnlich wie beim Mohn. (Die reifen Früchte des Schöllkrautes weisen Größenunterschiede von mehreren Zentimetern auf.) An Kümmerformen des Spätherbstes, die durch ihre etwas größere Breite vor gleichgroßen, jungen, normalen Früchten ausgezeichnet sind, fanden sich knotige Verdickung der Innenepidermis und Verholzung derselben schon bei einer ca. 1 cm langen Frucht mit schwarzen Samen!

### Versuche.

Auf längeres Einlegen in Wasser reagieren die Spaltöffnungen mit Öffnen bzw. Erweiterung des Spalts, was sich auf verschiedene Weise bei den äußeren wie auch bei den inneren feststellen läßt (Einlegen der Früchte oder von Stücken der Fruchtwand in Wasser; vgl. auch die Versuche über die Spaltweiten). Ob dabei anfangs eine Schließbewegung im Sinne von Steinberger und anderen auftritt (vgl. oben beim Mohn), kann ich nicht angeben. So geöffnete oder offene Spaltöffnungen frisch gepflückter Früchte schließen bzw. verengen sich bei Öffnung der Frucht und langsamer Austrocknung (z. B. in verkorkter Glaskapsel oder frei am Stengel welkend bei Eintauchen desselben in Wasser) nach kurzer Zeit. (Vgl. auch Spaltweiteversuch XV und XVI; Beobachtung in Wasser bzw. lufttrocken oder zum Teil in Olivenöl.)

Eine Lichtwirkung kommt in obigen Fällen nach Anordnung einiger der Versuche als auslösender Faktor vermutlich nicht in Frage.

Wie Austrocknung, führen auch wasserentziehende Mittel (Glyzerin) in derartigen Fällen Verschuß bzw. Verengung des Spalts herbei.

### Spaltweiten.

Der anatomische Bau der Spaltöffnungen, besonders die Gelenke und Atemhöhlen an den Querschnitten, wie die sonstigen Eigenheiten der Spaltenapparate (Chlorophyllgehalt usw.) lassen ein Funktionieren derselben ziemlich wahrscheinlich erscheinen, wovon auch ihr Verhalten bei verschiedenen der obigen Versuche Beweis ablegt.

Es interessieren aus diesen Gründen auch die Spaltweiten unter den natürlichen Standortsbedingungen.

Die Untersuchung derselben wurde nach der oben beim Mohn angegebenen Methode (lufttrocken bzw. in Olivenöl bei starker und schwacher Vergrößerung) an einer Anzahl von Früchten verschiedenen Alters im Parke der Bundeserziehungsanstalt Wien XIII während verschiedener Vormittage im August 1926 durchgeführt. Die Versuche, bei denen die intakten, vom Rahmen getrennten Fruchtblätter mikroskopiert wurden — ein Idealfall, der bei Früchten leider meist ausgeschlossen ist —, dürften sich den diesbezüglichen Linsbauerschen Untersuchungen bei Blattspalten (vgl. oben beim Mohn), bei denen ganze Teilstücke von Blättern lufttrocken zur Untersuchung gelangten, methodisch einwandfrei — was den Zustand der Spalten angeht — an die Seite stellen lassen. Zur besseren Vergleichbarkeit der Werte wurden außer den Witterungsangaben und Standortsverhältnissen der Versuchspflanzen auch Angaben über den Entwicklungszustand der Früchte (Größe, Zustand der Samen usw.) beigefügt. (Versuch XIV—XIX.)

Wie aus diesen und anderen Versuchen (vgl. unten) hervorgeht, öffnen sich die äußeren wie die inneren Spaltöffnungen des Schöllkrautes auf früher Entwicklungsstufe — das Verhalten in der allerersten Zeit konnte leider noch nicht direkt geprüft werden — und zwar zu einer Zeit, wo eine Verholzung der Innenepidermis noch nicht in Frage kommt, was mit dem Mohn in Einklang steht. Befunde nach derselben Methode an nicht geöffneten Knospen des Schöllkrautes von Material, das mit in Wasser eingetauchtem Stengel aufbewahrt wurde, sprechen übrigens dafür, daß die äußeren Spaltöffnungen sich teilweise schon in der Knospe, wie dies oben beim Mohn festgestellt wurde und auch bei diesem an ebenso behandelten Knospen zu beobachten war, zu öffnen beginnen, während dies bei den inneren Spaltöffnungen des Schöllkrautes normalerweise nicht der Fall ist. Diese wie die obigen Beobachtungen stehen auch mit den anatomischen Befunden in Einklang.

Die Spaltweite nimmt später, abgesehen von den vielleicht durch individuelle Verhältnisse oder die Witterungs- bzw. Standortbedingungen erklärbaren Abweichungen im allgemeinen mit der Größe bzw. dem Entwicklungsalter zu, und scheint ihr Maximum außen wie innen in der letzten Zeit vor der Fruchtreife zu erreichen (vgl. besonders Versuch XV, XVII—XIX), wo die inneren Epidermiszellen bereits verdickt und verholzt sind. Das Maximum der Spaltweite beträgt außen  $5\frac{1}{2}$ — $7\frac{1}{2}$   $\mu$ , innen 17— $19\frac{1}{2}$   $\mu$ , manchmal noch mehr (25  $\mu$ ), was die inneren Spaltweiten des Mohns übersteigt und auf ein besonderes Bedürfnis nach Durchlüftung, vielleicht zur Vorbereitung der Samen für die Austrocknung, zu dieser Zeit hindeutet. Bei jüngeren bzw. kleineren Früchten betragen die inneren Spaltweiten nur etwa ein Drittel ( $5\frac{1}{2}$ — $7\frac{1}{2}$   $\mu$ ).

Dabei scheint auch hier, ähnlich dem Mohn, ein gewisser Antagonismus nicht ganz ausgeschlossen zu sein, indem die inneren Spaltöffnungen mitunter größere Spaltweiten bei mehr geschlossenen äußeren Spaltöffnungen als bei deutlich und weit geöffneten solchen aufweisen (vgl. Versuch XIV 2, 3; XVI 1; XV 1, 2 mit XV 7; XVII 1, 5; sowie XVIII 3, 4, mit XVIII 1 bzw. XIX 4).

In den letzten Entwicklungsstadien scheinen an den austrocknenden (und vielleicht schon durch teilweise Trennung der oben erwähnten Gewebe vom Rahmen in Öffnung begriffenen Früchten, wofür besonders das leichte Aufspringen spricht), und auch an den bereits geöffneten Früchten Verhältnisse einzutreten, die eine sichtliche Verengerung der Spaltöffnungen außen wie innen bewirken (vgl. Versuch XIV 1; XVI 2, 3; XIX 1), was mit der oben festgestellten Empfindlichkeit der Spaltöffnungen gegenüber Feuchtigkeitsunterschieden wie dem Verhalten der Spaltöffnungen beim Mohn in Einklang steht.

Nach den Befunden der Spaltweite an Sonnentagen und bei feuchter Witterung bzw. Wind und dem Verhalten der Schatten-

pflanzen an Sonnentagen zu schließen (vgl. Versuch XV, XVII mit XVI, XVIII, bzw. XIV, XIX) scheinen auch Feuchtigkeit, Besonnung und Windverhältnisse bei den Spaltweiten mitzuspielen (das Maximum der Spaltweite scheint auf ruhige, feuchte, regnerische Tage bzw. bei Sonnentagen auf die Schattenpflanzen zu entfallen) — worüber aber die Versuche, da sie in eine Periode vorwiegend regnerischer Zeit des Sommers 1926 mit wenig schönen Beobachtungstagen fielen, und auch wegen der geringen Zahl der untersuchten Freilandpflanzen, noch keinen ganz eindeutigen Aufschluß geben.

### Hauptergebnisse.

(Chelidonium.)

Nach den obigen Befunden, besonders der Empfindlichkeit gegenüber Feuchtigkeitsunterschieden und den verschiedenen Öffnungsweiten zu schließen, sind die äußeren wie die inneren Spaltöffnungen der Frucht des Schöllkrautes gleich denjenigen der Mohnkapsel funktionierende Organe, die den Gasaustausch und die Durchlüftung der Frucht, letztere anscheinend besonders in der letzten Zeit vor der Fruchtreife, regeln, was bei den äußeren angesichts der vielen Unregelmäßigkeiten der Schließzellen einigermaßen auffällig erscheint, aber mit der guten Ausbildung der Gelenke, Verdickungen bzw. Atemhöhlen in Einklang steht. Auf die Öffnung der Spalten, die nur bei den äußeren teilweise schon in der Knospe beginnt und sich in jungen Entwicklungsstadien der Frucht — im Einklang mit den anatomischen Verhältnissen der Spaltöffnungen bei noch unausgebildeten Samen bzw. unverholzter Innenepidermis — innen und außen geltend macht, sind das Entwicklungsalter bzw. die Größe der Frucht von maßgebendem Einfluß, allem Anschein nach auch die äußeren Faktoren, wie Besonnung und Feuchtigkeit bzw. Wind und Standortverhältnisse (Schatten, Freiland). Das Maximum der Spaltweite, welches besonders innen auffällige Werte erreicht (25  $\mu$ ), fällt in die letzte Zeit vor der Reife, was den Gedanken, die Funktion der Spaltöffnungen unter anderem (Assimilation, Atmung) mit der Durchlüftung bzw. Vorbereitung der Samen für die Ausstreuung in einen Zusammenhang zu bringen, nahelegt. Ein Antagonismus im Verhalten der äußeren und inneren Spaltöffnungen und die Doppelwirkung beider für die Abdichtung, ähnlich wie beim Mohn, kommt auch hier in Frage. In der Verengerung der Spaltweiten am Ende der Fruchtentwicklung, die sich durch die beginnende Austrocknung erklärt, erinnert dieser Fruchttypus ebenfalls an den Mohn, mit welchem er auch in der Verholzung der Innenepidermis am Ende der Fruchtentwicklung und der Abdichtung, dem Vorkommen von Doppelspalten, teilweise auch in Entwicklung, Bauart sowie Verteilung der Spaltenapparate Ähnlichkeiten zeigt.

### Andere Papaveraceen.<sup>1)</sup>

Der Klatschmohn, *Papaver rhoeas* L., führt außen und innen Spaltöffnungen der gleichen Art, wie *P. somniferum*, nach Sellner bzw. Gertz (1919, I, S. 34) ist dies auch bei anderen Papaverarten (z. B. *P. Heldreichii* Boiss., *P. dubium* L.) der Fall. Äußere und innere Spaltöffnungen an den Fruchtblättern besitzen nach Wilhelm (a. a. O. S. 34 ff.) *Glaucium luteum* Scop., *G. corniculatum* Curt., *Eschscholzia californica* Cham. (= *E. Douglasii* Hook. et Arn.) u. a., *Corydalis cava* Schweigg. u. Kort., *C. fabacea* Pers., *C. bulbosa* Turcz. (= *C. solida* Sw.), *C. nobilis* Pers., *C. lutea* DC. (= *C. capnoides* Pers.), wogegen bei der Gattung *Fumaria* (*F. officinalis* L. und *F. Vaillantii* Loisel.) wohl äußere Spaltöffnungen vorhanden sind, in der aus verhärteten Zellen bestehenden Innenepidermis aber fehlen (vgl. auch Heinricher 1890, S. 37)<sup>2)</sup>.

Auch *Dicentra* (*Diclytra*) *spectabilis* Lem. hat, nach Wilhelm, was die Arbeiten von Heinricher, Hofmann, Sellner bestätigen, äußere und innere Spaltöffnungen, so daß beiderlei Spaltenapparate, die auch bei der verwandten Familie der Kreuzblütler zum Teil auftreten (z. B. *Capsella bursa pastoris* Med., *Cheiranthus Cheiri* L. u. a.) — die genannten besitzen Spaltöffnungen außen und an der Scheidewand, denen sich nach Wilhelm, der bei gewissen Arten (*Brassica sinapistrum* Boiss. [= *Sinapis arvensis* L.]<sup>3)</sup>, *Erophila verna* E. Mey.) Spaltöffnungen auch auf der Innenseite der Klappen fand, eine ganze Anzahl anderer anreihen —, zu anatomischen Familiencharakteren dieser Familien zählen<sup>4)</sup>.

<sup>1)</sup> Namen und Synonyme nach Index Kewensis und Suppl. I—VI, Oxford 1893—1920.

<sup>2)</sup> Abbildungen der Innenspalten von *Eschscholzia californica* und *Glaucium luteum*, siehe Kraus a. a. O., Abb. 35 und 36, Tafel XI.

<sup>3)</sup> Vgl. Wilhelm a. a. O., Abb. 9—11, Tafel III, IV.

<sup>4)</sup> Nach Guttenberg (1905, S. 14/15 sowie Abb. 17 und 18, Tafel I) kommen an Früchten von *Capsella bursa pastoris*, die infolge Befalles mit *Albugo candida* verschiedene Wachstumsanomalien (wie außergewöhnliche Vergrößerung und anderes mehr) aufweisen, an der normalerweise spaltöffnungsfreien Innenwand der Fruchtklappen (vgl. oben) Spaltöffnungen zur Ausbildung. Guttenberg folgert hieraus, daß das Idioplasma der Zellen des Protoderms, „obwohl im Lauf der phylogenetischen Entwicklung die Ausbildung von Spaltöffnungen unterdrückt wurde, die Fähigkeit zur Bildung derselben nicht verloren hat, vielmehr imstande ist, solche auf einen vom Parasiten ausgehenden Reiz hin neuerdings zu entwickeln.“ Da auch das spaltöffnungführende Gewebe in diesem Fall einen vom normalen weitgehend verschiedenen histologischen Charakter zeigt, so daß eine teratologische Neubildung eines anderen Gewebes bzw. Organs an der betreffenden Stelle nicht ausgeschlossen erscheint (vgl. Küster, Heterotopie, a. a. O. S. 246 ff.), scheint mir der Sachverhalt in bezug auf die obigen theoretischen Schlußfolgerungen noch nicht genügend geklärt. Vgl. auch den hierzu analogen Fall von *Alnus incana*, wo infolge Befalles mit *Exoascus amentorum* im Fruchtkinnern ebenfalls Spaltöffnungen auftreten! (Guttenberg, 1905, S. 19/20 sowie Abb. 2, Tafel II). (Auch hier ist nach Guttenberg das spaltöffnungführende Gewebe histologisch weitgehend verändert.) Siehe auch Eberhardt a. a. O. S. 620, der mehrere ähnliche Fälle bei *Albugo candida* anführt.

## Solanaceen.

Genauer untersucht wurden *Lycium vulgare* (Bocksdorn), *Atropa belladonna* (Tollkirsche), *Solanum tuberosum* (Kartoffel), *Capsicum annuum* bzw. *longum* (Paprika), *Hyoscyamus niger* (Bilsenkraut), *Datura stramonium* (Stechapfel), *Nicotiana rustica* (Bauerntabak).

Sind die untersuchten Papaveraceen verhältnismäßig einheitlich in bezug auf den Fruchtbau und die Verteilung und Beschaffenheit der Spaltenapparate, so ist dies bei den Solanaceen in weit geringerem Maß der Fall. Durch die Mannigfaltigkeit der Fruchtformen, die von der echten Kapsel bis zur fleischigen Beere sehr verschiedenartige Zwischenstufen durchlaufen, besteht die Möglichkeit weitgehender Spezialisierung, die durch die verschiedene Ausbildung und Rolle des Kelches noch erhöht wird. Lassen sich auch diese Fruchtformen durch Übergänge verschiedener Art — hauptsächlich die Beere mit spärlichem Fruchtfleisch — grob morphologisch in einen phylogenetisch verständlichen Zusammenhang bringen, so sind die verschiedenen Fruchttypen nichtsdestoweniger doch in ökologischer Hinsicht nach sehr verschiedenen Richtungen angepaßt, wie schon aus der Gegenüberstellung von Fleischfrucht—Beere (*Solanum*, *Lycium*, *Physalis*) und trockenhäutiger Kapsel (*Nicotiana*), Deckelkapsel (*Hyoscyamus*), Trockenbeere (*Nicandra*) usw. erhellt. Daneben gibt es aber noch Übergänge, wie die Beeren von *Atropa* und *Capsicum* usw., die weitgehend z. B. in bezug auf die Fächerung (vollkommen, unvollkommen; Fächerzahl) voneinander abweichen, welcher Umstand auch bei den Kapsel Früchten hervortritt (unvollständig [unecht] vierfächerig *Datura*, zweifächerig *Hyoscyamus*, *Nicotiana*), wobei in bezug auf den Gaswechsel der Frucht die Frage von Wichtigkeit ist, inwieweit infolge der Durchlässigkeit der Trennungswände oder durch die Unvollständigkeit der Fächerung der Innenraum dieser Solanaceenfrüchte jeweils physiologisch als einheitlicher Hohlraum aufzufassen ist.

Durch diese Umstände ist naturgemäß eine größere Breite in der Verschiedenheit des anatomischen Baues und in bezug auf die Spaltenapparate gegeben, die sich bei den einzelnen Fruchttypen zeigt und bei der Typenaufstellung berücksichtigt werden muß.

### A. Beerenfrüchte.

#### *Lycium vulgare* Dun.

##### Anatomische Verhältnisse und Entwicklungsgeschichtliches.

Der an unseren Hecken und Zäunen in halbwildem Zustand wachsende Bocksdorn (*Lycium vulgare* Dun.), von dem jüngere und reifende rote Früchte von 5—12 mm Länge untersucht wurden, hat beinahe regelmäßig am Grunde seiner Beere, die in vorgeschrittener Entwicklung von einer starkwandigen Epidermis mit einer ziemlich starken Kutikula (Nachweis mit Sudan III)



und von darunterliegendem Kollenchym abgeschlossen wird, in noch grünem oder gerötetem Zustand eine kleinere oder größere Zahl unregelmäßig verteilter Spaltöffnungen dort, wo dieselbe vom Kelch bedeckt ist. Ihre Anzahl schwankt zwischen 1 und etwa 10 Spalten, die beinahe sämtlich in jenem unteren Teil der Fruchtepidermis liegen, wo diese fast keine Streifung und ein zarteres Gefüge der Zellen aufweist. Nur selten kommt es vor, daß einzelne dieser Spaltöffnungen weiter in die knotig und besonders an den Ecken verdickten, rundlich polygonalen Zellen der übrigen Epidermis hinaufgerückt sind, wo sie mehr oder weniger zu verwuchern scheinen<sup>1)</sup>.

Die Spaltöffnungen, deren Schließzellen meist Chlorophyll führen und in denen mit Jodglyzerin Stärke nachzuweisen ist, sind meist geöffnet, bisweilen haben sie sogar ringförmigen Umriß, wobei die Schließzellen überdehnt erscheinen können, und sind dann, ähnlich wie dies bei der Kartoffelbeere der Fall ist, im Grunde der weiten Zentralspalte quere Zellwände zu sehen. Bei einem Teil dieser Spaltöffnungen gewinnt man den Eindruck, es mit erhabenen Schließzellen zu tun zu haben. Ein nicht geringer Teil der Spaltöffnungen hat Schließzellen, die an Außen- und Innenrand wie verdickt erscheinen, nicht wenige sind von einem ziemlich breiten kutikulären Verdickungswall umgeben. Auch verbildete Spaltöffnungen mit verzerrten Schließzellen kommen vor. Nicht selten führen die Spaltöffnungen braunen Inhalt bzw. haben braune Massen in der Zentralspalte (besonders solche mit Verdickungsring und offenbar zu Schließbewegungen unfähigten Schließzellen). Selbst solche mit fast leeren Schließzellen habe ich gelegentlich bemerkt. Das Offenbleiben der Spaltöffnungen in Glyzerin, das ich allenthalben beobachtete (obzwar auch Plasmolyse zu beobachten war), könnte möglicherweise tatsächlich mit der Unfähigkeit zu Schließbewegungen zusammenhängen. (Bei der Ungleichartigkeit und dem unregelmäßigen Vorkommen der Spaltöffnungen scheinen leider genaue plasmolytische Versuche, aus denen diesbezüglich sicherere Schlüsse zu ziehen wären, ziemlich wenig aussichtsreich.)

Nach den erhaltenen Querschnitten zu schließen, die von den Spaltöffnungen nicht leicht zu bekommen sind — sie stammten von jüngeren, zum Teil noch grünen Früchten von ca. 9—12 mm Länge (reife Früchte sind wegen der teigigen Beschaffenheit zur Herstellung von Querschnitten wenig geeignet) —, besitzen die hocheingelenkten, bisweilen selbst erhabenen Schließzellen der Spaltöffnungen, die mehr oder weniger auseinandergerückt sind, wohl Leistenvorsprünge oberhalb bzw. auch unterhalb der Zentralspalte, und Andeutungen von Verdickungen, doch ist die Atemhöhle mangelhaft entwickelt oder scheint selbst zu fehlen. Die unter den Schließzellen liegenden Zellen zeigen wie die übrigen Zellen unter der Epidermis an dem Querschnitte meist stark verdickte Wände gegen den Spaltraum zu, der hierdurch abgeschlossen erscheint.

<sup>1)</sup> Vgl. Anmerkung I S. 343.

Ob nicht auch Verwachsungen der Schließzellen bzw. Verwucherung der Atenhöhle mit darunterliegendem Gewebe eintreten, wofür manche Andeutungen sprechen, war nicht genau zu entscheiden.

### Hauptergebnisse.

(Lycium.)

Da die oben geschilderten Verbildungen und Unregelmäßigkeiten der Schließzellen bereits an grünen, frischgepflückten Früchten, und zwar mehr oder weniger auch schon an kleineren, jüngeren Früchten von 5—7 mm Länge zu finden waren (die Größe der ausgewachsenen Frucht, deren Inneres zu Ende der Reifezeit teigig wird, erreicht oft 11—15 mm), ist es sicher, daß diese nur am Fruchtgrund vorkommenden Spaltöffnungen, die ja noch dazu vom Kelch bedeckt sind, an der Frucht mehr oder weniger funktionsunfähig sind bzw. im Haushalt derselben keine Bedeutung haben. Dies geht auch aus der geringen Zahl — besonders auch an jüngeren Früchten (bzw. ihrem Fehlen) — und der Unregelmäßigkeit der Verteilung hervor und es sprechen auch die Querschnitte für eine derartige Auffassung. Es handelt sich demnach möglicherweise um Rückbildungen, die phylogenetische Bedeutung haben. Das Auftreten von braunen Massen, vielleicht eine Art Gummi oder Gummiharz in den Spaltöffnungen scheint darauf hinzudeuten, daß die Spaltöffnungen in der anscheinend gut abgeschlossenen Frucht wie Löcher oder Stichverletzungen wirken und von der Pflanze anscheinend nach Art solcher verschlossen werden. (Diese Erscheinung, die ich anderwärts noch besser beobachten konnte, sowie die eigentümlichen kutikulären Verdickungsringe bieten obiger Auffassung gleichfalls eine Stütze.)

### Solanum tuberosum L.

#### Anatomische Verhältnisse und Entwicklungsgeschichtliches.

Auch die Beere der Kartoffel (untersucht wurden Fruchtknoten, grüne und reife Früchte von Spätkartoffeln von 2 bis ca. 20 mm Länge) zeigt mitunter unregelmäßig vorkommende Spaltöffnungen, die an Zahl auch an den grünen Früchten ungefähr den Spaltöffnungen des Bocksdorns gleichkommen (die beobachtete Höchstzahl war etwa 8)<sup>1)</sup>.

Sie sind am sichersten etwas entfernt von der Spitze zu finden, wengleich sie in Einzelfällen auch in der Mitte und im unteren Teil der Frucht einzeln vorkommen.

Sie liegen in einer aus polygonalen Zellen gebildeten Epidermis, deren Trennungswände in vorgeschrittenem Zustand knotenartig verdickt sind und die bei schwacher Vergrößerung ein gitterartiges, dichtes, mehr oder weniger deutliches Punktnetz von Verdickungen zeigen (Punktstreifung), welche Erscheinungen bereits an ganz

<sup>1)</sup> Gertz (1919, I, S. 34—36) spricht der Kartoffelbeere den Besitz von Spaltöffnungen ab; vgl. Anmerkung 1 S. 343.

kleinen Früchten (von etwa 6—7 mm Durchmesser) in den Anfängen zu beobachten sind. Das Punktnetz rührt, wie der Querschnitt zeigt, von leistenartigen, nebeneinanderliegenden, kammartig gezähnten Vorsprüngen an den Epidermiszellen her, deren Außenwand in vorgeschrittenem Zustand überaus stark verdickt ist. Darunterliegende Kollenchymzellen erhöhen (besonders späterhin) den Abschluß der Frucht, der durch die ebenfalls bald einsetzende teilweise Verkorkung bzw. Kutinisierung dieser Teile (Nachweis mit Sudan III), die auch das Kollenchym zum Teil noch betrifft (anfänglich ist nur eine häutchenartige Kutikula vorhanden), noch erhöht wird.

Die Spaltöffnungen (nach Hofmann kommen solche auch am Fruchtknoten vor) führen an ganz jungen, grünen Früchten — die Beobachtungen wurden an Früchten von 4—7 mm Durchmesser gemacht — Chlorophyll, zum Teil aber braunen Inhalt und es sind zum Teil auch in der Zentralspalte und in den Nachbarzellen der Spaltöffnungen braune Massen zu finden. Beides kommt sogar an Spaltöffnungen vor, die noch im meristematischen Gewebe von sichtlich jungen, kleinen Früchten gelegen sind, deren Querschnitt meristematisches Gepräge der Fruchtwand aufweist und mit Sudan III nur eine hautartige, dünne Kutikula zeigt. Mit Jodglyzerin ist in den Spaltöffnungen, die ziemlich weit geöffnet sind und deren Schließzellen am Rand der Zentralspalte wie verdickt erscheinen, Stärke nachzuweisen, welche mitunter auch in der Zentralspalte vorkommt. Dabei war Plasmolyse an den Schließzellen nicht überall deutlich zu beobachten. Auch hier gewinnt man an den Flächenschnitten bisweilen den Eindruck, daß die Schließzellen der Spaltöffnungen erhöht sind.

In vorgerücktem, ziemlich ausgewachsenem Zustand, in welchem der Durchmesser der Beere, deren Inneres später teigig wird,  $1\frac{1}{2}$ —2 cm erreichen kann, sind in keiner größeren als der oben angegebenen Zahl sehr große, mehr oder weniger runde Spaltöffnungen mit sichelförmigen Schließzellen und bis fast zur doppelten Schließzellenbreite aufgerissener Zentralspalte zu finden, in der bisweilen darunterliegende Gewebe sichtbar werden. Auch doppelpaltenähnliche Bildungen stoßen auf. Die zum Teil ungleichen oder asymmetrischen Schließzellen der Spalten, die häufig einen wie verdickt aussehenden Innen- und Außenrand besitzen und über die Epidermiszellen erhöht erscheinen, sind anscheinend leblos, bisweilen fast leer oder gelbbraun und mit braunen oft undeutlich geformten Massen erfüllt, bisweilen führen sie auch viel feinkörnigen Inhalt und in die Massen eingebettete Körner. Nicht selten sind mit Jodglyzerin ziemlich große Stärkemengen in ihnen nachzuweisen. Sie sind manchmal sichtlich zerstört, zeigen schülferig-rissiges Aussehen der Ränder, ja bisweilen gewinnt man den Eindruck, nur die mehr oder weniger körperlosen Umrisse der Schließzellen vor sich zu haben. Auch die Zentralspalte wird bisweilen durch die besagten braunen Massen verlegt, und selbst hier sind Stärkekörner mit Jodglyzerin nachzuweisen, die vielleicht aus den zerstörten Schließzellen oder darunterliegenden

Gewebe stammen. Die Nachbarzellen der Spaltöffnungen sind in derartigen Fällen meist ebenfalls dicht mit den braunen Massen erfüllt, zeigen aber keine Stärke. Sie weisen, indem sie häufig mehr oder weniger kranzförmig die Spalte umgeben, stellenweise starke charakteristische Verdickungen der Zellwände auf, besonders wo mehrere aneinanderstoßen. Besagte Zellen waren mit Glycerin deutlich plasmolysierbar, die Schließzellen der Spaltöffnungen hiermit in den weitaus meisten Fällen anscheinend nicht.

Nach längerem (dreitägigem) Liegen im Wasser gingen die braunen Massen bei Plasmolyse der Epidermiszellen gelb in Lösung. Chloroform löste einen ziemlichen Teil der Massen in den Spalten (die Massen in den braunen Zellen gingen nicht ganz in Lösung, sondern blieben hell lichtgelb); in nicht absolutem Alkohol gingen die braunen Massen langsam gelb in Lösung.

Der in den Spalten verbliebene Rückstand war in Chloralhydrat auch beim Aufkochen nicht ganz löslich. In 80 % Chloralhydrat wurden die gelben Massen in den Schließzellen nach viertägigem Liegen nicht gelöst.

Besonders bemerkenswert ist der Umstand, daß bei Flächenansicht der Spaltöffnungen der Grund der Zentralspalte in verschiedenem Grade von darunterliegenden, seitlich vorspringenden Zellen verengt erscheint. Dies geht vielfach so weit, daß bei völligem Aneinanderstoßen dieser Zellen eine Art Verdickungsplatte in der Mitte der Zentralspalte sichtbar wird, die anscheinend den Grund der Zentralspalte verschließt (vgl. Abb. 5, Tafel I). (Von 16 untersuchten Spaltöffnungen dreier Früchte war die Atemhöhle nur bei 2—3 Spaltöffnungen noch teilweise offen.) Auch bei derartig verschlossenem Atemraum waren Stärkekörner in den Schließzellen und in den Zentralspalten nachzuweisen.

Nach Behandlung der Schnitte mit Äther, Alkohol, Chloroform und Chloralhydrat als Lösungsmittel (aber auch bei Anwendung von Chloralhydrat bzw. Alkohol allein) färbten sich mit Sudan III die Seitenwände der Schließzellen meist nur schwach (bei offener Zentralspalte auch gar nicht), die Wände der Nachbarzellen aber stark rot; die Flächen der Schließzellen waren im ersten Falle rosa.

Bei Schließung des Atemraumes durch die darunterliegenden Zellen färbten sich die Trennungswände derselben im Grunde der Zentralspalte ebenfalls mit Sudan III rot und waren so deutlich sichtbar zu machen, während bei unverwuchertem Atemraum der Grund hell blieb, was für eine Kutinisierung bzw. Verkorkung der besagten Teile im ersteren Falle spricht. Bei Schließzellen, aus denen die braunen Massen nicht vollständig entfernt waren bzw. bei noch gelben Schließzellen war die Färbung mit Sudan nicht klar ersichtlich.

Querschnitte der Spaltöffnungen, deren Gewinnung nach dem gewöhnlichen Verfahren so gut wie keine Aussicht auf Erfolg hat, gewann ich schließlich auf folgende Weise:

Verhältnismäßig dicke Flächenschnitte der Epidermis wurden zunächst im Wasser bei schwacher Vergrößerung mikroskopiert und Zahl und Lage der Spaltöffnungen festgestellt, sodann wurden sie zwischen Hollundermark nach genauer Orientierung des Schnittes mit dem Rasiermesser nach Art von Serienschritten geschnitten.

Die Querschnitte, deren ich auf diese Weise zwei ziemlich gelungene erhielt (Abb. 18 a, b, Tafel III), weichen, wie nicht anders zu erwarten, nicht wenig voneinander ab (was vielleicht auch mit der Richtung derselben zusammenhängt). Sie zeigen mehr oder weniger über die Epidermis erhöhte, weit auseinandergerückte Schließzellen, jedoch keine Andeutung einer Atemhöhle, die in einem Falle von sichtlich jüngeren Zellen, deren Herkunft nicht zu ersehen ist, verschlossen wird. Die Schließzellen erscheinen in diesem Falle etwas kollabiert, mit braunen Massen erfüllt und dabei sehr niedrig, mit kaum noch kenntlichen Andeutungen von Leistenvorsprüngen und Verdickungen bzw. Gelenken, im anderen Falle sind sie mehr normal (Abb. 18 b); in beiden Fällen scheinen sie mit den darunterliegenden Zellen verwachsen, im letzterwähnten Falle färbten sie sich in Sudan III mitsamt der Epidermis und den darunterliegenden Zellen rot (andere Fälle habe ich daraufhin nicht geprüft), was auf Verkorkung oder Kutinisierung dieser Teile deutet, wofür auch das Verhalten der Flächenschnitte in Sudan III spricht.

### Hauptergebnisse.

(Solanum.)

Nach diesen Beobachtungen zu schließen, kommt ein Vorkommen funktionierender Spaltöffnungen mindestens in der späteren Zeit bei dieser Frucht nicht in Betracht und sind die selten vorkommenden Spaltöffnungen im Haushalt dieser Frucht wohl oder übel bedeutungslos; die Spaltöffnungen an der Kartoffelbeere scheinen ein klassisches Beispiel für das Schicksal von Fruchtspalten zu sein an einer Frucht, die in ihrem ganzen Bau und in ihrer Entwicklung (besonders im Hinblick auf ihre Abdichtung) wie im ökologischen Verhalten nicht darnach angetan ist, funktionierende Spaltöffnungen zu tragen. Aus diesen Gründen wie nach dem unregelmäßigen Vorkommen, den anatomischen Verhältnissen und der geringen Zahl derselben zu schließen (es trug ein Fruchtknoten von 2—3 mm 0 Spalten, eine Frucht von  $4\frac{1}{2}$  mm 4, von 5 mm gleicher Entwicklungsstufe 0, von 6 und 7 mm 4 bzw. 2 Spalten, Früchte von ca.  $1\frac{1}{2}$ —2 cm Durchmesser 4, 6 bzw. 8 Spalten, hiervon 5 an der Spitze, 2 in der Mitte und eine am Grunde, während in den übrigen Fällen die Spalten nur an der Spitze auftraten), ist die Annahme, daß es sich um Rückbildungen phylogenetischer Bedeutung handelt, nicht von der Hand zu weisen. Hierfür scheint auch der Umstand zu sprechen, daß die Spalten ähnlich wie Löcher oder Stich-

verletzungen (die in dieser Art verschlossen werden) zu Gummio- oder Harzfluß Anlaß geben (vgl. besonders *Lycium*) und von der Frucht vielleicht noch auf diese Weise besser abgeschlossen werden<sup>1)</sup>).

## B. Beeren mit spärlichem Fruchtfleisch.

### *Atropa belladonna* L.

#### Anatomische Verhältnisse.

Die einheimische Tollkirsche *Atropa belladonna* L. hat an ihrer weifächerigen Hohlfrucht — die am besten als Beere mit spärlichem Fruchtfleisch zu bezeichnen ist —, was bisher anscheinend ist niemand beachtet hat, äußere und innere Spaltöffnungen<sup>2)</sup> vgl. Abb. 7—9, Tafel I).

Die äußeren Spaltöffnungen (untersucht wurden hauptsächlich rüne, gelbgrüne Früchte bzw. Fruchtknoten von 2—11 mm Länge) liegen in einer Epidermis, aus (mit Ausnahme der jüngsten Entwicklungsstadien) mehr weniger polygonalen oder wellig-buchtigen Zellen, die zuzeiten viel Stärke führen und außen auch in vorgeschrittenem Entwicklungsstadium trotz ihrer starken Außen- und Innenwände nur eine häutchenartige Kutikula aufweisen (Nachweis mit Sudan III). Unter ihnen sind bei größeren grünen Früchten etwa 1—2 Lagen kollenchymatischer Zellen vorhanden, die jedenfalls zur Abdichtung der Frucht wesentlich beitragen und an die Beerenfrüchte von Kartoffel und Bocksdorn erinnern. Die Spaltöffnungen sind zum Teil in der Nähe der Spitze, zum Teil am Grunde der Frucht, wo dieselbe vom Kelch bedeckt wird, zu finden, während eine ziemlich breite Zone in der Mitte der Frucht der Spalten so gut wie ganz entbehrt. Oben wie unten sind die Spalten, die an jungen gelbgrünen Fruchtknoten der Früchte von 2—3 mm Länge bereits zu finden sind, nicht besonders zahlreich und treten manchmal auch ganz zurück.

Die Spaltöffnungen an der Spitze, unter denen nicht selten auch Doppelspalten vorkommen, führen häufig Chlorophyll, Stärke (Nachweis mit Jodglycerin) oder aber (schon bei kleineren Früchten)

<sup>1)</sup> In ähnlicher Weise führt Warnecke (a. a. O. S. 32) die Abriegelung von Spaltöffnungen am Rhizom von *Circaea lutetiana* durch Korkbildung in den Nachbarzellen der Atemhöhle auf einen Wundreiz der „abgestorbenen und kollabierten Schließzellen auf ihre Umgebung“ zurück, was durch das analoge Verhalten der Gewebe bei Verletzung einer gewöhnlichen Epidermiszelle in diesem Falle eine Bestätigung findet. Bei dieser Abriegelung der Spaltöffnungen wird das verletzende Gewebe zum Teil über die Epidermis emporgehoben und diese gesprengt.

<sup>2)</sup> Die einzige Angabe hierüber fand ich nach Abschluß meiner diesbezüglichen Untersuchungen bei Wilhelm, der ihr Vorkommen an der äußeren Seite der Karpelle an der Spitze des Fruchtknotens und (in geringer Zahl) auf der inneren Seite der Fruchtblätter desselben angibt (a. a. O. S. 58) sowie auch das Vorkommen von Doppelspalten außen (ebenda und S. 18) erwähnt. (Vgl. ebenda auch S. 5.) Ertz (1919, I, S. 36, Anm. 2, Abb. 144) gibt nur äußere Spaltöffnungen an, dagegen Lampe (a. a. O. S. 21) nichts von Spaltöffnungen erwähnt. Vgl. Anmerkung I S. 343.

auch braunen Inhalt. Ein Teil dieser Spaltöffnungen — vielfach auch bei jüngeren gelbgrünen Früchten von 5—6 mm Länge die Mehrzahl — ist mehr oder weniger stark verbildet bzw. erscheint sichtlich verkümmert. Sie weisen teils kleinere, teils auch größere Asymmetrie der Schließzellen auf, die nicht selten eckig verzerrt sind oder welligen Umriß und selbst spitz zulaufende Vorsprünge haben; manche sind auch bis auf Reste eingengt von den Nachbarzellen oder haben nur eine Schließzelle entwickelt. Auch erfüllt das Protoplasma bzw. der Inhalt manchmal anscheinend nicht die ganze Umrißfläche der Schließzellen, was auf Verwachsungen hinzudeuten scheint, oder es fehlen ganze Teile der Schließzellen auch völlig. Die Spaltöffnungen, selbst auch die verbildeten (z. B. rautenförmigen Spaltöffnungen und auch die Spalten der Fruchtknoten), sind häufig offen! Nicht selten finden sich auch an den Früchten braune, eigentümliche Bildungen an Stellen, wo mehrere Epidermiszellen zusammenstoßen, die man möglicherweise für verkümmerte oder unregelmäßig-sternförmig verzerrte Spaltenmutterzellen zu halten geneigt ist, was sich aber schwer entscheiden lassen dürfte. Es kommen übrigens auch Früchte vor, bei denen die Spaltöffnungen ein normaleres Aussehen bieten.

Die äußeren Spaltöffnungen des Fruchtgrundes, unter denen auch an größeren Früchten manchmal verschiedene Entwicklungsstadien vertreten sind, liegen an der Frucht in einem kleinzelligen, stärkereichen Gewebe. Auch sie führen von den jüngsten Entwicklungsstadien zum Teil Chlorophyll, sind aber später häufig auch braun gefärbt. In der Regel sind große Stärkemengen in ihnen angehäuft (auch bei weit offenem Spalt). Vereinzelt kommen auch hier Doppelspalten vor. Diese Spaltöffnungen sind (auch am Fruchtknoten schon) vielfach offen und weisen ähnliche Verbildungen auf wie die Spaltöffnungen an der Spitze (ungleiche Schließzellen, eckig verzerrte Schließzellen, 3 bzw. nur 1 verkümmerte Schließzelle); auch von braunen Massen verstopfte Zentralspalten habe ich bemerkt.

Querschnitte der äußeren Spaltöffnungen aus dem oberen Teil der Frucht, die nicht leicht zu erhalten sind, zeigen an älteren Früchten bei längsgetroffenen Schließzellen meist mangelhafte oder keine deutlichen Verdickungen der Schließzellen sowie Verschuß der Atemhöhle der eingewachsenen Spalte durch darunterliegende kollenchymatische Mesophyllzellen, die mit den Schließzellen sichtlich häufig in Verbindung stehen. Letzteres, wie die Verlegung des Hohlräumes unter der Zentralspalte der Spaltöffnung durch Mesophyllzellen sowie eine manchmal vollständige Verwachsung der letzteren mit den Schließzellen ist auch an den Schnitten mit quergetroffenen Schließzellen zu erkennen (vgl. Abb. 19 a, Tafel III). Die Schließzellen zeigen an solchen (die Querschnitte sind, wie nicht anders zu erwarten, übrigens zum Teil stärker abweichend voneinander und kommen auch solche mit schwachen Verdickungen und deutlichen Atemhöhlen vor) kleine Andeutungen von Verdickungen, sind zum Teil mehr oder weniger

auseinandergerückt und werden bisweilen von braunen Massen eingehüllt.

Querschnitte der äußeren Spaltöffnungen des Fruchtgrundes wie jüngerer Früchte habe ich nicht untersucht, sie dürften aber nach den anderen Befunden von den erhaltenen kaum viel verschieden sein. In mancher Hinsicht erinnern die Querschnitte der Spaltöffnungen an diejenigen der Kartoffelbeere, bei der ähnliche Verwachsungen auftreten und welche auch einen ähnlichen Bau der äußersten Fruchtschichten (und braune Verschlusmassen der Spalten) aufweist.

Die inneren Spaltöffnungen der Tollkirsche (Abb. 8 und 9, Tafel I) liegen in einer (ausgenommen die jüngsten Entwicklungsstadien) aus polygonalen oder bei großen Früchten wellig-buchtigen Zellen gebildeten Epidermis der Fruchtwand, die sich in ähnlicher Weise auch auf die Scheidewände erstreckt und deren Zellen zuzeiten viel Stärke führen. Sie wird innen in mehr vorgerücktem Entwicklungsstadium von einer sehr deutlich hautartigen Kutikula überzogen und läßt sich, auch an den jüngeren Früchten, leicht abziehen. Sie enthält, zum Teil erhöht, die Spaltöffnungen.

Letztere sind regelmäßig, wiewohl manchmal auch recht spärlich, im oberen Teil der Fruchtwand gegen die Spitze zu finden, kommen jedoch an ausgewachsenen und auch jüngeren Früchten (und sogar Fruchtknoten) im Basalteil ebenfalls vor, wobei aber in den letzteren Fällen in einer Zone unterhalb der Mitte die Spaltöffnungen häufig ganz zurücktreten und an der Basis mitunter zu fehlen scheinen.

Überhaupt wechselt ihre Verteilung und Zahl an der Fruchtwand ziemlich stark bei einzelnen Früchten, was aber nicht ausschließlich mit dem Entwicklungsalter der Frucht im Zusammenhang zu stehen scheint; wenigstens waren die Spaltöffnungen an großen ausgewachsenen Früchten von 10 mm Länge unter Umständen hier recht selten, an ziemlich kleinen, jungen Früchten jedoch bisweilen auch in verhältnismäßig größerer Anzahl an Basis und Spitze oder fast an der ganzen Fruchtwand, an anderen größeren Früchten aber bisweilen wieder sehr selten und nur an der Spitze derselben zu finden.

Sie liegen an größeren Früchten über einer Lage großzelligigen Parenchyms, unter dem die Zellen anscheinend noch vor der Fruchtreife und dem Verfärben der Frucht aus dem Verband gehen. In dieser Gegend des Mesophylls ist bei größeren Früchten an Flächenschnitten viel Luft zu bemerken, wie dieser Teil überhaupt auch bei Betrachtung mit freiem Auge durch seinen Luftschimmer auffällt (vgl. *Capsicum*). Fast im ganzen Mesophyll der Fruchtwand treten, wie zum Teil in den Oberhäuten, bei der grünen, heranwachsenden Frucht Chlorophyllkörner und reichliche Stärkemengen auf. Desgleichen sind bei Fruchtknoten im Mesophyll große Stärkemengen zu finden.

Auch an den Scheidewänden sind allenthalben von der Spitze bis zum Grunde regelmäßig Spaltöffnungen zu finden, unter denen chlorophyllführende Gewebe ähnlich dem Mesophyll der Frucht-



wand gelegen sind. Nach der Zahl der besonders bei ausgewachsenen (bzw. älteren grünen) Früchten hier vorkommenden Zwillings- und Drillingsspalten und den zahlreichen, bei solchen daselbst vorhandenen Gruppen von Spaltenmutterzellen bzw. in Teilung begriffenen Spaltöffnungen (erstere kommen bei größeren Früchten auch an der Fruchtwand, mehr vereinzelt, vor) sind die Scheidewände wohl als ein Hauptsitz des inneren Spaltensystems der Tollkirsche zu betrachten und ist das Maximum der Spaltenentwicklung in die letzte Zeit der Frucht zu verlegen.

Am Samenträger selbst fehlen die Spalten wie bei anderen Solanaceen.

Die inneren Spaltöffnungen, die trotz der oft erheblichen Spaltweite strotzend von Stärke sind (Nachweis mit Jodglyzerin) — auch mehr oder weniger deutliche Spuren von Chlorophyll traf ich in ihnen manchmal bei jugendlichen und älteren Fruchtstadien an — sind typische Solanaceenspalten vom Ringtypus in verschiedenen Graden der Ausbildung, wie ich sie ähnlich bei *Capsicum* schon 1921 beschrieben habe (F i s c h e r 1921). Besonders charakteristisch sind die vorzugsweise an den Scheidewänden vorkommenden Zwillings- und Drillingsspalten, deren Mutterzellen in ganzen Gruppen geschart auftreten, ähnlich wie bei *Capsicum*.

Die Spaltöffnungen haben häufig schwach sichel- bis beugelartige Schließzellen. Nicht selten sind die Schließzellen etwas ungleich, asymmetrisch oder verzerrt. Bisweilen sind sie auch mit eckig geformter Zentralspalte versehen oder stark überdehnt, in welchen Fällen sichtlich kein vollkommenes Schließungsvermögen mehr besteht. Hierzu scheint auch der mangelhafte Verschluss der Spaltöffnungen in Glyzerin zu stimmen. Nicht selten habe ich besonders an jüngeren Früchten braun verstopfte Zentralspalten gefunden. Auch Spaltöffnungen mit nur einer entwickelten Schließzelle kommen vor.

Der Querschnitt der inneren Spaltöffnungen (Abb. 19 b, Tafel III) zeigt in entwickeltem Zustand meist eine ziemlich deutliche Atemhöhle und Verdickungen bzw. Gelenke, besonders in der Mitte der Zentralspalte sowie Vorsprünge oberhalb, sehr selten und undeutlich unterhalb derselben, von denen die oberen etwas auswärts gelegen sind. Es kommen aber öfter Spaltöffnungen vor, bei denen die Schließzellen mit darunterliegenden Mesophyllzellen, die die Atemhöhle verlegen, deutlich verwachsen sind. Manchmal liegen die Schließzellen über den Epidermiszellen und scheinen die beiden Schließzellen einer Spaltöffnung nicht immer ganz in einer Ebene zu liegen, in welchem Falle ein normales Schließen derselben kaum denkbar erscheint.

### Entwicklungsgeschichtliches.

Das erste Auftreten der Spaltenapparate fällt in ganz junge Entwicklungsstadien. Schon Fruchtknoten von Blüten von  $2\frac{1}{2}$  bis 3 mm Länge besitzen nach meinen Erfahrungen äußere und

innere Spaltöffnungen, die in meristematischem Gewebe liegen, in ähnlicher Verteilung wie die größeren Früchte.

An der Spitze kommen außen bereits große chlorophyll- und stärkeführende offene Spalten in verschiedener Zahl vor, desgleichen anscheinend regellos auch jüngere Entwicklungsstadien. Letztere, aber zum Teil auch große Spaltöffnungen sind auch am Grund der Fruchtknoten außen zu finden, teilweise mit offener Zentralspalte, zum Teil verbildet. Innen sind zu dieser Zeit Spaltöffnungen jüngerer Entwicklungsstadien (Spaltenmutterzellen, Spalten in Teilung, kleine Spaltöffnungen), aber auch einzelne größere, sich wenig öffnende Spaltöffnungen vorhanden, die sämtlich Stärke führen.

Der Querschnitt der Fruchtwand trägt meristematisches Gepräge. Äußere und innere Kutikula sind kaum noch merklich (Nachweis mit Sudan III), die Zellwände der Oberhaut außen unverdickt. Die jungen Spaltenmutterzellen der inneren Spaltöffnungen bzw. junge Entwicklungsstadien derselben besitzen noch keine Atemhöhlen, überragen aber die Epidermiszellen an Höhe (ähnlich wie beim Stechapfel). An manchen Spaltöffnungen solcher Fruchtknoten sind auch Verdickungen der Schließzellen am Querschnitt bemerkbar.

Für die letzte Zeit ist das reichliche Auftreten von Zwillings- und Drillingspalten an den Scheidewänden, etwas weniger an der Fruchtwand, charakteristisch und auch das Auftreten von Gruppen von Spaltenmutterzellen oder Spalten in Teilung an jenen, welche daselbst auch bei kleineren Früchten mehr vereinzelt vorkommen, an der Fruchtwand jedoch bei allen Früchten kaum zu finden sind.

### Versuche.

Versuche über die osmotischen Drucke der inneren Spaltöffnungen mit Rohrzuckerlösungen (die äußeren habe ich darauf nicht untersucht) führten noch zu keinem Ergebnis, die Drucke scheinen keine niedrigen zu sein. Mit Glycerin ließen sich die inneren Spaltöffnungen an größeren grünen Früchten stark plasmolysieren, wobei der Verschuß ein sehr mangelhafter war.

### Hauptergebnisse.

(Atropa.)

Bezüglich des Funktionierens der an der Tollkirsche vorkommenden äußeren und inneren Spaltöffnungen darf man wohl ziemlich geteilter Meinung sein.

Nach den obigen Befunden ist es sicher, daß die äußeren, fast nur an Spitze und Grund auftretenden Spaltöffnungen der Tollkirsche sich im Zustand hochgradiger Rückbildung befinden und für den Haushalt der Frucht keine Bedeutung haben, wofür ihr unregelmäßiges Auftreten, die Mißbildungen und vor allem auch die Querschnitte sprechen. Es erscheint dies aber auch durch den Bau der Frucht (Kollenchym) und bei den Spaltöffnungen des Fruchtgrundes durch die Kelchbedeckung verständlich.

Ob Öffnungs- und Schließbewegungen bei den inneren Spaltöffnungen auftreten, die vorzugsweise an den Scheidewänden zu finden sind, erscheint in Anbetracht der verschiedenen Unregelmäßigkeiten derselben in anatomischer Hinsicht, den Plasmo-lyisierungsergebnissen und anderen Umständen fraglich, wohl aber mögen diese Spalten für den inneren Gasaustausch des besonders späterhin nach außen ziemlich abgeschlossenen Fruchttinneren mit seinen beiden Fächern und den dicht gedrängten Samen vielleicht geeignet sein. Daß dabei die Spaltweite vielleicht wie beim Stechapfel (vgl. unten) im vorgerückten Alter zunimmt, was ich aber nicht eigens untersucht habe, scheint nach den Befunden nicht ausgeschlossen.

Der wenig durchgängige Charakter des hart unter den Spaltöffnungen liegenden Gewebes scheint übrigens die Vermutung nahezu legen, daß es sich vielleicht auch um wasserspaltähnliche Bildungen handelt (vgl. *Capsicum*).

Welches das Schicksal der Spaltöffnungen an der reifen, schwarzen Frucht ist, an der die Lebenduntersuchung schwer auszuführen ist, wo sie aber ebenfalls noch kenntlich sind — ein für die pharmakognostische Diagnose wertvoller Umstand —, habe ich nicht eingehender untersucht, was aber für meine Zwecke nicht in Betracht kommen dürfte, da während des Endstadiums eine besondere Bedeutung bzw. ein Funktionieren der Spaltöffnungen an der weich werdenden Frucht nach Ausbildung der Samen kaum anzunehmen ist.

## **Capsicum annuum L. bzw. longum DC.**

### **Anatomische Verhältnisse.**

Auch die Paprikafrucht (untersucht wurden grüne und rote Früchte verschiedenen Alters), eine unvollständig gefächerte Beere mit spärlichem Fruchtfleisch ähnlich der Tollkirsche, die außen zuerst durch eine Kutikula bzw. verkorkte Epidermis, in der letzten Zeit aber noch durch eine kleinere, etwas verschiedene Zahl verkorkter kollenchymatischer Zellagen abgeschlossen wird (vgl. Molisch 1889 sowie Augustin a. a. O. S. 63 ff.), führt, wie ich bereits anderwärts ausgeführt habe (Fischer 1921, 1923), ein inneres Spaltöffnungssystem. Dasselbe konnte bis jetzt bei folgenden Sorten bzw. Kulturrassen oder Varietäten festgestellt werden: Prokopps Riesen, *Nocera*-Arten, eckiger Pfeffer, Paradeis u. a.<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Eine Frucht von Kolumbus 1923 führte anscheinend keine, von Roter Kolumbus 1924 kaum kenntliche Spaltöffnungen, Kolumbus 1925 aber anscheinend Spaltöffnungen. Ähnlich stieß ich bei Prokopps Riesen 1926, deren Saatgut von Haage und Schmidt frisch bezogen worden war, auf große anscheinend spaltöffnungslose Früchte, von 8 cm Länge mit sonstigen Kennzeichen vorgeschrittener Entwicklung (Kollenchym, Nester usw.), denen allerdings auch die anderen seinerzeit bei diesem Typus vorgefundenen anatomischen Eigentümlichkeiten wie Strichporen, Verholzung der Scheidewände usw. mangelten. Eine Untersuchung dieser Fragen, die möglicherweise auf Bastardierung von spaltöffnungsführenden und spaltöffnungslosen Ausgangsformen oder Rassen beruhen, ist angeregt.

Die genaue Ermittlung der Spaltenverbreitung dieses Formenkreises dürfte sich freilich angesichts der starken Bastardierung und der diesbezüglichen Ungleichwertigkeit des im Handel erhältlichen Saatgutes, von dem ich mich bei Kulturversuchen überzeugen konnte, nur durch genaue mehrjährige Kulturversuche bei möglichst reinliniger Kultur durchführen lassen, worauf ich vorläufig verzichten mußte, wenngleich vielleicht auch durch quantitative Bestimmungen über die Spaltenhäufigkeit bei den verschiedenen Sorten an sich wichtige Hinweise zu erhoffen sind.

Vergleicht man die beiden Arbeiten von Hofmann und Sellner miteinander, so springt die überraschende Seltenheit dieses nur mit inneren Spaltöffnungen versehenen Fruchttypus in die Augen, da auch bezüglich einer Anzahl der wenigen, von Wilhelm bei diesem Typus namhaft gemachten Pflanzen (a. a. O., S. 4 und 6) aus jenen und anderen Arbeiten sich begründete Zweifel ergeben. Unter den bisher bekannten Hohlfrüchten mit inneren Spalten scheinen, wenn überhaupt, so jedenfalls nur sehr wenige, für diesen Typus in Betracht zu kommen, wodurch derselbe noch an Interesse gewinnt.

Die Spaltöffnungen der Paprikafrucht sind (wie bereits früher ausgeführt) in einer Epidermis gelegen, die an der Fruchtwand in entwickeltem Zustand hauptsächlich aus mehr oder weniger wellig-buchtigen Zellen, zwischen welchen gegen die Reifezeit meist verholzende Nesterinseln aus stark wellig-buchtigen Zellen auftreten, an den Scheidewänden hingegen aus mehr polygonal-parenchymatischen, ausnahmsweise wie das Zwischengewebe der Nesterregion ebenfalls verholzenden Zellen gebildet wird. Sie weisen so ziemlich alle Formen bzw. Unregelmäßigkeiten und Verbildungen der Schließzellen auf, die bis jetzt überhaupt von Fruchtspalten, besonders den inneren, bekannt sind (vgl. Abb. 10, Tafel I). Von typischen Ringspalten mit weit aufgerissem Spalt und mehr weniger überdehnten Schließzellen sind bis zu solchen mit langgestreckten, flach aneinanderliegenden oder in die Quere gezogenen Schließzellen — welche letztere besonders charakteristisch sind — die verschiedenartigsten Übergänge anzutreffen. Daß hierbei auch das Alter der Spalten eine Rolle spielt, ist mit in Betracht zu ziehen. Die beiden Schließzellen einer Spaltöffnung sind dabei nicht selten ungleich groß oder asymmetrisch, auch sind sie in der Regel ziemlich breit; als Besonderheit sei das Vorkommen von herzförmigen Spaltöffnungen (beobachtet bei der Paradeissorte — von Pieper auch an Blumenblättern festgestellt) — anscheinend Teilungsstadien oder unfertige Spalten —, das Auftreten von Querwänden verschiedener Zahl in den Schließzellen (eckiger Pfeffer — von Hofmann auch an anderen Blütenorganen beobachtet [vgl. auch Gertz 1919, I, II] —) sowie das Vorkommen von Gruppen- oder Sammelspalten infolge Nichtausbildung der Teilungswände (Paradeis, eckiger Pfeffer) angeführt. Eigentümlich ist auch hier, ähnlich wie bei der Tollkirsche, das Vorkommen von kleineren oder größeren Gruppen von Spaltöffnungen bzw. deren Mutterzellen, die auch in Reihen

aneinanderschließen können — ein Spezialfall, der bis jetzt fast nur noch von den inneren Spaltöffnungen von *Ophrys* sp. unter den Monokotylen (Sellner a. a. O.) und von *Asarum* (Wilhelm) bekannt zu sein scheint<sup>1)</sup>.

Die Spaltöffnungen der Paprikafrucht führen in ihren Schließzellen Stärke bzw. — schon von jungen Entwicklungsstadien an — auch Chlorophyll.

Sie sind hauptsächlich an den Wülsten und faltigen Vertiefungen der Fruchtbasis zwischen den Scheidewänden, meist auch an den letzteren — besonders an der Basis — wie in den benachbarten Teilen der Fruchtwand bis zur Spitze zu finden und auch noch am Rand des Samenträgers anzutreffen. In der Nesterregion sind sie bei manchen Sorten, z. B. Paradeis, nicht oder doch nur sehr spärlich vorhanden. Im Zentrum der eigentlichen, später verholzenden Nesterinseln fehlen sie auch bei Sorten, wo sie in der Nesterregion häufiger sind, so gut wie ganz.

Die Spaltöffnungen besitzen, wie der eigentümliche, etwas wechselnde bzw. unregelmäßige Querschnitt lehrt (vgl. Abb. 20 a, b, Tafel III), in ausgebildetem Zustand Gelenke und Verdickungen an Ober- und Unterseite. Auch ein Vorsprung oder Fortsatz oberhalb der Zentralspalte (Vorhofleiste) ist an ihnen zu sehen.

Sie liegen im übrigen, da sie den Epidermiszellen oft kaum an Größe nachstehen, fast unmittelbar und vielfach mitten über den Zellen des Mesophylls, das keine eigentliche Atemhöhle aufweist. Die Atemhöhle ist, wenn von einer solchen überhaupt die Rede sein kann, beschränkt auf den zwischen den Schließzellen und dem Mesophyll freibleibenden Raum (vgl. *Atropa*).

Dieses entwickelt sich im Bereich der Nesterregion der Fruchtwand hauptsächlich zu sogenannten Riesenzellen mit dazwischen keilig einspringendem, kleinzelligem Schaltgewebe, die von den Nesterinseln überdeckt werden, unter welchen Geweben Parenchymzellen liegen; an den Scheidewänden, in deren Innern ein großlückiges parenchymatisches Gewebe auftritt, sowie in deren Nachbarschaft fehlen die eigentlichen Riesenzellen wie an Stellen der Basis, und es werden dieselben besonders hier durch Lageräumiger Zellen ersetzt (in der Abbildung II meiner ersten Abhandlung irrtümlich als Riesenzellen bezeichnet). Interzellulären treten bei alten Früchten im Mesophyll der Fruchtwand an den Querschnitten deutlich hervor, an den Flächenschnitten ist oft luftführendes Mesophyll unter der Innenepidermis zu sehen, wie auch viele der inneren Gewebsteile, hauptsächlich der Scheidewände, Basis bzw. des Samenträgers schon dem freien Auge durch ihren Luftschimmer auffallen.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Paprikafrucht zuzeiten größere Stärkemengen führt (fast nur die Riesenzellen machen eine Ausnahme), und Istvánffis diesbezügliche Angabe

<sup>1)</sup> Wilhelm fand bei *Asarum europaeum* L. im Innern des Fruchtknotens sogar sieben Spaltöffnungen nebeneinander (a. a. O. S. 18, 63 u. Abb. 21, Tafel VI); ob es sich bei *Ophrys* und *Asarum* um ein regelmäßig auftretendes gehäuftes Vorkommen handelt, geht aus den einschlägigen Arbeiten leider nicht hervor.

a. a. O. S. 469) zu Recht besteht (zitiert in Fischer 1921), was angesichts des Chlorophyllgehalts der Fruchtwand unreifer Früchte, der sich nach meinen Beobachtungen auch auf die Innenepidermis erstrecken kann, nicht überrascht. Auch sind in dieser zuzeiten, wie bei der Tollkirsche, große Stärkemengen vorhanden, während am Ende der Fruchtentwicklung die Frucht bekanntlich große Mengen fetten Öles und Chromatophoren führt (vgl. auch Molisch 1891, und Augustin a. a. O. S. 70).

### Entwicklungsgeschichtliches.

Die Entwicklung des Spaltenapparates erfolgt, wie ich besonders an Prokopps Riesen feststellen konnte, verhältnismäßig ziemlich spät, und zwar zu einer Zeit, wo die Frucht schon eine merkliche Größe erlangt hat (bei Prokopps Riesen mehrere Zentimeter Länge und Breite) und wo auch die Samenbildung entsprechend vorgeschritten ist. Bei der paradeisförmigen Sorte reifen an ca. 1—1½ cm langen bzw. 1½—2½ cm breiten Früchten meist jüngere Entwicklungsstadien der Spalten (Spaltenmutterzellen, Spaltenmutterzellen und Spalten in Teilung usw.) auf, die in noch jugendlichen Epidermiszellen liegen, wogegen große Spaltöffnungen in diesem Stadium überhaupt beinahe ganz zurücktreten. Die Hauptentwicklung der Spaltöffnungen, die an jüngeren Früchten ziemlich ungleichmäßig und spärlich verteilt sind und bei denen (wie auch sonst) verschiedene Entwicklungsstadien durcheinander auftreten, was die genaue Feststellung der Eigenheiten dieses Spaltenapparates erschwert, fällt somit ziemlich in die letzte Zeit der Fruchtentwicklung, in der auch die Verholzung der Nester und die Verkorkung des Kollenchyms vor sich geht, deren erste Entwicklung aber schon vorher einsetzt (vgl. auch Augustin a. a. O. S. 71 ff.).

Ein direkter Zusammenhang zwischen der Verholzung und dem Auftreten der Spaltöffnungen ist unter den obwaltenden Umständen schwer nachzuweisen, zumal beim Paradeispaprika ancheinend auch Formen mit sehr schwacher oder mangelnder Kesterbildung und zahlreichen Spaltöffnungen auftreten, obgleich es starke Auftreten der Spalten an Früchten mit ganz verholzter Innenepidermis (wie dem seinerzeit beschriebenen Prokoppschen Riesenpaprika) bzw. ihr Auftreten am Ende der Fruchtentwicklung auf einen solchen hindeuten könnte. Möglicherweise hängt dies auch mit der Größe der Frucht und Dicke des Fruchtfleisches der einzelnen Sorten bzw. den Vegetationsbedingungen und dem aufgeteilt zusammen, wie dies bei Wasserspalten zuzutreffen scheint (vgl. Volkens bzw. Minden, Neumann-Reichardt a. a. O. S. 304 und S. 329)<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Nebenbei bemerkt erscheint gerade unser Klima für die Ausführung artiger Studien nicht besonders günstig, da besonders der erwähnte Riesenpaprika (und teils auch andere Sorten) bei uns nur in sehr günstigen Jahren mit spät einsetzenden Frösten zur Vollreife gelangen und bei nachgereiften Früchten mit anderen Wachstumsverhältnissen zu rechnen ist.

Ich muß bemerken, daß die Spaltöffnungen der Paprikafrucht noch manches Rätselhafte in ihrem Auftreten und in ihrer Verteilung und Beschaffenheit bieten, wovon vieles an die Tollkirsche erinnert, worin aber der Einblick infolge der ganzen Art der Entwicklung und der Sortenunterschiede nicht leicht ist.

### Versuche.

#### Plasmolyse.

Durch Behandlung mit Glyzerin lassen sich die Spaltöffnungen stark plasmolisieren, wobei sie sich unter den Augen des Beobachters auch schließen bzw. verengen.

#### Gasdruck.

Auch hier wurden, um den Zusammenhang zwischen inneren Spaltöffnungen und Gaswechsel zu prüfen, neuerliche Versuche am Standort (bzw. auch an Topfpflanzen) mit Prokopps Riesen, *Nocera*-Arten und der paradeisförmigen Sorte, mit der ich bereits 1923 experimentierte, angestellt. Sie wurden teils mit U-Manometern, ähnlich der oben beim Mohn angegebenen Art und Weise, teilweise, da sich solche infolge des beim Anstich in die Spitze eindringenden Wassers und der Gewebsteile häufig verstopften (besonders ersteres bildet eine schwer kontrollierbare Fehlerquelle bei dieser saftreichen Frucht), mit Manometern durchgeführt, die in besonderer Weise für derartige Zwecke ausgestattet und von der Firma Paul Haack, Wien, nach meinen Angaben hergestellt wurden (T-Manometer, Abb. 3).

Als Manometerrohr diente in diesem Falle ein U-förmiges Glasrohr von der gleichen Innenweite wie sonst (ca. 2 mm), an dessen einem Schenkel nach Art eines T-Rohres ein kürzeres Querstück, das nach außen zu in eine kapillare Spitze ausgezogen war, angeschmolzen wurde, während durch das gegenüberliegende weite Ende, das durch einen mit Vaseline eingefetteten Kork verschlossen wurde, ein passender Messingdraht bis in die Spitze eingeführt werden konnte, um die Verstopfung beim Einstich zu verhindern oder auch später eingedrungenes Wasser usw. auf diese Weise entfernen zu können. Der Einstich wurde nach erfolgter Prüfung der Dichtigkeit des Korkverschlusses in der gewohnten Weise (siehe Mohn) mit den mit Marken versehenen und Vaselineöl gefüllten Manometern vollzogen, wobei der Draht zunächst etwas über die Spitze vorgeschoben wurde, nachdem diese unter Umständen zweckmäßig innen mit etwas Vaselineöl eingefettet wurde (letzteres, um das Eindringen von kapillarem Wasser zu erschweren). Nach erfolgtem Einstich wurde der Draht etwas zurückgezogen und mittels desselben im Bedarfsfalle der Weg durch die Spitze freigemacht, was durch Ausschläge im Manometer bei Zusammenquetschen der Frucht bei einiger Übung ziemlich gut festzustellen ist.

Nach gelungenem Einstich, der auch mit den gewöhnlichen U-Manometern häufig zu erzielen ist, wenn die Spitze derselben

innen mittels einer feinen Nadel etwas mit Vaselineöl eingefettet wird, zeigte sich bei derartigen Versuchen, die an Früchten verschiedener Entwicklungsstadien teils parallel mit den Mohnuntersuchungen im September 1925 an Paradeispaprika und *Nocera*, zum Teil parallel mit den Untersuchungen des Stechapfels September-Oktober 1926 an in Vollkraft stehenden Kulturen von Prokopps Riesen und der Paradeissorte in Korneuburg bei Wien ausgeführt wurden, bei mehrtägiger Versuchsdauer und gutem Einspielen der Manometer auf Quetschung bzw. Einblasen niemals ein Über- oder Unterdruck in den Früchten, auch unter sehr wechselnden äußeren Bedingungen, über die Aufzeichnungen geführt wurden (Luftdruck, Temperatur, Besonnung, Wind usw.).

Das gleiche Ergebnis mit den U-Manometern zeigt, daß eine Undichtigkeit des Korkverschlusses bei den T-Manometern nicht in Frage kommt.

Quetschversuche, in ähnlicher Weise angestellt wie beim Mohn, ergaben, daß trotz sorgfältiger Abdichtung bei gleichbleibendem Druck mit der Hand auf die Frucht ein derartig erzeugter Überdruck im offenen Schenkel des Manometers mehr oder weniger rasch bis zum Nullpunkt sinkt, worauf nach erfolgtem Loslassen der Frucht eine deutliche Saugwirkung eintritt (infolge der Wiederherstellung ihres früheren Volumens), welche sich ebenfalls rasch wieder ausgleicht.

Diese wie jene Versuche beweisen deutlich eine Durchlüftung der Frucht, über deren Zustandekommen andere Versuche weiteren Aufschluß geben. (Vgl. auch Nestler a. a. O. S. 231 ff.)

Wie Nestler anführt und ich durch eigene weitergehende Versuche an verschiedenen Entwicklungsstadien der obigen Sorten bestätigen kann, zeigt sich beim Eintauchen einer unverletzten Frucht in warmes Wasser in der Regel nirgends ein Austritt von Luft aus dem Fruchttinnern, bis auf den Stengelquerschnitt, wo die Luft aus Löchern außerhalb des Gefäßbündelringes austritt.

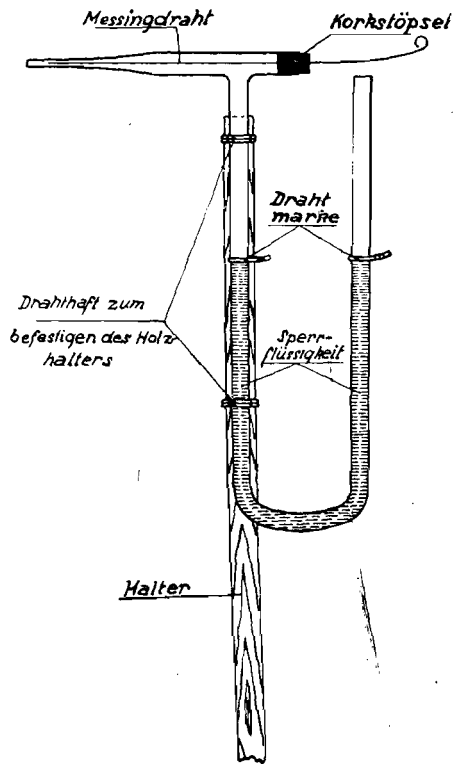


Abb. 3. T-Manometer  
(ca.  $\frac{2}{3}$  nat. Gr.)



(Eine Ausnahme hiervon bilden jüngere Früchte der paradeisförmigen Sorte, bei der anscheinend der Griffelkanal spät ver wächst und auch hier häufig der Luftblasenstrom entweicht.) Der Umstand, daß, wie ich festgestellt habe, durch Quetschung der Frucht sogar in kaltem Wasser dieselbe Wirkung zu erzielen ist, beweist, daß das aus dem Stengel austretende Luftgemisch tatsächlich dem Fruchttinnern entstammt.

Diese Versuche, bei denen zum Teil Druckunterschiede in Frage kommen, denen die Früchte auch in der Natur durch Besonnung und Erwärmung usw. ausgesetzt sind, zeigen, was weder Nestler noch ich selbst bei den früheren Druckversuchen beachtet haben, daß fraglos eine Durchlüftung der nach außen offenbar gut abgedichteten Frucht durch den Stengel im Wege des Interzellularen- und Durchlüftungssystems der Pflanze stattfindet, die jedenfalls von ökologischer Bedeutung ist und einen sehr interessanten Fall der Durchlüftung von Hohlfrüchten darstellt.

Der Stengelquerschnitt zeigt im Mikroskop, wie ich bei *Nocera* feststellte, tatsächlich auch schon bei jungen Früchten außerhalb des Gefäßbündelringes in der primären Rinde ein regelrechtes weitmaschiges, lückiges Gewebe (Aerenchym), das offenbar dieser Durchlüftung dient und wodurch sich dieser Stengelquerschnitt von dem anderer Hohlfrüchte (Mohn, Stechapfel) auffallend unterscheidet. An der Fruchtbasis scheint das Mark des Blütenbodens, auf das ich schon in meiner ersten *Capsicum*-Arbeit aufmerksam gemacht habe (a. a. O. S. 84), für die Durchlüftung von Bedeutung zu sein, ebenso die oben erwähnten luftschimmernden Gewebe, besonders der Basis und Scheidewände.

Fraglich bleiben besonders die Übertrittsstellen der Luft an der Innenepidermis der Frucht, wofür die Spaltöffnungen besonders infolge ihres späten und anscheinend auch unregelmäßigen Auftretens nicht oder nicht allein in Frage kommen. Lücken der Innenepidermis oder ähnliches konnte ich bis jetzt nicht feststellen, außer daß an Flächenschnitten zwischen den inneren Epidermiszellen an Stellen der Fruchtbasis, der Fruchtwand und Scheidewände — wie ich schon in der ersten Arbeit angedeutet habe — kleine oder auch größere Interzellularen, und zwischen einzelnen stark wellig-buchtigen Zellen der Fruchtwand eigentümliche, wie Zwischenräume aussehende Stellen an älteren Früchten zwischen den Verschnörkelungen der Zellwände zu beobachten sind.

Mit diesen Befunden ist das Verhalten der Manometer, deren Stand sich trotz des Wechsels der äußeren Bedingungen (Besonnung, Wind usw.) nicht änderte, durchaus im Einklang, so daß das Geheimnis dieser Frucht hiermit zu einem Großteil gelüftet ist. (Versuche an Topfpflanzen mit *Nocera* [?] und Paradeispaprika, bei denen auch zu verschiedenen Nachtzeiten Beobachtungen gemacht wurden, da mir ein Einfluß der Öffnungsweite der Blattspalten auf den Gasdruck im Innern der Pflanze nicht ausgeschlossen schien, ließen ebenfalls nie sichere Druckunterschiede erkennen.)

Das Zustandekommen der Unterdrucke in meinen früheren Versuchen und bei Nestler, der ihnen eine Einwirkung auf die Form der Frucht zuschrieb, erklären sich jedenfalls durch methodische Fehler, beziehentlich deren mir allerdings bei den Nestler'schen Versuchen wenig Kritik möglich ist infolge seiner allzu dürftigen Angaben.

Die Unterdrucke in meinen früheren Versuchen dürften vielleicht von dem durch die Sperrflüssigkeit hindurch bis in die Manometerspitze vorgeführten Draht verursacht gewesen sein, der die Verstopfung derselben verhindern sollte, durch dessen Zurückziehen bei Nichteinfettung aber das Eindringen kapillaren Wassers in die Spitze vielleicht noch gefördert wurde, während natürlich durch das Herausziehen des Drahtes aus dem Manometer im Raum hinter der Sperrflüssigkeit nach dem hydrostatischen Ausgleich derselben in den Schenkeln naturgemäß bei Verschuß der Spitze durch eintretendes Wasser ein luftverdünnter Raum entstehen mußte.

Das seinerzeit trotz sorgfältigster Abdichtung mit venetianischem Terpentin beobachtete Sinken der Unterdrucke im Lauf der nächsten Stunden bei vielen Versuchen scheint ebenfalls für diese Auffassung zu sprechen, indem dies auf einen irgendwie zustande gekommenen Druckausgleich zwischen eben diesem Teil der Manometer und dem Fruchttinnern (durch Verschiebung des kapillaren Wassers usw.) hinzudeuten scheint. In diesen und anderen Versuchen schien die Abdichtung als Fehlerquelle verantwortlich zu sein für eine Erscheinung, die tatsächlich den wahren Verhältnissen entsprach. Erwähnt sei, daß ich auch beim Mohn durch U-Manometer, die mit Drahteinlage eingestochen wurden, anfänglich erhebliche Unterdrucke erhielt, die sich ähnlich verhielten wie die beim Paprika, bis ich diese Methode später aufgab.

Bei Nestler, der Manometer mit seitlich angefeilter, ausgezogener Glasspitze verwendete, um das Verstopfen derselben zu verhindern, scheint mir gerade dieser Umstand vielleicht das Eindringen kapillaren Wassers (wie oben in meinen Versuchen) noch gefördert zu haben.

Die Frage nach dem Einfluß des negativen Druckes auf die Eindrücke und Einkerbungen der Paprikafrüchte, wie Nestler darzutun suchte, ist damit gleichfalls in negativem Sinne entschieden.

### Hauptergebnisse.

(Capsicum.)

Obige Untersuchungen bestätigen meine früheren Angaben iehentlich des Vorkommens von inneren Spaltöffnungen im menkreis von *Capsicum annuum-longum*, die hiermit bei einer ganzen Reihe von dickfleischigen bzw. großfrüchtigen Sorten in

allgemein ziemlich gleichartiger Verteilung und Beschaffenheit festgestellt wurden.

Nach den obigen Befunden, besonders der späten Ausbildung des ganzen Spaltöffnungssystems und dem verhältnismäßig späten Auftreten der Spaltöffnungen während der Fruchtentwicklung gerade auch bei spaltöffnungsreichen Sorten wie Prokopps Riesen, ferner im Hinblick auf die Druckversuche, die eine Durchlüftung der Frucht bereits auf sehr junger Entwicklungsstufe anzeigen, scheinen die Spaltöffnungen der Paprikafrucht, die mit denen der Tollkirsche in mancher Beziehung Ähnlichkeiten aufweisen (Gruppenauftreten, Form, Querschnitt, Verteilung), für die Durchlüftung der Frucht nicht oder jedenfalls nicht in erster Linie in Frage zu kommen, zumal sie bei manchen Früchten oder Sorten ganz zurücktreten oder fehlen. Daß dieselben funktionieren, ist zum Teil nach Chlorophyllgehalt, Querschnitt, Plasmolysierbarkeit u. a. sehr wahrscheinlich, vielleicht ist aber ihre Aufgabe in anderer Richtung zu suchen als bisher (Abgabe von Wasserdampf, wofür das Kondenswasser und der Saftreichtum dieser Frucht sprechen würde), was ich bereits seinerzeit auch angedeutet habe (vgl. F i s c h e r 1921).

Aus der Reihe der Blähfrüchte in positivem oder, wie N e s t l e r meint, negativem Sinn ist dieser Fruchttypus nach den Druckuntersuchungen trotz des zeitweiligen Stärkegehalts der Fruchtwand endgültig zu streichen, und die eigentümliche Form der Einkerbungen und Eindrücke hängt mit dem Wachstum oder vielleicht mit Bastardierungsfolgen zusammen. Es liegt vielmehr ein Fruchttypus vor, der es bei weitestgehender Abdichtung nach außen, die auch experimenteller Prüfung standhält, zu einer ausgezeichneten Durchlüftung der Fruchthöhle, hauptsächlich im Wege des mit Aerenchym versehenen Fruchstieles, gebracht hat. Durch diese und andere, zum Teil noch nicht bekannte Einrichtungen der Frucht kann, wie die manometrische Druckuntersuchung lehrt, im Wege des Interzellularensystems der Pflanze eine vollständige Anpassung des inneren Luftdruckes an den äußeren erfolgen, was jedenfalls im Interesse der Samenausbildung und Fruchtentwicklung (Assimilation!) gelegen ist; der ökologische Wert der Einrichtung scheint darauf zu beruhen, daß diese Pflanze warmer Klimate, die anscheinend auch andere diesbezügliche Anpassungen besitzt (z. B. Hängenlassen der Blätter bei eintretender Wasserknappheit, „Trockenschlaf“<sup>1)</sup>), in der Lage ist, in einer gut abgedichteten, aber nichtsdestoweniger ausgezeichnet durchlüfteten Frucht die Samen in einer dunstgesättigten Atmosphäre zur Entwicklung zu bringen, wobei vielleicht diese Frucht möglicherweise noch als Wasserspeicher oder assimilatorischen Zwecken dient.

<sup>1)</sup> Nach freundlicher Mitteilung von Herrn Univ.-Dozent Dr. B. A u g u s t i n, Budapest, rollt die Pflanze dabei auch ihre Blätter ein, was ebenfalls das Überstehen von kleineren Dürreperioden durch Herabsetzung der Transpiration erleichtert.

## C. Kapsel Früchte.

### *Hyoscyamus niger* L.

#### Anatomische Verhältnisse.

Dem Fruchttypus der Paprikafrucht steht unter den heimischen Solanaceenfrüchten die zweifächerige, trockenhäutige Kapsel des Bilsenkrauts (*Hyoscyamus niger* L.) in bezug auf die Spaltenverteilung nahe.

In der äußeren Epidermis dieser Frucht, die bei etwas größeren Früchten (von etwa 8 mm Länge an) hauptsächlich aus sehr stark wellig-buchtigen Zellen besteht und auch in ausgewachsenem Zustand nur von einer hautartig dünnen Kutikula umschlossen wird (Nachweis mit Sudan III), kommen sehr vereinzelt Spaltöffnungen vor, die leicht zu übersehen sind (Abb. 11, Tafel II).

Sie sind nicht so selten an den Seiten des Deckels (ausnahmsweise an der Spitze desselben), viel seltener im becherartigen Teil der Frucht unterhalb des Deckels, regelmäßig aber (vgl. auch Wilhelm a. a. O. S. 58) und verhältnismäßig am zahlreichsten in dem mehr kleinzelligen Gewebe des Fruchtgrundes zu finden, an welcher letzteren Stellen die Frucht von den jüngsten Entwicklungsstadien an eng vom Kelch umschlossen wird. Besagte Spaltöffnungen, besonders diejenigen des Bechers der Kapsel, führen in den Schließzellen meist Chlorophyll, unter Umständen auch Anthozyan, zum Teil (besonders an Spitze und Grund) später braunen Inhalt. Mit Jodglyzerin, mit welchem sie sich ziemlich gut plasmolysieren lassen, ist in ihnen ziemlich viel Stärke nachzuweisen. Viele von den Spaltöffnungen, besonders aber diejenigen des Deckels, weisen zahlreiche Verbildungen und Unregelmäßigkeiten auf (ungleich große oder asymmetrische Schließzellen sehr verschiedener Form, eckig verzerrte Schließzellen, welligen Umriß derselben, eingeengtes Protoplasma, Vorsprünge), wobei aber regelmäßiger Spaltöffnungen mit |-förmiger Zentralspalte und anscheinend mehr oder weniger scheibenförmig-verdicktem Rand derselben besonders eigentümlich sind, die auch unterhalb des Deckels vorkommen. Mit Sudan III färbte sich der Mund der Zentralspalte in letzteren Fällen mehr oder weniger deutlich rot, was auf Kutinisierung hindeutet. Derartige Spaltöffnungen scheinen schon nach der Form der Zentralspalte wie manche der anderen zu normaler Öffnung kaum befähigt zu sein.

Ein Teil obiger Spaltöffnungen ist sichtlich verkümmert, führt braunen Inhalt und zeigte auch die Plasmolyse in Glycerin wenig deutlich. Auch verbildete Spaltenmutterzellen und einzelne Schließzellen scheinen vorzukommen. Doppelspalten sind häufig.

Ähnliche Verbildungen (eckige bzw. epidermiszellenähnliche Form der Schließzellen, in die Länge gezogene oder breite, rundliche Schließzellen mit o-förmig offener Zentralspalte, ungleich große oder schief verzogene Schließzellen — dabei oft etwas verdickt erscheinende Ränder der Zentralspalte ähnlich den inneren Spalt-

öffnungen, seltener eine entwickelte Schließzelle, eingeengtes Protoplasma — weisen auch die Spaltöffnungen des Grundes vielfach auf, unter welchen mitunter fast keine ganz normale Spaltöffnung zu finden ist. Gelegentlich ist auch, und zwar auch bei ziemlich ausgewachsenen Früchten, das Auftreten jüngerer Entwicklungsstadien (z. B. Spaltenmutterzellen) bzw. nicht ganz entwickelter Spaltöffnungen unter diesen Spalten zu bemerken.

Die Spaltöffnungen der Außenepidermis liegen über einem, aus wenigen geschlosseneren, parenchymatischen Zellagen gebildeten Mesophyll — nur im Deckel tritt Kollenchymbildung auf —, unter dem sich im Bereich des Bechers in ziemlich frühem Entwicklungsstadium ein regelrechtes, wie die äußeren Teile der Fruchtwand einschließlich der Epidermis chlorophyllführendes Schwammparenchym entwickelt.

In der inneren Epidermis der Fruchtwand, die mit Ausnahme der jüngeren Entwicklungsstadien aus stark wellig-buchtigen Zellen besteht und sich derartig auch auf die Scheidewände erstreckt, kommen Spaltöffnungen an der untersten, nicht verholzenden Fruchtbasis ziemlich reichlich vor<sup>1)</sup>. Weiter gegen die Spitze, im verholzenden Teil der Epidermis (Holznachweis mit Phloroglucin-Salzsäure), dessen Zellen zu dieser Zeit, von der Fläche gesehen, mehr oder weniger knotig, besonders oben aber stark verdickt sind, kommen, mit Ausnahme der jüngsten Entwicklungsstadien, ebenfalls allenthalben Spaltöffnungen vor, und auch an den gleichfalls verholzenden Scheidewänden sind sie, wie beim Paprika und anderen Solanaceen, desgleichen, wenn auch spärlich, zu finden (vgl. Abb. 12, Tafel II).

An der Unterseite des Kapseldeckels, deren Zellen sich frühzeitig überaus stark gekröse- bzw. steinzellenartig verdicken und desgleichen verholzen (Nachweis mit Phloroglucin-Salzsäure), scheinen die Spaltöffnungen zurückzutreten, wiewohl auch hier anscheinend solche zu finden sind, was aber nicht leicht festzustellen ist. (Bezüglich des Öffnungsmechanismus der Kapsel vgl. Hildebrand S. 15/16, Steinbrinck S. 46 a. a. O.)

Die etwas wellig-buchtigen Zellen, die den Samenträger bekleiden und die auch verholzen, führen augenscheinlich, wie bei anderen Solanaceen, keine Spaltöffnungen.

Die inneren Spaltöffnungen, deren Schließzellen sehr deutlich Chlorophyll und zudem vielfach auch Anthozyan enthalten und in denen mit Jodglyzerin ebenfalls Stärke nachzuweisen ist, haben, wengleich Spaltöffnungen vom Ringtypus mit o-förmig geöffneter Zentralspalte vorkommen, häufig eine ziemlich charakteristische, von den anderen Innenspalten der Solanaceen, wie Paprika, Tollkirsche und Stechapfel, abweichende Form. Ihre Schließzellen sind flach-sichelartig bis halbkreisförmig, besonders an den Enden stark verschmälert, während die verhältnismäßig ziemlich flache Zentralspalte häufig eine außergewöhnliche Länge erreicht und

<sup>1)</sup> Wilhelm (a. a. O. S. 58) spricht von einigen wenigen ganz unregelmäßig verteilten inneren Spaltöffnungen! Vgl. unter „Entwicklungsgeschichtliches“ weiter unten. Siehe auch Gertz 1919, I, S. 26 und Abb. 80.

einen Großteil der ganzen Länge der Schließzellen einnimmt. Die Schließzellen erscheinen — von der Fläche gesehen — am Innenrand wie mit Verdickungen versehen und sind verhältnismäßig regelmäßig geformt. Kleinere oder größere Asymmetrien und Unregelmäßigkeiten (ungleiche Schließzellen, schief verzerrte Schließzellen, beiderseits in kleine Spitzen ausgezogene Schließzellen [kaurimuschelförmig], eckige Schließzellen, selten auch solche mit eckiger Zentralspalte  $\odot$ ) kommen vor. Bezeichnend ist bei den inneren Spaltöffnungen, bei denen Spaltweiten bis über  $30 \mu$  vorkommen, das einzelweise Auftreten im Gegensatz zu anderen Solanaceen (Tollkirsche, Paprika). Doppelspaltenbildungen kommen nur ausnahmsweise vor.

Die Querschnitte der inneren Spaltöffnungen an der ausgewachsenen Frucht zeigen eine mehr oder weniger geräumige Atemhöhle und einfache, ziemlich plumpe Verdickungen an Ober- und Unterseite der Schließzellen, die bisweilen weit auseinandergerückt sind, bei mehr oder weniger eirundem Umriß derselben (vgl. Abb. 21, Tafel III). Bei den inneren Spalten der Fruchtbasis scheint eine Atemhöhle nicht ausgebildet zu werden, die dann unmittelbar über dem oben erwähnten Schwammparenchym der papierdünnen Fruchtwand gelegen sind. Wegen der hohen Ähnlichkeit der äußeren und inneren Epidermis, die, wie der Querschnitt zeigt, beide aus Zellen von wechselnder Höhe gebildet werden und nur im oberen Teil der Frucht an der Verholzung und den an der Außenwand etwas größeren Zellen sowie den mehr gedrängten Zellen des Mesophylls leichter unterscheidbar sind, ist die Unterscheidung der beiderseitigen Spaltöffnungen des Fruchtgrundes an Querschnitten nicht leicht. Die Querschnitte der Spaltöffnungen der Scheidewände sind besonders durch die Größe der Schließzellen abweichend.

### Entwicklungsgeschichtliches.

Die Anfänge der Spaltenapparate des Bilsenkrautes fallen in sehr junge Entwicklungsstadien. Fruchtknoten von 2—3 mm Länge führen bereits äußere und innere Spaltöffnungen im vorwiegend meristematischen Gewebe, und zwar außen kleinere Spaltöffnungen mit sich öffnender Zentralspalte bzw. Spalten in Teilung, und größere Spaltöffnungen, innen, mehr im Basalteil der Fruchtwand (bzw. auch an den Scheidewänden), kleinere und manchmal auch größere geöffnete Spalten, bei denen mitunter schon die charakteristische Sichelform zu erkennen ist, daneben vielfach auch Spalten in Teilung bzw. einzelne Spaltenmutterzellen.

Innere wie äußere Spalten, welche letztere zum Teil ähnliche Verbildungen wie an größeren Früchten zeigen (schiefe oder eckigverzerrte Schließzellen usw.), führen Chlorophyll und Stärke (Jodglyzerin). Daneben war in den untersuchten Früchten, die im Herbst, zum Teil nach den ersten Frösten, geholt wurden und an denen diese und die folgenden Beobachtungen gemacht wurden, regelmäßig außen und innen in einem Großteil der Schließ-

zellen — oft nur halbseitig — violett bis blau gefärbtes Anthozyan zu finden, das auch in den Schließzellen der großen Früchte unter diesen Umständen zu treffen war, was in verschiedenen Jahren (auch an frischen Pflanzen) im Herbst unter ähnlichen Verhältnissen am Ende der Vegetationsperiode auftrat<sup>1)</sup>.

An etwas größeren Früchten von etwa  $\frac{1}{2}$  cm Länge trifft man auch stellenweise schon auf ziemlich ausgewachsene große äußere und innere Spaltöffnungen, von denen die letzteren teilweise erhebliche Spaltweiten aufweisen und die in den (auch innen unverdickten und unverholzten) zum Teil wellig-buchtigen oder langgestreckten Oberhautzellen liegen. Der Querschnitt der Fruchtwand zeigt auch bereits Andeutungen des Schwammgewebes; die inneren Spaltöffnungen besitzen zum Teil kleine Atemhöhlen und schwache Verdickungen bzw. Gelenke.

An größeren Früchten (von ca. 8 mm Länge), bei denen die Oberhautzellen ihre charakteristische Gestalt bekommen — die inneren sind mit Ausnahme der Deckelunterseite noch unverdickt und unverholzt — sind außen und allenthalben innen Spaltöffnungen ähnlicher Art anzutreffen; außen kleinere und größere Spaltöffnungen mit ziemlicher Spaltweite, zum Teil eckig oder schief verzerrt, bisweilen auch jüngere Entwicklungsstadien, innen in etwas größerer Zahl an Fruchtwand und Scheidewänden große, fast ausgewachsene Sichelspalten mit größeren Spaltweiten und wie verdicktem Rand der Zentralspalte (zum Teil eckig, schief verzerrt oder asymmetrisch). Daneben kommen innen auch noch jüngere kleine Spaltöffnungen im Bereich der Fruchtwand vor (die anscheinend, wie auch noch an größeren Früchten, mehr an der Basis zu liegen scheinen).

<sup>1)</sup> Es erinnert diese Erscheinung an die Beobachtungen von Hofmann über Anthozyanflecke um Spaltöffnungen an der Kelchblattunterseite von *Prunus persica*. Hamorak hat ähnliche Fälle an Blättern und Stengeln verschiedener Pflanzen untersucht und nur am Blattstiel von *Rheum officinale* ausnahmsweises Vorkommen von Anthozyan auch in den Schließzellen selbst festgestellt, wogegen sonst die Schließzellen (bzw. auch noch die Nebenzellen der Spalten) anthozyanfrei sind, auch wenn, wie bei *Rheum*, die Nachbarzellen oder sämtliche Epidermiszellen Anthozyan führen. Auch in der Nähe der äußeren Spaltöffnungen der Tollkirsche beobachtete ich gelegentlich das Auftreten von Anthozyan, welches aber hier nicht ausschließlich auf diese Stellen beschränkt ist. Angaben über das Vorkommen von Anthozyan in den Schließzellen finden sich übrigens auch bei Gertz betreffs der Spaltöffnungen des Blattstiemes von *Rheum rhaponticum* und des Kronblatts von *Cheiranthus Cheiri* (Gertz 1919, I, S. 17 und 22), von welchem Autor auch der dem obigen entgegengesetzte Fall, daß nämlich bloß die Epidermiszellen den Farbstoff führen, bei den Innenpalten der Frucht von *Paeonia paradoxa* namhaft gemacht wird (Gertz 1919, I, S. 26; 1919, III, S. 237). Über das Fehlen des Farbstoffes in den Schließzellen der Spaltöffnungen von farbigen Blumenblättern vgl. Hildebrand a. a. O. S. 6. Weitere Schriftnachweise hierzu bei Gertz 1919, I, S. 68 und 71; vgl. auch Gertz 1906. Ob die obige, etwas auffallende Erscheinung, die jedenfalls auf dem verschiedenen Chemismus der Schließzellen und der übrigen Epidermiszellen beruht, einem physiologischen Zwecke dient, ist mir nicht bekannt. Nach Gertz tritt Anthozyan in den Schließzellen in obigen Fällen bei *Cheiranthus*, bzw. *Rheum* mehr oder weniger nur in älteren oder rückgebildeten, funktionslosen Spaltöffnungen auf.

Die Verdickung der inneren Epidermiszellen und deren Verholzung scheint erst in der letzten Zeit der Entwicklung der Frucht zu erfolgen, wenigstens war bei verschiedenen, anscheinend ziemlich ausgewachsenen, 9—14 mm langen Früchten noch nichts davon zu bemerken (mit Ausnahme der Deckelunterseite), während andere Früchte der gleichen Größe mehr oder weniger verdickte Epidermiszellen und Verholzung der inneren Fruchtwand zeigten.

### Hauptergebnisse.

(Hyoscyamus.)

Nach obigen Befunden, besonders den Verbildungen, dem unregelmäßigen Auftreten und nach dem ganzen Charakter und Bau der Frucht, die im Kelch steckt, zu schließen, ist beim Bilsenkraut ein Funktionieren bzw. eine Bedeutung der äußeren Spaltöffnungen, die in nennenswerter Zahl nur am Grund der Frucht zu finden sind, im Haushalt derselben sehr unwahrscheinlich, womit wieder ihre phylogenetische Bedeutung in die Nähe gerückt wird.

Die an der Fruchtwand und den Scheidewänden vorkommenden inneren Spaltöffnungen scheinen kaum eine andere Funktion zu haben, als die des Gasaustausches im Fruchttinnern, worüber sich aber einstweilen nur Vermutungen anstellen lassen. Die Entwicklung der Spaltöffnungen zur vollen Höhe in der späteren Zeit der Fruchtentwicklung scheint mit ziemlicher Sicherheit auf eine Bedeutung zu dieser Zeit, möglicherweise für die Samenentwicklung, hinzudeuten. Vielleicht steht ihre Funktion auch mit der Verholzung der inneren Fruchtwand im Zusammenhang, bei der möglicherweise eine bessere Durchlüftung der Samen durch ihr Vorhandensein gewährleistet wird, die vielleicht auch für die Austrocknung derselben vor dem Ausstreuen von Bedeutung sein könnte (vgl. Schöllkraut!).

### *Datura stramonium* L.

#### Anatomische Verhältnisse.

Ein sehr ausgeprägter Fruchttypus der Solanaceen mit äußeren und inneren Spaltöffnungen ist die unecht und meist unvollständig vierfächerige, mit Klappen aufspringende Kapsel des Stechapfels. (Vgl. hierzu Kraus a. a. O. S. 104, Uhlworm a. a. O. S. 802, Wilhelm a. a. O. S. 58 und 59.)

Es ist dies, wie besonders an Hand des gemeinen Stechapfels (*Datura stramonium* L.) untersucht wurde, ein Fruchttypus, der in mancher Hinsicht — ungeachtet anderer weitgehender Verschiedenheiten — an denjenigen des Mohns erinnert. Äußere, in der Regel auch die inneren Spaltöffnungen, führen Chlorophyll, und zwar von sehr jungen Entwicklungsstadien an. Stärke ist in den äußeren wie in den inneren mit Jodglyzerin nachweisbar; besonders in den letzteren sind auch bei weit offenem Spalt, wie



bei anderen Solanaceen, ziemlich große Stärkemengen in den Schließzellen angehäuft.

Die äußeren Spaltöffnungen liegen in einer Epidermis, die mit Ausnahme der jüngsten Entwicklungsstadien von Solanaceenhaaren ziemlich dicht besetzt ist und in vorgeschrittener Entwicklung von einer hautartigen Kutikula abgeschlossen wird (Nachweis mit Sudan III), die an Dicke nicht ganz die Hälfte der wenig verdickten Außenwand der Epidermiszellen erreicht. Ihre Zellen sind mehr oder weniger parenchymatisch bis schwach wellig-buchtig, an den Dornen ziemlich langgestreckt. Darunter befinden sich an der Fruchtwand zwischen den Dornen gegen Ende der Fruchtentwicklung Lagen kollenchymartig verdickter Zellen, die zur Abdichtung der Frucht beitragen mögen, ähnlich wie bei anderen Solanaceen<sup>1)</sup>.

Die innere Epidermis, die anfangs aus mehr polygonalen, später aus wellig-buchtigen Zellen besteht, die sich ähnlich auch auf die Scheidewände erstrecken, bleibt auch an der reifen Frucht unverholzt und färbt sich nicht mit Phloroglucin-Salzsäure und Anilinsulfat, wird aber von einem kutikularen Häutchen überzogen (Nachweis mit Sudan III).

Das Mesophyll zwischen den beiden Oberhäuten enthält in den äußeren, gedrängteren Lagen schon in sehr jungen Entwicklungsstadien Chlorophyll, während unter der Innenepidermis sehr bald eine Art Schwammparenchym bzw. ein Aerenchym auftritt, das auch dem freien Auge schon durch seinen Luftschimmer auffällt und besonders bei älteren Früchten ausgeprägt ist. Es setzt sich, ähnlich dem übrigen Mesophyll, aus sich eigenartig verdickenden, zuletzt mehr oder weniger blasigen und mit Fortsätzen versehenen Zellen zusammen (vgl. Abb. 22—24, Tafel III), die besonders anfangs an ein Kollenchym erinnern, miteinander durch unverdickte Stellen der Zellwand auf weite Strecken in Verbindung bleiben, im Winkel aber, wo mehrere Zellen aneinandergrenzen und an den Interzellularen frühzeitig stark verdicken, was später auch bei den äußeren Zellen des Mesophylls der Fall ist. (Vgl. auch P a p a v e r, Abb. 16 b, Tafel II.)

Im Mesophyll der Fruchtwand sind zuzeiten, und zwar besonders bei jüngeren Früchten, mit Jodglyzerin bis zur Innenepidermis große Stärkemengen nachzuweisen.

Die Stacheln oder Dornen (vgl. oben) enthalten frühzeitig unter der Außenepidermis mehrere Zellagen Chlorophyll und größere Interzellularen führenden Parenchym sowie, von einem Gefäßbündelring umschlossen, ein lockeres, wenig Chlorophyll enthaltendes Markgewebe im Innern. Die Zellen der lockeren Gewebe weisen auch hier eine Ausbildung auf wie im Mesophyll der Fruchtwand. Die Gefäßbündelstränge der Dornen stehen mit

<sup>1)</sup> U h l w o r m a. a. O. S. 802/3 betrachtet die Wehrbildungen des Stachelapfels als Stacheln „höherer“ Art; es handelt sich nach ihm um „in Stacheln umgewandelte Fruchtblattzipfel“. (Vgl. auch W a r m i n g a. a. O.) — Über die Schwierigkeit der morphologischen Einteilung und Benennung der verschiedenen Stachelbildungen siehe insbesondere auch D e l b r o u c k a. a. O.

Den Verzweigungen des Stranggewebes in der Fruchtwand in Verbindung, und an Querschnitten der Fruchtwand sind ihre Ursprungsstellen an den Gefäßbündeln der Fruchtwand deutlich zu sehen.

Auch die Scheidewände (und ähnlich der Samenträger), die zuzeiten größere Stärkemengen führen, enthalten frühzeitig lockeres, interzellularenreiches Gewebe im Mesophyll, so daß das Fruchttinnere allenthalben gut durchlüftet erscheint.

Die äußeren Spaltöffnungen sind hauptsächlich an den Dornen, weniger zwischen den Dornen zu finden, was auch mit dem Entwicklungsalter der Frucht zusammenhängt. Die eigentlichen Nähte scheinen sie ziemlich zu meiden, an der untersten Basis, wo sie zum Teil überhaupt offen zu stehen scheinen, sind sie unregelmäßig verteilt.

Sie sind zum Teil ziemlich normal entwickelt (vgl. Abb. 13 a, Tafel II). Kleinere oder größere Unregelmäßigkeiten der Schließzellen kommen vor (ungleiche, asymmetrische Schließzellen, eckig verzerrte oder ausgebauchte Schließzellen, nur eine Schließzelle, eingegengtes Protoplasma). Nicht selten treten auch Doppelspalten auf. In stark vorgeschrittener Entwicklung ist die Zentralspalte, von der Fläche betrachtet, breit doppelt umrandet, und erscheinen die Schließzellen, die häufig ziemlich langgestreckt sind, mehr oder weniger erhöht.

Die Querschnitte der äußeren Spaltöffnungen zeigen in ausgebildetem Zustand (siehe Abb. 22, Tafel III) Gelenke und Verdickungen, Vorhofleisten sowie eine Atemhöhle — bei normalem Umriß der Schließzellen, die aber bisweilen an den Querschnitten verzerrt erscheinen. In stark vorgerückter Entwicklung (Abb. 23, Tafel II) sind die Schließzellen an den Querschnitten stark über die Fruchtepidermis erhöht, während die Atemhöhle von den vergrößerten Nachbarzellen zum Teil verlegt wird und auch die Schließzellen selbst verschiedentlich in Mitleidenschaft gezogen werden.

Emporhebung der Schließzellen der Spaltöffnungen über die Epidermis wurde auch in anderen Fällen an Blütenorganen beobachtet (vgl. Müller a. a. O. S. 225 und Abb. 41, Tafel XI; Busse a. a. O. S. 29, Gertz 1919, I, Abb. 52, desgl. Herzfeld a. a. O. S. 306, Abb. 62—67, Tafel III, ♀ Blüte von *Juglans regia*). Das Verhalten der Nachbarzellen der Schließzellen reiht sich bekannten Fällen der Thyllenbildung an Spaltöffnungen an. (Küster, Haberlandt a. a. O., Gertz 1919, III, S. 241 ff., 1919, I, S. 60 f., 68 und 74.)

Die inneren Spaltöffnungen (Abb. 13 b, c, Tafel II) sind typische Solanaceenspalten vom Ringtypus in verschiedenem Grade der Ausbildung und mit mehr oder weniger weiter Zentralspalte. Sie sind allenthalben ziemlich dicht an Fruchtwand und Scheidewänden, hier etwas spärlicher, vertreten und auch am Rand des Samenträgers noch zu finden; an diesem selbst scheinen sie wie bei anderen Solanaceen zu fehlen.

Ihre Schließzellen sind nicht selten ungleich groß, asymmetrisch verzerrt, häufig sichelförmig oder beugelartig bei mehr oder

weniger kreisförmigem Umriß der Spaltöffnung, zum Teil stark überdehnt, und selbst mit mehr oder weniger eckig einspringender Zentralspalte versehen, letztere oft asymmetrisch und von verschiedener Form — welche Umstände auf Unvollkommenheit des Verschlusses schließen lassen; besonders starke Verbildungen (schiefe Verzerrungen, extreme Beugelformen bei sehr großen Spaltweiten usw.) sind an den Scheidewänden zu treffen. Auch einzelne Schließzellen kommen vor. Doppelspaltenähnliche Bildungen sind ungemein selten und kommen fast nie vor. Nicht selten sind, und zwar schon bei Fruchtknoten und jungen Früchten, Innenspalten mit braun verstopfter Zentralspalte anzutreffen.

Der Querschnitt der inneren Spaltöffnungen (Abb. 24, Tafel III) zeigt in entwickeltem Zustand mehr oder weniger auseinandergerückte Schließzellen, schöne Verdickungen und Gelenke, Vor- und Hinterhofleisten, ferner eine in vorgeschrittenem Zustand geräumige Atemhöhle. Auch sind sie oft mehr oder weniger über die Innenepidermis erhöht.

### Entwicklungsgeschichtliches.

Die Anfänge der Spaltenapparate fallen in sehr frühe Entwicklungsstadien der Frucht, wiewohl sich ihre volle Ausbildung ziemlich allmählich vollzieht. Außen treten sie zunächst an den Dornen hervor. Es bestehen auch hier individuelle Größenunterschiede der Früchte, die den genauen Vergleich erschweren, wovon man sich an der verschiedenen Größe der reifen Früchte leicht überzeugen kann.

An Fruchtknoten von Blüten von 5—6 mm Länge<sup>1)</sup> sind außen keine oder nur Andeutungen von Spaltöffnungen zu finden. Abgesehen von der untersten Basis, wo hie und da einzelne unregelmäßig verteilte Spaltöffnungen verschiedener Entwicklungsstadien (auch größere) auftreten, kommen höchstens sehr verstreut an den Dornen einzelne jüngere Entwicklungsstadien von Spaltöffnungen vor, die im meristematischen Gewebe liegen, und zwar Spaltenmutterzellen bzw. Spaltenmutterzellen oder Spalten in Teilung und kleine Spaltöffnungen, in denen auch Chlorophyll schon zu bemerken ist.

Innen sind zu dieser Zeit wenig dicht neben Spaltöffnungen jüngerer Entwicklungsstadien (kleinen Spaltöffnungen mit sich öffnender Zentralspalte, Spaltenmutterzellen bzw. Spaltenmutterzellen und Spalten in Teilung) selbst auch größere geöffnete, ziemlich ausgebildete Spaltöffnungen zu beobachten, die in einer meristematischen Epidermis liegen; in diesen Spaltöffnungen ist zum Teil Chlorophyll zu bemerken, vielfach sind in den größeren braune Massen in der Zentralspalte zu sehen.

Querschnitte aus dieser Zeit zeigen außer in Entwicklung begriffenen, mehr oder weniger vorragenden inneren Spaltöffnungen (Spaltenmutterzellen bzw. Spaltenmutterzellen in Teilung) zum Teil auch schon erhöhte Schließzellen von Spaltöffnungen mit

<sup>1)</sup> Die Maße beziehen sich stets auf die Fruchtlänge ohne Dornen.

Zentralspalte, Verdickungen, Gelenken, Leistenvorsprüngen und kleineren Atemhöhlen. Die Interzellularen des Mesophylls der Fruchtwand, von dessen Zellverdickungen noch wenig zu sehen ist, treten auf dem Querschnitt noch wenig hervor, die inneren Epidermiszellen sind gegen die Fruchthöhle zu ziemlich stark verdickt, mit Ausnahme derjenigen der Scheidewände.

An Fruchtknoten von 7—10 mm Länge sind an den Dornen Spaltöffnungen schon in merklicherer Anzahl vertreten, und zwar neben Spaltöffnungen jüngerer Entwicklungsstadien (Spaltenmutterzellen, Spaltenmutterzellen bzw. Spalten in Teilung) auch größere Spaltöffnungen mit ausgebildeter Zentralspalte.

Im Inneren sind außer ziemlich vielen jüngeren Entwicklungsstadien (Spaltenmutterzellen, Spaltenmutterzellen und Spalten in Teilung) auch größere Spaltöffnungen mit ziemlich weit offener Zentralspalte zu finden, die in einer meristematischen Epidermis liegen.

Äußere wie innere Spaltöffnungen führen Chlorophyll. Auch hier sind wie in der Folgezeit bei äußeren und inneren Spaltöffnungen zum Teil auch die oben angeführten Unregelmäßigkeiten (Verzerrungen der Schließzellen, nur eine Schließzelle, bei inneren Spaltöffnungen braun verstopfte Zentralspalte usw.) zu bemerken.

Querschnitte aus dieser Zeit zeigen an den Dornen bereits einen Teil entwickelter Spaltöffnungen mit Gelenken, Verdickungen und Leistenvorsprüngen sowie kleinen Atemhöhlen, daneben jüngere Entwicklungsstadien ohne solche. Die Epidermis ist außen schwach verdickt. Das von sehr zartwandigen Gefäßbündelanlagen umschlossene Mark enthält größere Interzellularen, und seine Zellen sind, abgesehen von ihren gegenseitigen Berührungstellen, verdickt, während dies bei der primären Rinde, die nur kleine Interzellularen führt, noch fast gar nicht der Fall ist.

Die Querschnitte der Fruchtwand zeigen einen wechselnden Teil innerer Spaltöffnungen mit ausgebildeter Zentralspalte, Verdickungen, Gelenken, Leistenvorsprüngen und kleinen Atemhöhlen (oder ohne letztere), zum Teil mit vorspringenden Schließzellen und auch erheblicheren Spaltweiten, daneben Spaltöffnungen jüngerer Entwicklungsstadien (Spaltenmutterzellen, Spaltenmutterzellen bzw. Spalten in Teilung). Der innere Teil des Mesophylls zeigt starke Verdickungen an seinen Zellen und größere Interzellularen.

Auch junge, kleine Früchte zwischen etwa 1—2 cm Länge mit weichen Dornen zeigen die äußeren Spaltöffnungen an denselben wie die inneren Spaltöffnungen noch in voller Weiterbildung begriffen. Außen sind unter den im allgemeinen nicht sehr dicht verteilten Spaltöffnungen jüngere Entwicklungsstadien (Spaltenmutterzellen bzw. Spaltenmutterzellen und Spalten in Teilung, kleine Spaltöffnungen) zu einem erheblichen Teil neben großen Spaltöffnungen mit ausgebildeter Zentralspalte vertreten. Auch die Spaltöffnungen der Fruchtwand beginnen hervorzutreten.

Innen sind ziemlich dicht gedrängt neben größeren ausgebildeten Spaltöffnungen mit teils beträchtlicher Spaltweite sehr viele — bis etwa die Hälfte — jüngere Entwicklungsstadien zu finden (Spaltenmutterzellen, Spaltenmutterzellen und Spalten in Teilung).

Äußere wie innere Epidermis (letztere mit Ausnahme der Scheidewände) tragen, von der Fläche betrachtet, noch mehr oder weniger meristematischen Charakter.

An Querschnitten aus dieser Zeit ist ebenfalls ersichtlich, daß die Entwicklung der Spaltöffnungen noch im Gange ist und sind außen wie innen neben mehr oder weniger ausgebildeten Spaltöffnungen ähnlich den vorherigen Entwicklungsstadien jüngere Spaltenbildungen (Spaltenmutterzellen oder Spaltenmutterzellen in Teilung, Spalten in Teilung usw.) zu finden.

An den Dornen, deren Epidermiszellen außen ziemlich stark verdickt und mit einer hautartigen warzigen Kutikula versehen sind (Nachweis mit Sudan III), sind in der primären Rinde bei vorgeschrittener Entwicklung bereits die Verdickungen der Zellen deutlicher zu bemerken. Die Zellen des inneren Mesophylls der Fruchtwand, dessen Interzellularen sich vergrößern, nehmen mehr oder weniger blasigen Charakter an, was auf eine ziemlich gute Durchlüftung hinweist, sich späterhin aber allerdings noch erheblich steigert.

An größeren Früchten normaler Entwicklung mit noch weißen Samen, von etwa 2,3 cm Länge an, sind außen jüngere Entwicklungsstadien (Spaltenmutterzellen, Spalten in Teilung) nur mehr spärlich zu finden, während solche im Inneren noch einige Zeit in erheblicher Menge unter den ziemlich dichtgedrängten Spaltöffnungen, die in wellig-buchtigen Epidermiszellen liegen, vorkommen, was auch die Querschnitte bestätigen.

An letzteren zeigen die inneren Spaltöffnungen geräumige Atemhöhlen, was mit der starken Entwicklung des Schwammgewebes an der inneren Fruchtwand im Zusammenhang steht. Anscheinend um diese Zeit verholzt in der Regel auch der Gefäßbündelring der Dornen stark, in dem nun weiltumigere und stark verdickte Zellen erscheinen.

Erst in der letzten Zeit, in der die Erhöhung der äußeren Spaltöffnungen an Fruchtwand und Dornen erfolgt, deren äußere Mesophyllzellen sich nun kollenchymähnlich verdicken, verschwinden junge Entwicklungsstadien im Innern. Sehr vereinzelt sind außen, besonders zwischen den Dornen, noch bis in die letzte Zeit der Fruchtentwicklung jüngere Entwicklungsstadien von Spaltöffnungen (Spaltenmutterzellen oder Spaltenmutterzellen bzw. Spalten in Teilung) zu finden.

Nach diesen Befunden sind, ein seltenes Beispiel unter den Früchten, in der ersten Zeit der Entwicklung die inneren Spaltöffnungen den äußeren voraus und bestehen an größeren Früchten auffallende Größen- und auch Altersunterschiede besonders bei den inneren Spaltöffnungen.

### Versuche.

#### (Plasmolyse).

2—10 %ige Lösungen von Rohrzucker (bei denen leider häufig binnen 12—24 Stunden Schimmelbildung auftrat) schienen nach ca.  $\frac{1}{2}$ —2 stündiger Einwirkung an großen grünen Früchten nur in Einzelfällen Plasmolyse meist bei den inneren Spaltöffnungen hervorzurufen. Bei einem Versuch mit 15 und 20%iger frisch bereiteter Rohrzuckerlösung ließen sich die äußeren und inneren Spaltöffnungen großer grüner Früchte nach 1— $1\frac{1}{2}$  stündiger Einwirkung mit letzterer stark und deutlich, mit ersterer meist kaum merklich (oder gar nicht) bzw. nur zum Teil deutlicher plasmolysieren. Auch Resultate mit einer 16—17 %igen Lösung nach  $\frac{1}{2}$ —1 stündiger Einwirkung schienen hiermit in Einklang zu stehen.

Die osmotischen Drucke in den äußeren wie inneren Spaltöffnungen scheinen sonach keine niederen zu sein.

Mit Glycerin ließen sich beide stark plasmolysieren. Der Verschuß der inneren Spaltöffnungen (untersucht wurden daraufhin grüne Früchte von ca.  $2\frac{1}{2}$ —4 cm Länge) war ein sehr mangelhafter.

#### Spaltweiten.

Nach den anatomischen und anderen Befunden scheint ein Öffnen und Schließen mindestens bei den äußeren Spaltöffnungen des Stechapfels nicht unwahrscheinlich zu sein.

Es interessieren aus diesem Grunde auch die Spaltweiten. (Vgl. Versuch XX—XXIII.)

Nach den Untersuchungen, die lufttrocken (selten in Olivenöl) an Flächenschnitten mit starker und schwacher Vergrößerung nach der gleichen Methode wie bei Mohn und Schöllkraut ausgeführt wurden (vgl. S. 293), scheint das Maximum der Spaltweite der äußeren Spaltöffnungen bei den mittleren Früchten (von etwa 3 cm Größe) zu liegen. Das gemessene Maximum der Spaltweite beträgt etwa gleichviel wie bei Mohn und Schöllkraut ( $5\frac{1}{2} \mu$ ).

Die jüngeren und älteren Früchte zeigten demgegenüber unter gleichen Verhältnissen geringere Spaltweiten bzw. überhaupt geschlossene Spaltöffnungen. Das Verhalten der ersteren (Früchte unter 1,8 cm wurden nicht untersucht) erklärt sich wohl auf die nämliche Weise wie bei Mohn und Schöllkraut, für das Verhalten der letzteren könnte neben den anatomischen Veränderungen der Fruchtwand und besonders der Spaltöffnungen (Erhöhung) beginnende Austrocknung der Frucht durch Unbrauchbarwerden der Leitungsbahnen, vielleicht aber auch der geänderte Chemismus bzw. Stoffwechsel in Frage kommen (Aufhören der Assimilationsfähigkeit, für die die großen Spaltweiten an mittleren Früchten von Bedeutung sein dürften). Andeutungen ähnlichen Verhaltens der äußeren Spaltöffnungen an älteren Früchten finden sich auch beim Mohn und Schöllkraut, bei denen allerdings keine Erhöhung der Spaltöffnungen im Alter eintritt.

Eine Überprüfung dieser Befunde durch die Infiltrationsmethode mit Benzol wie beim Mohn gelang mir noch nicht wegen der Schwierigkeit der Unterscheidung der Infiltration.

Bei den inneren Spaltöffnungen nimmt die Spaltweite, wie die Befunde zeigen, schon von jüngeren Entwicklungsstadien an mit wachsendem Alter im allgemeinen bis zu einem gewissen Grade zu. Das Maximum beträgt etwa 42  $\mu$ , welche Spaltweite aber auch schon bei mittelgroßen, ca. 3 cm langen, anscheinend noch nicht ausgewachsenen Früchten vorkommt. Da die Spaltweiten der inneren Spaltöffnungen an ein und derselben Frucht sehr große Verschiedenheiten zeigen<sup>1)</sup>, was mit dem individuellen Entwicklungsalter der Spaltöffnungen zusammenhängen mag, dürften genaue Durchschnittswerte der Spaltweiten schwer zu ermitteln sein, welcher Umstand auch die genaue plasmolytische Untersuchung der Spaltöffnungen erschwert.

#### G a s d r u c k.

Auch hier wurde, um Einblick in den Gaswechsel und seinen Zusammenhang mit den Spaltweiten bzw. in die Durchlüftungsverhältnisse der Frucht zu gewinnen, der innere Gasdruck der Früchte unter verschiedenen äußeren Bedingungen untersucht.

Da sich gewöhnliche U-Manometer, wie sie beim Mohn und Paprika mit Erfolg verwendet wurden, durch Gewebsteile und Wasser beim Einstich, der in der gewöhnlichen Weise vollzogen wurde, regelmäßig verstopften und dann falsche Werte ergaben (auch hier traten Unterdrucke von mehreren Millimetern auf, die aber auf Einblasen bzw. Ansaugen oder Quetschung der Frucht nicht entsprechend reagierten), wurden späterhin nur mehr T-Manometer mit Drahteinführung verwendet, die auf Einblasen und Ansaugen oder Quetschung der Frucht bald in der richtigen Weise einspielten. In manchen Fällen gelang es übrigens auch, mit gewöhnlichen Manometern durch geeignete Behandlung (geringes Herausziehen, Einblasen und Ansaugen bzw. Quetschen der Frucht) richtige und mit denjenigen der anderen Manometer in Einklang stehende Werte zu erhalten.

Die Untersuchung der Innendrucke wurde in analoger Weise wie bei Mohn und Paprika durchgeführt unter Berücksichtigung des verschiedenen Entwicklungszustandes der Früchte sowie des äußeren Luftdruckes, der Temperatur und sonstigen Witterungsverhältnisse, die jeweils zu den Ablesungen der Innendrucke notiert wurden. Fruchtknospen von geringerer Größe als etwa 1,8 cm wurden in Anbetracht der wegen des geringen Volumens des Innenraumes zu gewärtigenden Fehlerquellen einstweilen nicht untersucht.

Der Aufzeichnung dieser Versuche, die sich mit Unterbrechungen auf eine ganze Anzahl auch in den Bedingungen voneinander abweichender Tage erstreckten und an einer in Vollkraft

<sup>1)</sup> W i l h e l m fiel das gleiche Verhalten bei *D. ferox* auf, ohne einen Grund hierfür finden zu können (a. a. O. S. 59).

ehenden Kultur der Pflanze in den staatlichen Arzneipflanzenanlagen in Korneuburg bei Wien am 5., 11., 14., 15., 20. und 7. September 1926 durchgeführt wurden (vgl. Versuch XXIV), ist zu entnehmen, daß der Gaswechsel und die Durchlüftung verschieden von denjenigen der Paprikafrucht sind, dieselben aber auch gegenüber dem Mohn Unterschiede aufweisen.

Auch hier ist ein Einfluß des äußeren Luftdruckes auf den Gang des inneren Gasdruckes in den Früchten nicht deutlich ersichtlich, was wieder, wie bei Mohn und Paprika, auf irgendwelche Regulierung des Luftdruckes in der Pflanze hinweist. Die beobachteten Drucke, bei denen im allgemeinen größere Fehlerquellen aller Wahrscheinlichkeit nach nicht in Betracht kommen, weisen ebenfalls eine hohe Abhängigkeit von der Temperatur und Sonnenstrahlung auf, was man besonders aus den Druckerniedrigungen beim Aussetzen der Besonnung (vgl. Versuch XXIV b), bei denen sogar vorübergehende Unterdrucke ähnlich dem oben geschilderten Typus der Mohnfrüchte in Erscheinung treten, und dem Nullstand der weitaus meisten Manometer bei Sonnenuntergang ersehen mag.

Dabei treten in den Drucken zum Teil weitgehende individuelle Unterschiede anscheinend gleicher Entwicklungsstadien der Früchte hervor (vgl. Versuch XXIVb Nr. 1. und IIIa), deren Zusammenhang mit dem jeweiligen Entwicklungszustand nicht klar ersichtlich ist, wenngleich manches darauf hindeutet, daß die Höchstwerte von größeren bzw. mittleren (oder älteren) Früchten erreicht werden, welche Unterschiede aber meines Erachtens unter anderem als Beweis für die Zuverlässigkeit der Methode der Druckermittlung aufgefaßt werden können. Hierbei ist im Gegensatz zum Mohn die sehr viel ungleichartigere Exposition der verschiedenen Früchte am Gipfel der Triebe (bzw. bei freier Sonnenlage) oder im Schatten der Blätter in Betracht zu ziehen, die besonders in den Spätnachmittagsstunden auffällige Unterschiede der Besonnung im Gefolge hat.

Man ist zunächst versucht, hierbei auch die Fächerung der Frucht in Rechnung zu setzen. Bezüglich letzterer legen die Versuche nun die Vermutung nahe, daß der Innenraum der Stechapfelfrucht in physiologischer Hinsicht als Einheit aufzufassen ist, dafür verschiedene Quetschversuche, bei denen sich beim Quetschen nicht angebohrter Fächer Ausschläge in den Manometern zeigten, und einzelne Druckwerte bei Besonnung anderer als der angebohrten Fächer zu sprechen scheinen, was bei der Beschaffenheit der Scheidewände auch anatomisch begründet erscheint. Wie bekannt, ist die Kapsel des Stechapfels tatsächlich nur zweifächerig, da die falschen Scheidewände mit den Samenträgern an der Spitze der Frucht fehlen. Licht hierauf wirft folgender Versuch: bohrt man bei einer Frucht, die mit einem Manometer versehen ist (hierzu wurden Früchte verschiedener Größe von ca. 2—2 $\frac{1}{2}$  cm Länge an verwendet), vorsichtig das gegenüberliegende Fach mit einer Glasrohrspitze unter Abdichtung mit venetianischem Terpentin an, so erfolgen auf Einblasen und Ansaugen durch diese im



Manometer überraschenderweise starke Ausschläge, wodurch der Zusammenhang der beiden getrennten Fächer physiologisch genügend erwiesen sein dürfte.

Die Frage nach der Stabilität der Drucke beim Zusammenquetschen und damit die Durchlüftungsverhältnisse der Frucht scheinen noch nicht genügend klar. Anfänglich schienen mir die Drucke ziemlich stabil zu sein. Doch habe ich in der letzten Zeit der Versuche einen Großteil instabiler Drucke festgestellt, der gesetzmäßig bezüglich des Vorkommens und der näheren Umstände nicht zu fassen war.

Tatsächlich ist beim Eintauchen abgeschnittener junger und älterer Früchte der untersuchten Entwicklungsstadien in warmes Wasser der Austritt eines feinen, kontinuierlichen Gasblasenstromes an verschiedenen Stellen des umgeschlagenen Kelchrandes zu beobachten, der sich durch Quetschen der Frucht verstärken läßt. (Nach dem Verblühen löst sich bekanntlich der obere Teil des Kelches ab, dessen Rest an der Frucht verbleibt. Wahrscheinlich sind es die Öffnungen der Gefäßbündelverzweigungen des Kelchrestes, aus denen die Luft austritt.) Im Stengel, der in jungen Entwicklungsstadien außen kollenchymatische Zellen enthält, scheint für den Luftausgleich nur die mit kleinen Interzellularen versehene primäre Rinde und das ähnlich gestaltete Mark im Innern des Gefäßbündelringes wie beim Mohn in Frage zu kommen; Luftaustritt erfolgte im obigen Versuch keiner.

Möglicherweise spielt also der Kelch hierbei eine Rolle, während die äußeren Spaltöffnungen hierfür weniger in Betracht zu kommen scheinen.

Jedenfalls beweisen die hohen Innendrucke, daß die Abdichtung zum Teil wenigstens eine ziemlich große ist.

Indem ich bezüglich der Fehlerquellen und mutmaßlichen Ursachen der Drucke auf das beim Mohn Gesagte verweise, sehe ich in Anbetracht des geringen Zeitraumes der Versuche hier einstweilen von einer weiteren Stellungnahme zu den Resultaten ab bis zur Durchführung weiterer Versuche, die insbesondere auch zu erweisen haben werden, ob das mehrfach aufgetretene Maximum des Druckes in den Vormittagsstunden bzw. zur Mittagszeit (vgl. Versuch XXIV a Nr. II, IV; Versuch XXIV b Nr. IIIa, II, IV, IIIb) auf irgendwelchen Fehlerquellen oder den besonderen Umständen der Versuche, oder aber vielleicht in der Eigenheit dieses Fruchttypus begründet ist, für dessen Beurteilung künftig auch die jüngeren Entwicklungsstadien in höherem Maße herangezogen werden müssen.

### **H a u p t e r g e b n i s s e.**

(Datura.)

Die Untersuchungen beweisen das regelmäßige Vorkommen von ziemlich normal entwickelten Spaltöffnungen an der äußeren Fruchtwand (hauptsächlich den Dornen), wie von Ringspalten im Innern der Kapsel des gemeinen Stechapfels in einer auch den

nderen Solanaceen (Tollkirsche, Paprika, Bilsenkraut) entsprechende Verteilung an Fruchtwand und Scheidewänden, wobei entwicklungsgeschichtlich das Erscheinen der Innenspalten (in der Blüte) vor den Außenspalten und die Erhöhung der letzteren über die Epidermis in der letzten Zeit der Fruchtentwicklung hervorzuheben ist. Sie zeigen auch das Auftreten von hiermit teilweise in Zusammenhang stehenden, je nach Temperatur und anderen Umständen wechselnden Innendrucken in den Früchten.

Soweit die Beobachtungen über diese und die Durchlüftungserhältnisse Aufschluß geben, scheint ein Einfluß der Spaltöffnungen, besonders der äußeren, auf die Durchlüftung nach außen nicht ausschlaggebend zu sein. Daß diese funktionsfähig sind, dürfte durch die Unterschiede der Spaltweiten genügend erwiesen sein, was auch mit den anatomischen Befunden in Einklang steht, und ist eine stärkere Funktion derselben, die hauptsächlich im Interesse der Assimilation, Transpiration und Atmung stehen mag, besonders in der mittleren Zeit der Fruchtentwicklung anzunehmen. Für die zu dieser Zeit aufscheinenden, von Temperatur und Sonnenstrahlung abhängigen Innendrucke der Frucht kommen möglicherweise ähnliche Ursachen mit in Frage wie beim Mohn, mit welchem die Fruchtwand im Bau, Chlorophyll- und Stärkegehalt ziemliche Ähnlichkeit aufweist (Stärkeveratmung der Assimilationsdruck —  $\text{CO}_2$ - bzw.  $\text{O}_2$ -Bildung —). Inwieweit die äußeren Spaltöffnungen hierbei druckregelnd eingreifen, entzieht sich noch der Beurteilung. Die eigentümliche Erhöhung der Spaltöffnungen über die übrige Epidermis gegen Ende der Fruchtentwicklung könnte eine Vergrößerung der Durchlüftung, wahrscheinlicher aber, wie die anatomischen Befunde (besonders die teilweise Verlegung der Atemhöhlen, die Kollenchymentwicklung) und auch die geringen Spaltweiten und hohen Drucke zu beweisen scheinen, eine Herabsetzung derselben bzw. Verminderung der Funktionsfähigkeit der Spaltöffnungen bezwecken, dies zu einer Zeit, wo die Frucht bereits auszutrocknen beginnt. (Letzteres dürfte an der noch grünen Pflanze dem Unbrauchbarwerden der Leitungsbahnen oder chemischen Veränderungen in den Zellen zuzuschreiben sein.) Physiologisch würde sich dies Verhalten der Spaltöffnungen demjenigen an den andern untersuchten Früchten (Mohn, Schöllkraut) anschließen.

Die inneren Spaltöffnungen scheinen, wie deren frühes Auftreten am Fruchtknoten der Blüte, und zwar bereits auch in funktionsfähigem Zustand, beweist, für die Durchlüftung des Fruchtknotens von besonderer Bedeutung zu sein. Bei dem Vergleich dem Fruchttinnern und dem Rand des Kelchrestes ersuchsmäßig nachweisbaren Zusammenhang, in welchem jener eine Art Ventil zu dienen scheint und was zu den besonderen Eigenheiten dieses Fruchttypus zu gehören scheint, sind die inneren Spaltöffnungen wie das ganze Durchlüftungssystem der Fruchtwand (die Interzellularen usw.) jedenfalls ebenfalls beteiligt.

Die zunehmende Öffnungsweite der Innenspalten mit fortschreitender Fruchtentwicklung weist auf eine Steigerung des

Gasaustausches im Innern der Frucht hin, mit der auch die anatomischen Befunde über die Entwicklung des Durchlüftungssystems der Fruchtwand in Einklang stehen; dies könnte auch für die Vorbereitung der zahlreichen Samen für das Ausstreuen von Bedeutung sein.

Ein förmliches Öffnen und Schließen der inneren Ringspalten scheint trotz der Verdickungen und Gelenke schon nach ihren Formen bei diesem Fruchttypus wenig in Betracht zu kommen; das Chlorophyll derselben mag vielleicht für die Erreichung der osmotischen Drucke, die nach den Plasmolysierungsversuchen ziemlich hohe zu sein scheinen — wofür auch die Form der Schließzellen spricht —, von Bedeutung sein.

### **Nicotiana rustica L.**

#### **Anatomische Verhältnisse und Entwicklungsgeschichtliches.**

Ein eigenartiger, Spaltöffnungen führender Fruchttypus unter den Kapsel Früchten der Solanaceen ist auch die zweifächerige und klappig aufspringende, trockenhäutige Kapsel von *Nicotiana*, die in erwachsenem Zustand, ähnlich wie diejenige des Bilsenkrautes, zum Großteil vom Kelch bedeckt wird.

Der Bauerntabak, *Nicotiana rustica* L., von dem Fruchtknoten von Blüten und Früchte von 2—13 mm Länge genauer untersucht wurden, führt an der blattartig dünnen Fruchtwand der Kapsel außen ziemlich unregelmäßig verteilt Spaltöffnungen, die, abgesehen vom Fruchtgrund, wo die Zellen mehr polygonal sind, in einer aus mehr oder weniger wellig-buchtigen Zellen gebildeten Epidermis liegen. Diese wird auch an großen Früchten nur von einer ganz dünnen, häutchenartigen Kutikula abgeschlossen (Nachweis mit Sudan III). Die Kapsel beginnt innen frühzeitig zu verholzen, wobei aber individuelle Unterschiede zwischen den Früchten zu bestehen scheinen. Die schon von jungen Entwicklungsstadien an aus stark wellig-buchtigen und im Endstadium gekröseartig verdickten Zellen bestehende Innenepidermis, die namentlich später in dieser Weise auch im Bereich der Scheidewände auftritt und deren Zellen in vorgeschrittenem Zustand sehr verworren erscheinen, führt ebenso wie der von polygonalen Zellen bekleidete, gleichfalls verholzende Samenträger keinerlei Spaltöffnungen, wovon man sich bei ersterer an Schabepreparaten in Phloroglucin-Salzsäure am besten überzeugen kann.

Unter der großzelligen, die Spaltöffnungen enthaltenden Außenepidermis der Kapsel liegt ein mit Interzellularen versehenes Parenchym, das mit Ausnahme der untersten Basis Chlorophyll führt und aus einigen der Zahl nach in den einzelnen Regionen der Frucht wechselnden Zellagen besteht. Die Zellen bzw. Zellagen unter der Innenepidermis, die eine ganz ähnliche Ausbildung wie diese zeigen, nehmen ebenfalls an der Verholzung teil, und ihre wechselnde Mächtigkeit ist wohl für das Aufspringen der Frucht von Bedeutung.

Die Spaltöffnungen, die schon an Fruchtknoten von Blüten von 2—4 mm Länge zu bemerken sind, finden sich unter Umständen an der ganzen Oberfläche der Frucht, treten aber manchmal selbst an größeren Früchten, bis auf wenige ganz zurück (besonders in der Mitte und an der Spitze). Sie sind zum größten Teil verbildet (vgl. Abb. 14, Tafel II), haben unsymmetrische oder verzerrte Schließzellen, die nicht selten mehr oder weniger polygonalen Umriß und sogar Vorsprünge und rundliche Einbuchtungen zeigen und auffallende Größen (über 60  $\mu$ ) erreichen können; zuweilen scheint auch an großen, ausgewachsenen Früchten eine Zentralspalte nicht in allen Fällen ausgebildet zu sein und machen die Spalten den Eindruck großer Spaltenmutterzellen. Auch verzerrte Spaltenmutterzellen scheinen vorzukommen. Nicht gar so selten sind Formen, bei denen die eine Schließzelle der Spaltöffnung mit einer Ausbuchtung in die konkave Zentralspalte der anderen übergreift; ferner sind mehr oder weniger verbildete Doppelspalten häufig. Besagte Spaltöffnungen führen Chlorophyll bzw. Stärke, und zwar von sehr jungen Entwicklungsstadien an.

Die Spaltöffnungen an der untersten Basis der Frucht, die stets orangerot gefärbt zu sein scheint, sind häufig etwas kleiner als die anderen, führen massenhaft Stärke bzw. seltener Chlorophyll und sind anscheinend weniger verbildet als die übrigen, scheinen aber zum Teil auch nicht völlig ausgebildet zu werden. Sie besitzen zum großen Teil geöffnete Zentralspalten und scheinen häufig in der Gegend derselben wie mit einem Verdickungsrand versehen zu sein.

Die genannten Verbildungen besonders der oberen Spaltöffnungen treten auch zum Teil schon an jüngeren Früchten und Fruchtknoten von Blüten von 3—5 mm Länge hervor. Ein Großteil der Spaltöffnungen an der Basis wie der übrigen Spaltöffnungen hat, wie ich mich auch am Standort und bei jüngeren Früchten (von 5—7 mm Länge) bzw. Fruchtknoten von Blüten von 3—4 mm Länge überzeugen konnte, mit braunen Pfropfen verstopfte Zentralspalten.

Die Pfropfe verschwanden zum Teil in 80%igem Chloralhydrat nach längerer Einwirkung fast restlos.

Die Querschnitte von Spaltöffnungen größerer Früchte von a. 8—14 mm Länge zeigten, wenn sie der Länge nach getroffen waren, eigentümlich eingedellte Schließzellen, andernfalls Ansetzungen von Gelenken (selten auch Vorhofleisten bzw. Vorsprünge beim Eingang) und mehr oder weniger entwickelte Atemhöhlen (vgl. Abb. 25—27, Tafel III). Die Schließzellen, die häufig unregelmäßige Querschnitte aufweisen, waren mitunter durch Verwachsung in deutlicher Verbindung mit den darunterliegenden Zellen, die nicht selten Fortsätze in die Atemhöhle entsendend zw. dieselbe verlegen. Auch bei völlig entwickelten Schließzellen wird die Eingangsöffnung nicht selten von der Kutikula überwölbt, in ähnlicher Weise, wie dies Porsch bei Spaltöffnungen an dauernd untergetauchten Blatteilen von Wasserpflanzen und auch anderen Fällen beschreibt und abbildet (vgl. Porsch,

a. a. O. Tafel II, Fig. 7, 13, 1, 2; Tafel III, Fig. 18), oder es kommt manchmal auch die Trennung der Schließzellen nicht vollständig zum Durchbruch.

In verschiedenen Fällen konnte ich mich von der Verstopfung der Zentralspalte durch die Pfropfe an den Querschnitten überzeugen, die oft nicht nur von der Eingangsöffnung, sondern auch von der Atemhöhle aus die Zentralspalte verstopften und zum Teil selbst die Atemhöhle erfüllten; ein Teil besagter Pfropfe erwies sich hierbei als kapillar in der Zentralspalte festgehaltene Luft, was den Verschuß der Spalten durch die Kutikula bestätigt.

### Hauptergebnisse.

(*Nicotiana*.)

Nach diesen Beobachtungen, besonders den zahlreichen Verbildungen, dem unregelmäßigen Auftreten, den Pfropfen und Querschnitten wie dem ganzen Fruchtcharakter dieses vom Kelch geschützten Fruchttypus ist es sicher, daß die Spaltöffnungen der Kapsel von *Nicotiana rustica* bereits in hohem Grade funktionsunfähig sind, was vielleicht mit der geringen Dicke der Fruchtwand und der geringen Abdichtung derselben, vielleicht auch mit der Bedeckung der Frucht durch den Kelch zusammenhängt. Es ist naheliegend, auch bezüglich dieser Spaltöffnungen an einen phylogenetischen Zusammenhang zu denken. Das auffällige Fehlen der Spalten im Innern dieses Fruchttypus im Gegensatz zu andern Hohlfrüchten der Solanaceen (Tollkirsche, Paprika, Stechapfel, Bilsenkraut) läßt sich vielleicht am besten im gleichen Sinne durch Rückbildung erklären, was im Hinblick auf die starke Verholzung der Innenteile der Fruchtwand und die geringe Dicke der Fruchtwand verständlich erscheint.

### Andere Solanaceen<sup>1)</sup>.

An reifen und halbreifen Beeren von *Solanum dulcamara* L. fanden sich keine Andeutungen von Spaltöffnungen. Ebensowenig waren Spaltöffnungen an kleineren und ausgewachsenen grünen Beeren von *S. nigrum* L. zu finden<sup>2)</sup>. Bei *Physalis Alkekengi* L.

<sup>1)</sup> Namen und Synonyme nach Index Kewensis und Suppl. I—VI, Oxford 1893—1920, sowie A. Siebert & A. Voß, Vilmorins Blumengärtnerei, III. Aufl., Bd. I, Berlin 1896, und A. Lehmann, Unsere Gartenzierpflanzen, Zwickau.

<sup>2)</sup> An Beeren der untersuchten *Solanum*-Arten (*S. tuberosum* u. a.) fanden sich verschiedentlich Zellgruppen der Epidermis von brauner Färbung mit eigentümlich verdickten Zellwänden, ähnlich den Epidermiszellen bei der Spaltöffnung der Kartoffelbeere (Abb. 5, Tafel I). Hiller (a. a. O. S. 416 ff., Abb. 5—7, Tafel XXIII) beschreibt ähnliche Fälle an Blumenblättern als „fehlgeschlagene“ Spaltöffnungen. (Vgl. auch Müller a. a. O. S. 225/6.) Ob solche in obigen Fällen vorliegen, dafür waren keine sicheren Anhaltspunkte zu finden. Eine Angabe über abortierte Fruchtspalten der Außenepidermis macht Gertz (1919, I, S. 34, Abb. 142) bezüglich *Cucurbita* sp.; vgl. ebenda S. 36, Abb. 146. *Symphoricarpos racemosus*, und Abb. 136, *Bilbergia nutans*. Vgl. auch oben *Atropa belladonna*, *Nicotiana rustica*.

kommen am Grunde seiner fleischigen Beere, die vom blasig aufgetriebenen Kelch umhüllt wird, Spaltöffnungen vor. Auch bei *Andragora officinarum* L. kommen im unteren Teil der fleischigen Beere Spaltöffnungen vor, die in mancher Hinsicht an diejenigen der Kartoffelbeere erinnern (vgl. Abb. 6, Tafel I)<sup>1)</sup>. *Scopolia carolinica* Jacq. scheint, nach der von mir untersuchten Frucht zu urteilen, kaum welche zu besitzen. *Hyoscyamus orientalis* M.B. und *H. physaloides* L. weisen nach Wilhelm (a. a. O. S. 58) äußere, zum Teil abnormale und innere Spaltöffnungen auf. *Atropa inermis* Jacq. hat an der vierklappigen Kapsel frucht außen wie innen ähnliche Spaltöffnungen und ziemlich die gleiche Verteilung derselben wie *D. stramonium*. Äußere und innere Spaltöffnungen besitzt nach Wilhelm (a. a. O. S. 59; vgl. auch Anmerkung S. 336) auch *D. ferox* L., ebenso nach Gertz (1919, S. 25, Abb. 66—73) *D. Metel* L. Bei *Nicandra physaloides* Jacq. ärtl., deren 3—5 fächerige Trockenbeere außen von einer verholzenden Epidermis aus polygonalen Zellen umgeben wird, während die wellig-buchtige Innenepidermis nicht verholzt, fanden sich an halbreifen und reifen Früchten keine Andeutungen von Spaltöffnungen, die kaum zu übersehen sind.

*Nicotiana tabacum* L.<sup>2)</sup> hat an seiner zum großen Teil im Kelch eckenden zweifächerigen Kapsel außen ähnliche Spaltöffnungen und eine ziemlich ähnliche Verteilung derselben wie *N. rustica*, der verholzenden, aus wellig-buchtigen Zellen gebildeten Innenepidermis, aber wie diese, keine Spaltöffnungen. Dasselbe scheint auch Wilhelm (a. a. O. S. 59) auch bei *N. californica* Fisch. im Fall zu sein, bezüglich welcher Wilhelm das Vorkommen von Unregelmäßigkeiten der Spaltöffnungen ebenfalls direkt hervorhebt. Nach Angaben Sellners scheint die gleiche Spaltenverteilung bei anderen *Nicotiana*-Arten, *N. grandiflora* Mart. (= f. *purpurea*, *N. latissima* Mill.?), × *N. Sanderæ* Sander & V. *affinis* Moore × *N. Forgetiana* Sander), *N. silvestris* Speng. Betracht zu kommen.

### Stammesgeschichtliche Bemerkungen.

Vergleicht man die Spaltenverteilung der verschiedenen untersuchten Solanaceenfrüchte, für die ein Auftreten der inneren Spaltöffnungen auch an den Scheidewänden charakteristisch ist, so ergibt sich, daß dieselbe entsprechend den oben aufgeführten

<sup>1)</sup> Gertz (1919, I, S. 34—36) bezeichnet die Früchte von *Solanum tuberosum* L., *S. lycopersicum* L., *S. capsicastrum* Link, *Physalis Alkekengi* L., *Manandragora officinarum* L. u. a. als spaltöffnungsfrei. Ebenso spricht Lampe (a. a. O. S. 6) den Beeren der Solaneen den Besitz von Spaltöffnungen nicht zu, er denn auch von ihm bei den Beeren von *Lycium barbarum* L. (= *L. vulgare* Dun.), *Lanatum dulcamare* L., *S. nigrum* L., *Atropa belladonna* L. und *Physalis Alkekengi* L. (a. a. O. S. 20/21) keinerlei Spaltöffnungen erwähnt werden.

<sup>2)</sup> Siehe auch Wilhelm, *N. angustifolia* Mill. (a. a. O. S. 60, Abb. 19 und 20, Tafel VI), sowie *N. latissima* Mill. (ebenda S. 59) [beide synonym. *N. tabacum* L.]; desgleichen Gertz, *N. macrophylla* (Spr.) (1919, I, S. 24—26, Abb. 74—79; 1919, II, S. 333, Abb. 14—16) [= synonym. *N. tabacum* L. f. *latissima* Mill.].

Fruchttypen eine sehr mannigfaltige ist. Die Solanaceen gehören zu jenen Pflanzenfamilien, innerhalb deren nicht nur alle drei eingangs erwähnten Haupttypen der Spaltenverteilung (außen, innen, beiderseits) auftreten, sondern auch noch gegenseitige Beziehungen dieser Typen zu verfolgen sind. Dies legt entgegen den Schlußfolgerungen von W a s s e r m a n n (a. a. O. S. 68), daß die Spaltenapparate in Anbetracht ihrer weitgehenden experimentellen Beeinflußbarkeit in morphologischer Hinsicht für phylogenetische Schlüsse nur in untergeordnetem Maß verwertbar seien, den Gedanken nahe, deren verwandtschaftlichen Zusammenhang im gegebenen Falle zu untersuchen. (Vgl. dazu auch die Untersuchungen von K u h l b r o d t bei Moosen.)

Hierzu scheinen die vorliegenden Untersuchungen auch insofern zu berechtigen, als ein Funktionieren dieser Organe am Fruchtknoten bzw. an der Frucht oben bei den Papaveraceen direkt gezeigt und auch bei den Solanaceen zum Teil noch sehr wahrscheinlich gemacht werden konnte (Stechapfel), was offensichtlich für die eingangs hervorgehobene, durch Chlorophyllgehalt, Assimilationstätigkeit usw. bedingte besondere Stellung des Fruchtknotens bzw. der Frucht unter den Organen des Blüten sprosses in bezug auf die E r h a l t u n g der Spaltöffnungen im Verlauf der Stammesgeschichte spricht und was auch eine teilweise Stütze in dem vielfach vorkommenden Auftreten der Spaltöffnungen am Fruchtknoten bei spaltöffnungsarmen Schmarotzerpflanzen bzw. Saprophyten wie *Orobanche sp.*, *Lathraea squamaria* L., *Neottia nidus avis* Rich., *Leiphaimos aphylla* Gilg. findet (P o r s c h a. a. O. S. 62/63, 66/67/68, XVI, 75, 83).

Der diesbezüglich von P o r s c h (a. a. O. S. 68) gegebenen phylogenetischen Erklärung, daß die Spaltöffnungen am Fruchtknoten solcher Pflanzen beim Übergang zur parasitischen bzw. saprophytischen Lebensweise zur Sicherung der Samenernährung besonders lange notwendig waren, wird man nicht ohne weiteres zustimmen können, da es sich hier sehr wohl auch um ein Organisationsmerkmal handeln könnte, das den autotrophen Verwandten oder Vorfahren dieser Pflanzen gleicherweise zukommt, worüber uns mangels hinreichender Untersuchung noch kein abschließendes Urteil zusteht.

Bezüglich einiger dieser Pflanzen (*Lathraea*, *Orobanche*, *Neottia*) erweisen übrigens schon die bisherigen Untersuchungen (W i l h e l m, H o f m a n n, G e r t z [1919, I]) zum Teil die Berechtigung dieser Auffassung entgegen derjenigen von P o r s c h, indem sowohl bei den *Scrophulariaceae* (besonders der Unterfamilie der autotrophen *Antirrhinoideae*) — zu welcher Familie nach W e t t s t e i n (1924 S. 794) auch die *Orobanchaceae* in Beziehung zu setzen sind —, als auch bei den *Orchidaceae* (Abteilung *Monandreae*) in verschiedenen Fällen bereits Spaltöffnungen am Fruchtknoten nachgewiesen wurden. (Bezüglich der morphologischen Wertung der äußeren Fruchtspalten der *Orchidaceae*, welche einen unterständigen Fruchtknoten besitzen, welche Spalten demgemäß den Außenspalten der Fruchtblätter der beiden anderen

Fruchttypen eine sehr mannigfaltige ist. Die Solanaceen gehören zu jenen Pflanzenfamilien, innerhalb deren nicht nur alle drei eingangs erwähnten Haupttypen der Spaltenverteilung (außen, innen, beiderseits) auftreten, sondern auch noch gegenseitige Beziehungen dieser Typen zu verfolgen sind. Dies legt entgegen den Schlußfolgerungen von W a s s e r m a n n (a. a. O. S. 68), daß die Spaltenapparate in Anbetracht ihrer weitgehenden experimentellen Beeinflußbarkeit in morphologischer Hinsicht für phylogenetische Schlüsse nur in untergeordnetem Maß verwertbar seien, den Gedanken nahe, deren verwandtschaftlichen Zusammenhang im gegebenen Falle zu untersuchen. (Vgl. dazu auch die Untersuchungen von K u h l b r o d t bei Moosen.)

Hierzu scheinen die vorliegenden Untersuchungen auch insofern zu berechtigen, als ein Funktionieren dieser Organe am Fruchtknoten bzw. an der Frucht oben bei den Papaveraceen direkt gezeigt und auch bei den Solanaceen zum Teil noch sehr wahrscheinlich gemacht werden konnte (Stechapfel), was offensichtlich für die eingangs hervorgehobene, durch Chlorophyllgehalt, Assimilationstätigkeit usw. bedingte besondere Stellung des Fruchtknotens bzw. der Frucht unter den Organen des Blüten sprosses in bezug auf die E r h a l t u n g der Spaltöffnungen im Verlauf der Stammesgeschichte spricht und was auch eine teilweise Stütze in dem vielfach vorkommenden Auftreten der Spaltöffnungen am Fruchtknoten bei spaltöffnungsarmen Schmarotzerpflanzen bzw. Saprophyten wie *Orobanche sp.*, *Lathraea squamaria* L., *Neottia nidus avis* Rich., *Leiphaimos aphylla* Gilg. findet (P o r s c h a. a. O. S. 62/63, 66/67/68, XVI, 75, 83).

Der diesbezüglich von P o r s c h (a. a. O. S. 68) gegebenen phylogenetischen Erklärung, daß die Spaltöffnungen am Fruchtknoten solcher Pflanzen beim Übergang zur parasitischen bzw. saprophytischen Lebensweise zur Sicherung der Samenernährung besonders lange notwendig waren, wird man nicht ohne weiteres zustimmen können, da es sich hier sehr wohl auch um ein Organisationsmerkmal handeln könnte, das den autotrophen Verwandten oder Vorfahren dieser Pflanzen gleicherweise zukommt, worüber uns mangels hinreichender Untersuchung noch kein abschließendes Urteil zusteht.

Bezüglich einiger dieser Pflanzen (*Lathraea*, *Orobanche*, *Neottia*) erweisen übrigens schon die bisherigen Untersuchungen (W i l h e l m, H o f m a n n, G e r t z [1919, I]) zum Teil die Berechtigung dieser Auffassung entgegen derjenigen von P o r s c h, indem sowohl bei den *Scrophulariaceae* (besonders der Unterfamilie der autotrophen *Antirrhinoideae*) — zu welcher Familie nach W e t t s t e i n (1924 S. 794) auch die *Orobanchaceae* in Beziehung zu setzen sind —, als auch bei den *Orchidaceae* (Abteilung *Monandreae*) in verschiedenen Fällen bereits Spaltöffnungen am Fruchtknoten nachgewiesen wurden. (Bezüglich der morphologischen Wertung der äußeren Fruchtspalten der *Orchidaceae*, welche einen unterständigen Fruchtknoten besitzen, welche Spalten demgemäß den Außenspalten der Fruchtblätter der beiden anderen



Familien nicht als homolog zu betrachten sind, sei auf Anmerkung I S. 279 verwiesen.)

Das Überwiegen (zum Teil wohl noch funktionierender) Spaltenapparate an den Kapsel Früchten und auch spärlich fleischigen Beerenfrüchten der Solanaceen gegenüber den fleischigen Beeren und der Trockenbeere (*Nicandra*) ist jedenfalls aber nicht nur durch ökologische Ursachen, sondern auch phylogenetisch begründet. Die Zähigkeit des Festhaltens der Fruchtspalten auch an Früchten, wo ihr Vorkommen nicht im Fruchtbau begründet erscheint, wie bei den Beerenfrüchten von *Solanum*, *Lycium*, *Physalis* usw., desgl. ihre weite Verbreitung im Formenkreis der Solanaceen und andere Umstände, wie die Verteilung an den Fruchtblättern, der Querschnittstypus usw. legen ihnen offenbar eine besondere Bedeutung für die Beurteilung phylogenetischer Fragen zu und es scheint sich in der Beschaffenheit, Funktionsfähigkeit und Verteilung dieser Spaltöffnungen das relative phylogenetische Alter der einzelnen Fruchttypen der Solanaceen ziemlich deutlich auszusprechen.

Im einzelnen:

Die äußeren Spaltöffnungen der Beerenfrüchte derselben (*Lycium*, *Solanum*, *Atropa* usw.) und auch diejenigen von *Nicotiana* und *Hyoscyamus*, die sämtlich mehr oder weniger als funktionslos erscheinen, sind zweifellos nicht als die ersten Anfänge, sondern als das letzte Ende des Spaltenapparates der Solanaceenfrüchte zu betrachten, dessen Grundtypus man dementsprechend, da auch die Innenspalten der Paprikafrucht nicht als die einfachsten Formen derselben erscheinen (Gruppenauftreten, Verteilung!), in den doppelseitigen Spaltenapparaten (außen und innen, wobei wenigstens ein Teil derselben auch bei den äußeren noch funktioniert), zu suchen haben dürfte.

Ein derartiger Fruchttypus, der auch sonst noch primitive Züge an sich trägt (Kapselform, Öffnungsart), ist zweifellos der Stechapfel, der nicht nur sehr einfache, einzeln auftretende innere Ringspalten, sondern auch noch funktionierende äußere Spaltöffnungen, beide in fast gleichmäßiger Verteilung, innen auch an den Scheidewänden, trägt. Auch in bezug auf die Kapsel Frucht erscheint derselbe ob ihres primitiven Baues, z. B. gegenüber der Deckelkapsel von *Hyoscyamus*, jedenfalls als ein Typus von ursprünglichem Charakter. Daß diese Kapsel, die, wie oben hervorgehoben wurde, unvollständig und unecht vierfächerig ist, somit der Zweifächerigkeit, welche die Solanaceenfrüchte zum Großteil zeigen, entspricht, steht dieser Auffassung nicht entgegen, indem hier ein Fall unechter Fächerung bzw. von Fächervermehrung vorliegt, was anscheinend auch sonst bei den Solanaceen auftritt, (*Capsicum*: [2-] 3 fächerig mit Andeutungen von „falschen“ Scheidewänden; *Nicandra*: 3—5 fächerig, desgl.; vgl. auch unten), so daß *Datura*, besonders vielleicht die unbewehrte *D. inermis*, eine zwar abgeleitete, der Grundform in bezug auf den Fruchtcharakter (Kapsel) aber nahestehende altertümliche Form wäre,

wofür z. B. auch die primitive Art der Stammverzweigung dieser Formen sprechen würde.

Von einem derartigen Grundtypus von ähnlicher Spaltenverteilung und Kapselform würden sich einerseits die Kapsel Früchte der Gattungen *Nicotiana* und *Hyoscyamus*, besonders aber die Beerenfrüchte der Gattungen *Atropa*, *Capsicum* und weiterhin von *Lycium*, *Solanum*, *Physalis*, *Mandragora* ableiten lassen, wobei anscheinend auch dem Kelch, der bei allen einheimischen und den untersuchten fremdländischen Solanaceen in engen Beziehungen zur Frucht steht, eine gewisse Bedeutung zukommt.

Am nächsten mit diesem Grundtypus verwandt erscheint nach ihrem Spaltenapparat die spärlich-fleischige, zweifächerige Beere der Tollkirsche, die außen an Spitze und Grund stark rückgebildete Spaltöffnungen zeigt, im Innern, besonders an Spitze, Scheidewänden und Basis, mitunter aber noch an der ganzen Fruchtwand — wiewohl häufiger Stellen der Mitte der Fruchtwand frei davon sind — Ringspalten von ganz ähnlichem Flächentypus und Querschnitttypus wie *Datura* aufweist.

Durch die Armut an Chlorophyll scheinen sie aber wie durch ihr gruppenweises Auftreten und den Querschnitt jedenfalls abgeleitet bzw. spezialisiert.

Auch der Querschnitt der Fruchtwand zeigt durch die äußeren Kollenchymschichten und die innere Kutikula Ähnlichkeit mit *Datura*, wogegen das innere Schwammparenchym derselben durch ein mehr gewöhnliches, zur Reifezeit hinfalliges Parenchym ersetzt ist. Der Kelch, der die Frucht in charakteristischer Weise umgibt, hat im Vergleich zu *Datura*, das einen langen, nach der Blüte abbrechenden Kelch besitzt (der allerdings ziemlich spezialisiert zu sein scheint), noch eine ziemliche Länge, während die fleischigen Beerenfrüchte der anderen Formen (mit Ausnahme von *Physalis*, auf das ich noch zurückkomme), einen unbedeutenderen Kelch aufweisen.

Dem Fruchttypus von *Atropa* scheint die spärlich fleischige, unvollständig (2-) 3 fächerige Beere von *Capsicum* sehr nahe zu stehen, bei welchem Fruchttypus an Fruchtbasis, seltener Scheidewänden und Fruchtwand und oft auch an der Spitze der Frucht innere Spaltöffnungen vorkommen, die eine ziemlich ähnliche Form der Schließzellen und ein gruppen-, seltener reihenweises Auftreten bei ähnlichem Querschnitt zeigen, wogegen die äußeren Spaltöffnungen überhaupt fehlen.

Auch im Bau der Fruchtwand ist viel Ähnlichkeit vorhanden, nur ist das äußere Kollenchym und die Epidermis verkorkt und die inneren Teile der Fruchtwand sind mehr spezialisiert, besonders durch Ausbildung der Riesenzellen und der verholzenden Nesterinseln der Innenepidermis, was auch für den Querschnitt des Fruchtstieles u. a. gilt.

Es kann auch keinem Zweifel unterliegen, daß der Stoffwechsel der Frucht, die zuzeiten, wie *Atropa belladonna*, große Stärkemengen führt, ein ähnlicher ist, indem diese anscheinend am Ende

der Fruchtentwicklung in Fett übergehen. (Vgl. hierzu auch Ulbrich a. a. O. S. 8.)

In bezug auf den Chlorophyllgehalt der Spaltöffnungen (die Innenepidermis weist wellig-buchtige Zellen auf und besitzt eine schwache Kutikula) scheint sich *Capsicum* primitiver zu verhalten als *Atropa belladonna* (mit starker innerer Kutikula), so daß wohl Spezialisationskreuzungen vorliegen und eine direkte Abstammung kaum in Frage kommt.

Mit dem Fruchttypus von *Atropa*, der zusammen mit demjenigen von *Capsicum* nach dieser Auffassung eine niedere Anpassungsstufe der Solanaceenkapsel an die fleischige Beere darstellt, scheinen die Gattungen *Lycium* und *Solanum* mit echten fleischigen Beerenfrüchten und kurzen Kelchen, wie *Capsicum*, verwandt zu sein, und es scheint sich das Vorkommen der äußeren Spaltöffnungen an Grund und Spitze nach zwei Richtungen getrennt zu haben. Die Beere von *Lycium*, bei der die Zweifächerigkeit noch am Fruchtquerschnitt deutlich hervortritt, besitzt nur am Grund verkümmerte Spaltöffnungen. Von der Gattung *Solanum* hat jedenfalls die Kartoffelbeere selten vorkommende Spaltöffnungen, die meist in der Nähe der Spitze auftreten und stark rückgebildet sind.

*Physalis*, das am Grunde der Beere Spaltöffnungen aufweist, ist in diesem Zusammenhang vielleicht als ein engerer Verwandter von *Atropa*, sein gut entwickelter, verwachsener Kelch wohl als eine Neuanpassung, aufzufassen.

In dieser Gegend findet wohl auch *Mandragora*, ebenfalls mit Spaltöffnungen im unteren Teil ihrer fleischigen Beere, aber kürzerem Kelch, ihren Platz. Mit Abkömmlingen des *Tropans* und mit *Solanin* ausgestattet, scheint sie als Zwischenform mit den Merkmalen verschiedener Formenkreise auch in chemischer Beziehung noch besonders interessant zu sein. (Über das Vorkommen von Tropa-Alkaloiden daselbst sowie über die Beziehungen der verschiedenen Tropa-Basen [Atropin, Hyoscyamin, Skopolamin] zueinander vgl. Klein und Sonnleitner a. a. O.; die Frucht entwickelt typischen Solaningeruch.)

Recht wenig klar erscheinen die verwandtschaftlichen Zusammenhänge anderer Gattungen mit Kapsel Früchten bzw. Trockenbeere (*Hyoscyamus*, *Nicotiana*, *Nicandra*) mit den übrigen Solanaceen.

Verhältnismäßig am primitivsten erscheint in bezug auf den Spaltenapparat der Frucht *Hyoscyamus*, das, soweit wenigstens *H. niger* in Betracht kommt (nach Wilhelm scheinen übrigens andere Arten außen spaltenreicher zu sein), gut entwickelte, einzeln auftretende innere Spaltöffnungen und sehr rückgebildete, fast nur an Grund und Spitze auftretende äußere Spaltöffnungen zeigt, in seiner Kapsel aber hoch spezialisiert ist. Die inneren Spaltöffnungen desselben scheinen übrigens zu den Ringspalten der *Datura*- und besonders der *Atropa-Capsicum*-Reihe wenig Beziehungen zu haben, weder nach der Form, noch nach dem

Querschnitt und der Funktion, so daß vielleicht eine andere Entwicklungsreihe vorliegt.

In bezug auf den Kelch, der hier eine eigenartige Funktion des Schutzes der Frucht übernimmt, die keine sonstigen Schutzeinrichtungen der Fruchtwand besitzt und auf den wohl auch das Zurücktreten der äußeren Spaltöffnungen zurückgeht, scheint *Hyoscyamus* gleichwohl etwas anders spezialisiert als die Reihe der Beerenfrüchte, von denen es diesbezüglich nur mit *Atropa* und *Physalis* einige Ähnlichkeit zeigt.

Dagegen besteht eine entfernte Ähnlichkeit im Fruchtwandquerschnitt, in der Funktion des Kelches wie in der wellig-buchtigen äußeren und inneren Epidermis und der Verholzung der letzteren mit *Nicotiana*, die aber nur rückgebildete äußere Spaltöffnungen besitzt.

Letztere ist in bezug auf die Kapsel in mancher Hinsicht (Aufspringen, Außenspalten) primitiver, dagegen durch das Fehlen der inneren Spaltöffnungen, möglicherweise auch die Kelchform abgeleiteter als *Hyoscyamus*. Es ist allenfalls ein Verwandter der *Hyoscyamus*-Reihe, der die inneren Spaltöffnungen vielleicht durch die Verholzung des inneren Teiles der Fruchtwand, die den Springapparat dieser Frucht bildet, verloren hat, oder gehört überhaupt, wie auch Wettstein anzunehmen geneigt ist, einer anderen Entwicklungsreihe der Solanaceen an. (Vgl. Wettstein, Solanaceen in Engler-Prantl, IV. Teil, Abt. 3 b, S. 4 ff.)

Ziemlich unsicher ist einstweilen auch die Stellung von *Nicandra*, die anscheinend weder außen noch innen an ihrer Trockenbeere, die vom gefalteten, tief gespaltenen Kelch behüllt wird, Spaltöffnungen besitzt.

In bezug auf die wellig-buchtige Innenepidermis, die aber nicht verholzt ist, scheint einige Ähnlichkeit mit *Nicotiana* zu bestehen, während die primitiv aussehende, wie der Kelch, an *Physalis* oder *Atropa* erinnernde äußere Epidermis verholzt.

Unklar bleibt bei Annahme einer Ableitung von den beiden ersteren (*Nicotiana*, *Physalis*) die eigentliche ätiologische Bedeutung dieses Fruchttypus, bei dem vor allem die Frage zu klären ist, über welche spezielle Anpassungsstufen (fleischige Beere, Beere mit spärlichem Fruchtfleisch, Kapsel) derselbe erreicht wurde und welche Umstände für seine Herausbildung maßgebend gewesen sein konnten, oder ob hier ein ursprünglicher Typus vorliegt.

Für letzteres scheint zunächst die Fünzfahl der Fächer herangezogen werden zu können, der aber nach der Angabe von Wettstein über die Unechtheit derselben (Engler-Prantl, a. a. O., S. 10) viel an Beweiskraft entzogen wird.

Ungeachtet der Kugelform der Frucht, die man vielleicht sogar in Beziehungen zu *Datura* (z. B. *D. inermis*?) bringen könnte, sprechen aber auch gewichtige Gründe, vor allem das Zurücktreten oder der gänzliche Mangel der Spaltöffnungen, die Kelchform, die Verwachsung der geschlossen bleibenden Fruchtblätter gegen eine solche Auffassung, hinsichtlich welcher Merkmale die Frucht, zum Teil sicher, sehr abgeleitet erscheint.

Die Spaltenlosigkeit scheint der Ableitung von einer Beere nicht zuwiderzulaufen, in welchem Fall die Innenepidermis vielleicht als eine Neuerwerbung aufzufassen wäre, womit die Spaltenlosigkeit derselben und der Mangel eines Springapparates wie auch die Fächerung der Frucht erklärlich wäre. Die Verholzung der Außenepidermis könnte durch die Trockenheit der Frucht bedingt sein. In diesem Fall wäre *Nicandra* vielleicht eine mit *Physalis* verwandte Form, wofür aber sonst nicht viel anzuführen wäre.

Viel Bestrickendes scheint mir die spärlich-fleischige Beere (*Atropa*, *Capsicum*) als Ausgangsform dieses Fruchttypus zu besitzen.

Tatsächlich hat die Tollkirsche eine sehr einfache Außenepidermis und einen ziemlich tief gespaltenen Kelch, der die Frucht radartig umgibt. Die Rückbildung des Spaltenapparates ist sowohl außen wie innen bei der Tollkirsche, besonders aber beim Paprika, dessen Trockenfrüchte hier jedenfalls sehr in Betracht kommen, weitgehend, an diesen vielfach bis zum Schwund vorgeschritten. Zudem kommen kugelförmige Früchte auch im Formenkreis von *Capsicum* vor und selbst die von den anderen Solanaceen abweichende Fächerung (*Capsicum* unvollständig [2-], 3-, *Nicandra* 3- bis 5 fächerig) scheint in bejahendem Sinn herangezogen werden zu können.

Ökologisch und ätiologisch besitzt gerade dieser Gedanke viel für sich, indem der *Nicandra*-Typus als letzte Anpassungsstufe des Typus der spärlich fleischigen Beere an die Trockenfrucht erscheint, wobei aber das kultivierte *Capsicum* selbst kaum direkt (in Anbetracht der Kelch- und Blätterbildung) in Betracht gezogen werden dürfte, sondern vielleicht mit *Atropa* näher verwandte Formen.

Eine Ableitung des *Nicandra*-Typus von den Kapsel Früchten von *Datura*, *Hyoscyamus* und *Nicotiana* scheint mir, trotz gewisser, aber wohl nur äußerer Ähnlichkeiten in Anbetracht des Fehlens des Springapparates, der Kelchform, besonders aber aus ätiologisch-ökologischen Gründen, aus welchen die Entwicklung einer derartigen Fruchtform aus einer Kapsel ziemlich unverständlich wäre, sehr unwahrscheinlich. (Die Annahme, daß die geschlossene Trockenbeere die Zwischenform zwischen der klappig aufspringenden Kapsel und der Kapsel mit Deckel wäre, scheint mir bei *Nicandra* schon an der Nichtverholzung der Innenepidermis zu scheitern.)

Zu einer ähnlichen Gruppierung der Formenkreise scheint auch das chemische Verhalten der Solanaceen in bezug auf den Alkaloidgehalt zu führen, der gerade bei dieser Familie gut durchgearbeitet ist. (Über den mikrochemischen Nachweis der einzelnen Tropa-Basen [„Solanaceen“-Alkaloide] in der Pflanze vgl. besonders Klein und Sonnleitner a. a. O.)

*Datura*, *Atropa*, *Hyoscyamus*, die in bezug auf den Spaltenapparat das primitivste Verhalten aufweisen, enthalten Atropin,

Hyoscyamin, Skopolamin, bekanntlich Abkömmlinge des Tropans Ihnen dürfte sich, abgesehen von *Mandragora*, auf welche schon oben hingewiesen wurde, jedenfalls auch irgendwie die in diesem Belangen gleichartige *Scopolia* angliedern lassen, bezüglich derer systematischer Stellung nach den vorliegenden Untersuchungen wenig sichere Anhaltspunkte vorliegen. Weder *Nicotiana*, noch eine der anderen Solanaceen der Solaneengruppe zeigt durch ihre Alkaloide (Nikotin, Solanin usw.) chemische Beziehungen mit der vorigen Gruppe, so daß die Annahme eines Verlustes oder Wandels dieser Stoffe im Verlauf der Stammesgeschichte bei ihnen sehr nahezuliegen scheint. Eine genaue biochemische Untersuchung der Solanaceen in bezug auf diesen Gedankengang scheint mir wünschenswert zu sein.

Kann auch die Beweisführung über die verwandtschaftlicher Beziehungen der Solanaceen namentlich in Anbetracht der geringen Zahl der genauer untersuchten Arten und Gattungen noch keineswegs als bindend angesehen werden, so daß sich bei weiterer Einbeziehung solcher vielleicht Änderungen und Ergänzungen notwendig erweisen, so scheinen doch die bisherigen Ergebnisse der Fruchtforschung in weitgehendem Einklang mit dem auch aus den systematisch-floristischen Untersuchungen sich ergebenden Stammbaum der Solanaceen zu stehen.

Sie entsprechen in der Hauptsache der Gruppierung der Tribus der Nicandreae, Solaneae, Datureae und Cestreae der Solanaceen und der Gruppierung der Gattungen innerhalb derselben (Solaneae: *Lycium*, *Atropa*; *Solanum*, *Capsicum*, *Physalis*, *Scopolia*, *Hyoscyamus*; *Mandragora*. Datureae: *Datura* (*Solandra*). Nicandreae: *Nicandra*; Cestreae: *Nicotiana* (*Petunia*).

Eine bemerkenswerte Abweichung scheint sich nur bei *Hyoscyamus* zu ergeben, die aber durch die besonderen Verhältnisse seiner Spaltenapparate wohl gerechtfertigt zu sein scheint, welche Gattung übrigens auch sonst schon im Habitus (Blätter!) von der anderen Gattungen des Tribus der Solaneae abweicht. (Über die Formenmannigfaltigkeit der Blätter und Früchte im Bastardierungsversuch vgl. Goddijn a. a. O.)

Die beiden Tribus der Solaneae und Datureae, deren Embryo stark gekrümmt ist (und denen sich diesbezüglich die Nicandreae anschließen), erscheinen dabei auch nach den äußeren und inneren Spaltenapparaten der Früchte (Ringspalten) in engerer Beziehung wobei die Möglichkeit einer Angliederung der Nicandreae vielleicht gegeben erscheint, während anscheinend auch in den Spaltenapparaten zwischen den beiden ersteren und den Cestreae mit *Nicotiana* — unbeschadet der systematischen Stellung von *Hyoscyamus* — weniger klare Beziehungen herrschen; hierbei sind nach der Beschaffenheit der Spaltenapparate die Ausgangsformen der übrigen Gruppen der Solanaceen anscheinend in der Nähe der oben näher bezeichneten Formenkreise der Datureae bzw. Solaneae zu suchen, worauf die Funktionsfähigkeit der Spaltenapparate und andere Umstände hindeuten.

## Zusammenfassung.

Im vorhergehenden wurden eine Reihe von Fruchtspalten bzw. Fruchttypen der *Papaveraceen* (*Papaver*, *Chelidonium*) und *Solanaceen* (besonders *Lycium*, *Solanum*, *Atropa*, *Capsicum*, *Hyoscyamus*, *Datura*, *Nicotiana*) nach anatomischen, entwicklungsgeschichtlichen, physiologisch-ökologischen und stammesgeschichtlichen Gesichtspunkten mittels verschiedener Methoden eingehender untersucht. Zu den Hauptergebnissen dieser Untersuchungen, die bei den einzelnen Pflanzen aufgeführt wurden, erübrigt an dieser Stelle nur mehr eine vergleichende Zusammenfassung der wichtigsten allgemeinen Ergebnisse.

Die Untersuchungen zeigen bei zwei nicht näher verwandten Familien das gesetzmäßige Vorkommen von Spaltöffnungen an der Außen-, Außen- und Innenseite, oder Innenseite der Fruchtblätter, wovon ersteres bei Beerenfrüchten (*Lycium*, *Solanum*) und bei Kapsel Früchten (*Nicotiana*), der zweite Fall bei Kapsel Früchten (*Papaver*, *Datura*, *Hyoscyamus*), unechter Schote (*Chelidonium*) und Beere mit spärlichem Fruchtfleisch (*Atropa*), der letzte Fall aber nur bei der spärlich-fleischigen Beere von *Capsicum*, nachzuweisen war.

Die Beschaffenheit und Verteilung dieser Spaltenapparate, die bei den einzelnen Fruchttypen sehr charakteristisch ist, ist dabei jedenfalls von systematischer und vielfach auch von ökologischer Bedeutung, wobei sich aber einfache Regeln dieses Vorkommens bei den einzelnen Fruchttypen (wie Bedingtheit durch Saftgehalt, Ausbildung von Fruchtfleisch, Trockenheit, Verholzung der Innenepidermis usw.) nicht aufstellen lassen, da dies auch mit den anderen Durchlüftungseinrichtungen und dem ganzen ökologischen Charakter der Früchte wie offenbar auch mit deren Umprägung im Verlauf der Stammesgeschichte zusammenhängt.

Immerhin scheint die Ausbildung des Beerentypus, besonders bei starker Abdichtung nach außen, mit dem Zurücktreten der Spaltöffnungen, wenigstens der äußeren, verbunden zu sein. Soweit meine Erfahrungen reichen und ich die Literatur überblicke, scheint auch eine starke Verholzung der Innenepidermis, wie sie gewisse Springapparate darstellen, mit dem Fehlen der inneren Spaltöffnungen bei den Früchten nicht selten Hand in Hand zu gehen (*Nicotiana*, Kapseldeckel von *Hyoscyamus*, verschiedene Cruciferen usw.).

Wie die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über die Herausbildung der Spaltenapparate in einzelnen Fällen zeigen, verläuft diese vollkommen gesetzmäßig und im Einklang mit der sonstigen Fruchtentwicklung, und zwar lassen sich hier ganz allgemein einzelne Typen dieses Ablaufs unterscheiden (vgl. auch Kraus a. a. O. S. 98, L o n a y a. a. O.<sup>1)</sup>):

<sup>1)</sup> Die Arbeit von F u c s k ó (siehe das Schriftverzeichnis) ist mir aus sprachlichen Gründen leider nicht zugänglich.

Die Spaltenentwicklung setzt häufig außen wie innen bereits in der K n o s p e ein: *Papaver*, *Chelidonium*, bei denen die inneren Spaltöffnungen den äußeren in der Entwicklung mehr oder weniger nachhinken, wahrscheinlich auch noch in ähnlicher Weise bei *Atropa*, *Hyoscyamus* (das wenig äußere Spaltöffnungen enthält) und *Nicotiana* (wo die inneren Spaltöffnungen fehlen), bei welchen Früchten schon kleine bzw. junge Fruchtknoten von 2—3 mm Länge Spaltöffnungen führen.

Bei *Datura* erscheinen umgekehrt die äußeren Spaltöffnungen an den Dornen erst n a c h dem Erblühen und an der Fruchtwand zwischen den Dornen noch später, während die inneren Spaltöffnungen schon am Fruchtknoten der Blüte ziemlich weit entwickelt sind.

Einen eigenartigen Verlauf zeigt auch die Spaltenentwicklung bei *Capsicum*, dessen innere Spaltöffnungen an der schon mehr oder weniger entwickelten F r u c h t erscheinen.

Besonders eigentümlich erscheint das Verhalten der äußeren Spaltöffnungen bei *Datura*, die zu Ende der Fruchtentwicklung über die übrige Epidermis emporgehoben werden, wobei ihre Funktionsfähigkeit jedenfalls eine Änderung erleidet. Ähnliches kann bei *Solanum* eintreten.

Die Innenspalten der Papaveraceen sind gegen Ende der Fruchtentwicklung in ein verholzendes Gewebe eingesenkt, wofür ein ökologischer Grund nicht recht ersichtlich ist. (Schutz gegen übermäßige Transpiration bei Verletzung der Frucht?)

Die Innenspalten von *Datura* und *Atropa*, deren Innenepidermis nicht verholzt, sind hingegen zum Teil erhöht, was im Interesse des Gaswechsels nach innen leichter verständlich erscheint, möglicherweise aber vielleicht in den eigenartigen Entwicklungsbedingungen im Fruchttinnern seine Erklärung findet (vgl. weiter unten). Eine mit fortschreitender Entwicklung stark verholzende Innenwand ohne Anzeichen von Spaltöffnungen zeigen die Kapsel Früchte von *Nicotiana*.

Manche der untersuchten Fruchtspalten der Papaveraceen wie z. B. diejenigen des Mohns u. a. (siehe diesen) weisen in ihrer Anlage eine bestimmte Orientierung der Schließzellen entsprechend der Längsachse des Fruchtknotens auf.

Die Spaltöffnungen eines Teiles der untersuchten Früchte erreichen im Lauf der Entwicklung teils auffallende Größen (vgl. S. 366/7), so die Außenspalten von *Solanum*, *Nicotiana*, *Mandragora* und die Innenspalten von *Datura*, *Hyoscyamus*, *Atropa*, besonders aber von *Capsicum* (siehe F i s c h e r 1921, vgl. auch G e r t z, 1919, I, III; W i l h e l m a. a. O.); im allgemeinen zeigt sich hierbei, daß die Innenspalten bei den untersuchten Familien die jeweiligen äußeren an Größe, speziell Breitenausdehnung vielfach übertreffen. (Siehe hierzu auch die Messungswerte von W i l h e l m a. a. O. S. 19 ff.)

Obige Umstände zeigen besonders deutlich die Wichtigkeit entwicklungsgeschichtlicher Untersuchung dieser Spaltenapparate, deren Notwendigkeit für die richtige Beurteilung dieser Apparate



aus den mannigfachen Veränderungen, denen das Fruchtblatt im Gegensatz zum Laubblatt im Lauf seiner Entwicklung bis zur Fruchtreife unterworfen ist, erhellt.

Anatomisch charakterisiert die äußeren Fruchtspalten das Vorkommen vieler Mißbildungen bzw. Unregelmäßigkeiten der Schließzellen (*Nicotiana*, *Atropa*, *Hyoscyamus*, *Datura*, *Chelidonium* usw.) — wenigstens zum Teil anscheinend Reduktionserscheinungen (über Einzelheiten vergleiche die verschiedenen Fruchttypen), doch bieten die äußeren Spaltöffnungen bei einzelnen Fruchttypen auch ein normaleres Aussehen (Mohnarten). Ringspaltenbildungen scheinen außen nur bei den untersuchten Solanaceenfrüchten, hauptsächlich am Grund, vorzukommen (*Lycium*, *Hyoscyamus*, *Atropa*, *Solanum tuberosum* usw.). Dagegen bildet das Auftreten von Doppel- bzw. Zwillingspalten unter den äußeren Spaltöffnungen der Papaveraceen und Solanaceen die Regel.

Die inneren Spaltöffnungen (vgl. auch Wilhelm a. a. O., S. 16 und 18) sind bei beiden untersuchten Familien gekennzeichnet durch große Spaltweiten, besonders bei den Solanaceen. Die Innenspalten derselben sind in vielen Fällen typische Ringspalten, bei denen ebenfalls Mißbildungen bzw. Unregelmäßigkeiten verschiedener Art häufig auftreten (*Datura*, *Atropa*, *Capsicum*). Besonders charakteristisch ist das gruppen- bzw. reihenweise Auftreten der inneren Spaltöffnungen bei *Atropa* bzw. *Capsicum*, während bei anderen Fruchttypen (*Datura*, *Hyoscyamus*) das Einzelauftreten bezeichnend ist. Bei den Innenspalten der Papaveraceen sind dagegen Doppelspalten weniger selten und erscheinen die Innenspalten auch verhältnismäßig ziemlich regelmäßig. (Näheres a. a. O.)

Das Auftreten von Zwillings- und Drillingsbildungen bzw. aneinanderschließenden Reihen- und Gruppenansammlungen von Spaltöffnungen u. a. Abweichungen unter den Fruchtspalten, das auch sonst zu belegen ist, z. B. bei Mosen, Parasiten — *Cynomorium* — usw. (Porsch, S. 139 ff. bzw. S. 69 f.; Kuhlbrodt, S. 379 ff., a. a. O. u. a.; Wilhelm, Sellner, Hofmann, Gertz) scheint eine gewisse Bestätigung für die von Porsch theoretisch näher begründete Ansicht zu bieten, wonach bei eintretender Reduktion des Spaltenapparates diese durch allmähliche Herabsetzung der bisher gefestigten Induktion der Arbeitsteilung innerhalb der Epidermiszellen (und Schließzellen) zu einem Stadium führt, „welches dem ursprünglichen Zustand einer Epidermis, die nach dieser Richtung erst eine kurze Vergangenheit hinter sich hat, ziemlich nahesteht und demgemäß zu ähnlichen Produkten führt wie dort“ (beispielsweise zur Heranziehung von jeweils auch mehr als zwei Epidermiszellen zur Bildung der Eingangsöffnungen u. a. wie bei den Moosen). (Vgl. Porsch, a. a. O., S. 70.)

Einen in gewisser Beziehung ähnlichen Gedankengang wie Porsch in bezug auf die angeführten Abweichungen der Spaltöffnungen der höheren Pflanzen entwickelt Goebel (I, II. T., S. 884) bezüglich der Laubmoose hinsichtlich der in Rede stehenden

Abweichungen der Spaltöffnungen, indem er mit Bezugnahme auf das Verhalten der Schließzellen der Spaltöffnungen sagt: „Sie verlieren damit (nämlich durch das Auftreten von weiteren Trennungswänden in den Schließzellen; Anm. d. Verf.) eine sie von anderen Epidermiszellen unterscheidende Eigenschaft (die, sich nach dem Auftreten der Trennungswand nicht mehr zu teilen). Sie werden so den übrigen nicht besonders differenzierten Epidermiszellen ähnlicher, es ist also ein Zurücksinken, ein Verlust.“ (Über die hieraus folgende gegensätzliche Auffassung dieser Spaltenbildungen als reduzierter Organe seitens dieses Forschers siehe weiter unten.)

Mir scheint die obige Ansicht in einem gewissen Widerspruch mit dem sonst gültig befundenen Dolloschen Gesetz der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung zu stehen (vgl. C. Mez, Theorien der Stammesgeschichte, Schr. d. Königsberger Gelehrten. Ges. Naturwiss. Klasse 3. Jahrg., Berlin 1926, S. 109 ff.). Auch scheint mir das Auftreten von starken Gruppenbildungen im Innern von Hohlfrüchten in Dunst gesättigter Atmosphäre (*Capsicum*, *Atropa*, *Ophrys*, *Asarum*) die Wirkung einer anderen Ursache nicht ganz auszuschließen. Bezüglich der an Früchten auftretenden Fälle solchen Vorkommens wäre übrigens wohl die Möglichkeit, daß sich hier unter Umständen ein ursprünglicherer stammesgeschichtlicher Zustand erhalten hat, nicht ganz von der Hand zu weisen und ich habe den Eindruck, daß bezüglich dieser wie anderer Abweichungen vom normalen Spaltöffnungstypus (Verzerrungen usw.) auch die Blattspalten noch nicht genügend studiert sind.

Neue Wege für das Verständnis solcher und anderer abweichender Formen der Fruchtspalten (vgl. unten) scheinen nach der entwicklungsmechanisch-ökologischen Seite hin die experimentellen Untersuchungen von Gertz und Wassermann über künstliche Züchtung solcher Spaltenformen an Blättern — durch Kultur der Pflanzen in dunstgesättigtem Raum, bei extremer Temperatur, Behandlung mit Lösungen (z. B.  $MgSO_4$ ,  $NiSO_4$ ) u. a. m. — zu erschließen, wobei osmotische Wirkungen mit im Spiele zu sein scheinen (vgl. Wassermann a. a. O. S. 55 ff.; Gertz 1919, I, S. 5 ff., 55 ff., 63 f., 71 ff.). Von Goebel (I, II, T., S. 880 ff.) bzw. Kuhlbrodt wird das Vorkommen solcher Abnormitäten der Spaltöffnungen bei den Moosen, die sich nach ihren Untersuchungen im Gegensatz zur Auffassung von Porsch durchweg als Reduktionserscheinungen darstellen (vgl. Kuhlbrodt a. a. O., S. 378 ff.) mit Änderungen bzw. Reduktionen des Assimilationssystems in Zusammenhang gebracht (Kuhlbrodt a. a. O. S. 393 ff., Goebel a. a. O. und S. 546/7), was für die Umbildung mancher Fruchtspalten als Ursache u. a. ebenfalls nicht ganz von der Hand zu weisen sein mag (*Atropa*, *Solanum*).

Die äußeren Fruchtspalten führen, abgesehen von denjenigen des kelchbedeckten Fruchtgrundes bei gewissen der obigen Pflanzen in der Regel bereits von jungen Entwicklungsstadien an Chloro-

phyll und fast ausnahmslos auch in den Fällen, wo sie verbildet sind, Stärke, und zwar oft in größeren Mengen.

Bei den inneren Spaltöffnungen kommen bei einzelnen Fruchttypen anscheinend auch chlorophyllose bzw. -arme Spaltöffnungen vor (*Atropa belladonna*), während sonst das Auftreten von Chlorophyll in den inneren Spaltöffnungen bereits auf ganz junger Entwicklungsstufe die Regel bildet (*Papaver*, *Chelidonium*, *Datura*, *Hyoscyamus*).

Bezeichnend ist das Auftreten von größeren Stärkemengen in den Schließzellen auch bei weit offenem Spalt, besonders bei den inneren Ringspalten der Solanaceen (*Atropa*, *Datura*).

Nach den Abbildungen von Gertz (1919, I, II, III), Lonay und Wilhelm (a. a. O.) zu schließen, scheint dies übrigens eine allgemeiner verbreitete Eigenheit besonders der inneren Fruchtspalten zu sein.

Dies Verhalten scheint insofern besonders auffällig, als nach übereinstimmenden Mitteilungen verschiedener Beobachter (vgl. Steinberger, S. 407, 409/10 und 418, Weber 1927, S. 105 ff., Strugger und Weber 1926, S. 273 ff., a. a. O. u. a.) geöffnete Spalten sonst keine oder fast keine Stärke führen, indem diese nach der jetzt geltenden Ansicht in ihre Hydrolyseprodukte zerlegt wird und auf diese Weise zu der für die Öffnung nötigen Turgorerhöhung beiträgt. (Vgl. auch Hagen a. a. O. S. 272—275 ff.)

Die Beobachtungen über das Verhalten der Schließzellen in absterbenden Geweben, woran man denken könnte (Steinberger, — a. a. O., S. 409/10 —, u. a.), wo dieselben überdehnte Formen annehmen und auch reichlich Stärke führen können — nach Steinberger soll ihr osmotischer Wert dabei trotzdem niedrig sein — scheinen mir hiermit in keine Parallele zu setzen zu sein, da es sich bei den untersuchten Fruchtspalten um Schließzellen im normalen Gewebeverband handelt, eher die Verhältnisse bei Wasserspalten, die nach Steinberger (a. a. O., S. 417) ihren osmotischen Wert dauernd sehr hoch halten, wobei sie breite Formen anzunehmen vermögen. Wassermann erhielt bei *Phaseolus*, *Vicia* u. a. Ringspalten von außergewöhnlicher Größe, mitunter auch Erhöhung derselben über die Epidermis bei übermäßig feuchter Kultur und normaler oder gehemmter Assimilation (licht-dunkel). Ähnlich verhält sich die „Dunstform“ der Kartoffel bei Stapf (a. a. O. S. 239/40 und 244/45). Derselbe erwähnt bei dieser Gelegenheit auch das Auftreten der Spaltöffnungen in kleinen Gruppen zu zweit oder dritt gegenüber den normalen Pflanzen; ob hiermit Zwillings- und Drillingsbildungen im obigen Sinn gemeint sind, ist aus der Arbeit leider nicht eindeutig ersichtlich. (Vgl. übrigens auch Gertz, 1919, I, S. 9 f. und 64.) Genaueres wird erst aus der Bestimmung der osmotischen Werte der Schließzellen in diesen Fällen zu ersehen sein. In diesem Zusammenhange seien auch die Arbeiten von Leitgeb, Hagen, Gravis, Purkyt und Lebedincev, die

Beobachtungen über die Veränderung der Spaltenapparate unter abnormen Bedingungen enthalten, kurz erwähnt.<sup>1)</sup>

Vorkommen von Anthozyan in den Schließzellen ist zu Ende der Vegetationsperiode bei *Hyoscyamus* zu verzeichnen.

Von anatomischem und auch entwicklungsgeschichtlichem Interesse ist die Einengung der Atemhöhlen der Spalten durch hineinwachsende Zellen, die (abgesehen von den Außenspalten von *Datura*, vgl. S. 331) meist dem Mesophyll zu entstammen scheinen, — ferner die Verwachsung der Schließzellen mit darunter befindlichen Geweben, wie dies bei den äußeren Spaltöffnungen der Kartoffelbeere und von *Nicotiana rustica* und den äußeren aber auch inneren Spaltöffnungen von *Atropa belladonna* gut zu beobachten ist, während ersteres auch bei *Lycium* vorkommt. Bei *Solanum* kann anscheinend auch eine weitgehende Kutinisierung der Schließzellen eintreten.

Eigentümlich ist ferner das Auftreten von braunen Massen in den Spalten bzw. Zentralspalten, wie selbes bei *Lycium*, *Solanum* (außen), *Atropa* (außen und innen), *Datura* (innen) und bei *Nicotiana* (außen) im besonderen deutlich zu beobachten war, wo ein Teil der Spaltöffnungen durch eigentümliche Pfropfe — vielleicht eine Art Gummiharz — an Flächen- und Querschnitten verschlossen war, Eigentümlichkeiten, die anscheinend zu den Reduktionserscheinungen zählen.

Möglicherweise handelt es sich hier zum Teil um ähnliche Fälle, wie sie z. B. bei parasitischen und anderen Pflanzen von Spaltöffnungen anderer Organe bekannt sind (Porsch S. 54/55, 63/64; Kuhlbrodt S. 383 und 386; Neumann-Reichardt

<sup>1)</sup> Angaben dieser Art finden sich bereits bei Sorauer (I S. 262 f., 273 ff.) weiteres Schrifttum bei Küster, Lebedincev, Leick a. a. O.

Anmerkungsweise sei bemerkt, daß sich zu obigen Fällen besonders in ökologisch-physiologischer Beziehung anscheinend interessante Parallelen bei den Spaltöffnungen unterirdischer Organe ergeben, die in gewisser Beziehung auf ähnliche ökologisch-physiologische Bedingungen stoßen (geringe Feuchtigkeitsschwankungen, Dunkelheit usw.) wie die Spaltöffnungen im Fruchttinnern und bei einem Teil der obigen Versuche (vgl. z. B. Heinricher 1892. S. 559/60; Warncke, besonders S. 52 ff. und 58 ff.; Zwiggelt S. 412/13 a. a. O.).

Daß die Veränderungen der Spaltöffnungen in manchen obigen Versuchen, wie Purkyt meint (a. a. O. S. 746) und es nach den Untersuchungen von Richter den Anschein gewinnt (vgl. diese und ebendort sowie Gertz 1919, I, S. 12/13 und 64), auf Einflüsse der mit Leuchtgas und anderen Narkotika verunreinigten Laboratoriumsluft zurückgehen, scheint mir nach den normalerweise an den Rhizomen (vgl. auch Anm. I S. 311) und von mir an den Fruchtspalten gewonnenen Befunden fraglich, wenngleich vielleicht bei jenen verschiedene Stickgase des Bodens von Einfluß sein könnten. Gertz (1919, I, S. 55/56 ff. und 71/72 f.) sieht in den verschiedenen Abweichungen der Fruchtspalten besonders das Ergebnis von veränderten Gewebe- und Zellspannungen infolge von Verschiebungen der „ernährungsphysiologischen Konstellation“, die sich beim Heranwachsen des Fruchtknotens geltend machen, deren Einfluß im einzelnen aber jedenfalls erst noch näher zu ermitteln bleibt. (Vgl. diesbezüglich die in vorliegender Arbeit näher untersuchten Fruchttypen, und insbesondere Außenspalten und Innenspalten derselben jeweils miteinander.) Inwieweit die Kulturversuche mit Schließzellen (z. B. Thielman a. a. O.) hierfür Anhaltspunkte geben ist wegen der unterschiedlichen Methodik noch kaum abzusehen.

S. 335; Warncke, Zweigelt a. a. O.; siehe ferner Haberlandt, Küster, Chester, Gertz, Wulff).

Hierher gehört auch die Einengung der äußeren Spaltöffnungen durch Nachbarzellen bis auf Reste verschiedener Art und Form, beobachtet besonders bei *Atropa belladonna* (*Hyoscyamus*), das Vorkommen von unvollendeten Spaltöffnungen bzw. Spaltenmutterzellen, der Verschuß der Eingänge der Spalten durch die Kutikula (*Nicotiana rustica*) und anderes mehr, was zum Teil ebenfalls ein Gegenstück in der ersterwähnten u. a. Abhandlungen wie bei Gertz und Wassermann findet.

Bemerkenswert erscheinen in einigen Fällen von stärkerer Verbildung der Spaltöffnungen (z. B. *Atropa belladonna*, *Nicotiana rustica*) die großen Schwankungen hinsichtlich Ausbildung und Zahl der Spaltöffnungen an verschiedenen Früchten, wie es Lampe ähnlich auch von *Cucumis sativus* angibt (a. a. O. S. 6) — eine Beobachtung, die von Pieper (vgl. a. a. O. S. 5) bezüglich der Spaltöffnungen an Blumenblättern und von Kuhlbrodt (vgl. a. a. O. S. 391—393) bezüglich jener der Laubmooskapseln bestätigt wird, worin anscheinend das von Goebel (I, II. T., S. 345) näher umschriebene Gesetz, daß zwischen Verkümmern und Nichtanlage (Abort und Ablast) von Organen keine scharfe Grenze zu ziehen ist, zum Ausdruck kommt.

Doch scheinen von dieser Regel immerhin auch Abweichungen vorzukommen, bei denen besonders auffällige Schwankungen solcher Art anscheinend weniger zu verzeichnen sind (vgl. *Lycium*, *Solanum*, *Hyoscyamus*).

Von den untersuchten Spaltenapparaten ist ein Teil sicher funktionsfähig.

Hierzu ist zu bemerken, daß hierbei verschiedene Abstufungen der Art dieser Funktionsfähigkeit in Betracht kommen. Die äußeren Spaltöffnungen von *Papaver*, *Chelidonium* und *Datura* wirken sicher nach Art der Spaltöffnungen normaler Blätter, wofür die Spaltweiten und ihr Verhalten bei verschiedenen Versuchen, die anatomischen Befunde und die Entwicklung spricht (über die Einzelheiten vgl. die einzelnen Fruchttypen). Alter, Witterung und sonstige äußere Umstände scheinen deutliche Einflüsse auf die Funktion dieser Spaltenapparate im allgemeinen in dem bei den Blattspalten geltenden Sinn zu üben. Die Innenspalten von *Papaver*, *Chelidonium* (vielleicht auch diejenigen von *Hyoscyamus*) scheinen insofern von dem normalen Verhalten abzuweichen, als vor allem Einflüsse der Feuchtigkeit für das Öffnen und Schließen derselben von Belang sein dürften (die zum Teil auch von der Öffnungsweite der äußeren Spaltöffnungen abhängig erscheinen), wobei aber ein Schließen unter den gewöhnlichen Bedingungen infolge des Einflusses der dunstgesättigten Innenatmosphäre, die die anderen Einflüsse übertönt, weniger in Frage kommt.

Die inneren Ringspalten der Solanaceen (besonders *Datura*) sind wohl vorwiegend bloß durch ihre Spaltweite allein, die im

Alter zunimmt, für die Durchlüftung von Bedeutung, während ein Verschuß derselben kaum in Betracht kommt. Das in solchen Fällen oft zu beobachtende Chlorophyll könnte durch Stärkebildung für die Erreichung des nötigen osmotischen Druckes von Bedeutung sein, der nach den Beobachtungen beim Stechapfel ziemlich hoch zu sein scheint, was vielleicht auch bei den anderen Innenspalten zutrifft. Möglicherweise handelt es sich hierbei nach dem von den gewöhnlichen Luftspalten abweichenden Baues angrenzenden Mesophylls und andern Umständen (vgl. oben) zum Teil vielleicht auch um wasserspaltähnliche Organe (so bei *Capsicum*, *Atropa*), was näher zu untersuchen bleibt.

Bezeichnend ist das Auftreten von Schwammgeweben oder Durchlüftungseinrichtungen bei einem Teil der Fruchttypen mit inneren (bzw. auch äußeren) Spaltöffnungen (*Papaver*, *Datura*, *Thelidonium*, *Hyoscyamus*, *Capsicum*) oft bei guter Abdichtung der Fruchtwand nach außen (*Papaver*, *Datura*, *Capsicum*). Dies weist darauf hin, dem Gaswechsel der Früchte eine erhöhte Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Die bei dreien dieser Fruchttypen (*Papaver*, *Datura*, *Capsicum*) mit Erfolg angewendete Untersuchung des Innendruckes mittels Manometern, die auch als innere Porometer verwendet werden können und Aufschluß über die Abdichtungsverhältnisse bzw. Durchgängigkeit der Fruchtwand geben, machen uns mit drei verschiedenen Typen dieser Früchte bekannt, von denen allerdings *Papaver* und *Datura* miteinander Ähnlichkeit aufweisen.

Das Auftreten von höheren Überdrucken, selten Unterdrucken, bei den letzteren beiden Früchten, deren Abhängigkeit von verschiedenen äußeren Einflüssen (Besonnung, Temperatur, Wind, nicht aber vom äußeren Luftdruck) deutlich nachzuweisen war, wengleich auch innere biologische Ursachen (und Zwecke) hierbei in Frage kommen (Entwicklungsalter, Assimilation, Atmung), gibt im Zusammenhalt mit den gemessenen Spaltweiten eine deutliche Vorstellung von den Durchlüftungsverhältnissen der Früchte, die keineswegs immer so weit gehen, daß sich äußerer Luftdruck und Innendruck, wie dies bei der Mohnkapsel im Alter der Fall ist, mit Hilfe der Spaltenapparate bzw. Durchlüftungseinrichtungen ausgleichen, noch daß die Früchte stets so gut wie in den jüngeren Entwicklungsstadien des Mohns nach außen abgedichtet erscheinen. Diese Umstände sind jedenfalls auch von weitgehendem Einfluß auf die chemische Zusammensetzung des inneren Gasgemisches und den Gaswechsel und den Gashaushalt der Frucht, was die weitere biochemische Analyse später noch genauer erweisen dürfte und woraus wichtige Einblicke in den Stoffwechsel der Frucht wie überhaupt Assimilation, Atmung und andere Lebensvorgänge zu erwarten sind. Ob die Überdrucke dieser Fruchttypen von Bedeutung für das Wachstum und die Fruchtform sind, etwa im Sinne von Blähfrüchten (Baumgärtel), ist dabei immerhin nicht ganz ausgeschlossen, wengleich hierüber noch Untersuchungen angestellt werden müssen.

Die Paprikafrucht, die weder Unterdrucke noch Überdrucke aufweist und bei der dieser Druckausgleich von sehr jungen Entwicklungsstadien an durch den Fruchtstiel erfolgt, ist, wie besonders die Manometer zeigen, ein sehr gut durchlüfteter Fruchttypus bei voller äußerer Abdichtung (wahrscheinlich in Anpassung an trockenes, warmes Klima), bei dem die Spaltöffnungen für diesen Zweck angesichts ihrer späten Entwicklung und anderer Umstände nicht oder nicht ausschließlich in Frage kommen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß uns die weitere physiologische Erforschung der Hohlfrüchte noch mit ähnlichen Typen bekannt machen wird.

Daß auch andere Einrichtungen für die Durchlüftung der Früchte nach außen in Betracht kommen, wie der Rest des bald abbrechenden Kelches an der Frucht von *Datura*, dessen Rand anscheinend als eine Art Ventil wirkt, sei ebenfalls hervorgehoben.

Ob nicht einzelne dieser Fruchttypen (*Datura*, *Capsicum*) eine innere Lückenepidermis oder ähnliches besitzen, wofür Anzeichen vorzuliegen scheinen, bleibt noch zu klären.

Die Druck- und Manometerversuche bei *Datura*, die die physiologische Einheit des Innenraumes bei durchgehender Zerteilung der Frucht beweisen, begründen die Annahme, daß mindestens in den Fällen, wo die Innenwand von Hohlfrüchten Durchlüftungseinrichtungen, wie Spaltöffnungen, Schwammgewebe usw. aufweist, ein derartiger Zusammenhang auch bei weitgehender Fächerung besteht.

Ein Teil der äußeren Spaltenapparate, besonders an beerenartigen (*Solanum*, *Lycium*, *Atropa*, *Physalis* u. a.), aber auch an Kapselrüchten der Solanaceen, die im Kelch stecken (*Nicotiana*, *Hyoscyamus*), scheint dagegen offenbar funktionslos zu sein, wobei die Funktionsfähigkeit noch geöffneter Spalten durch den Fruchtbau selbst (hypodermatisches Kollenchym) oder noch durch verschiedene der vorhin angeführten Veränderungen der Spalten (Verwachsungen der Schließzellen mit darunterliegendem Gewebe, Kutinisierung derselben, Einengung der Atemhöhlen, Pfropfe usw.) zielstrebig aufgehoben wird und es kommt hierfür eine systematisch-phylogenetische Deutung sehr in Betracht.

Auch diesbezüglich scheinen die Untersuchungen der Spaltenapparate die, wie eingangs hervorgehoben wurde und was die vorliegende Arbeit bestätigt, ein sehr wichtiges phylogenetisches Merkmal darstellen, auf eine Reihe von Fragen und Beziehungen Licht zu werfen.

Während bei den Papaveraceen, entsprechend dem einfachen Fruchtbau der untersuchten Gattungsvertreter, eine ziemlich gleichartige Verteilung und ähnliche Beschaffenheit bzw. Funktion der Spaltenapparate außen und innen in Frage kommt, wobei die inneren Spaltöffnungen, die vertieft sind, an den Scheidewänden sehr stark oder fast ganz zurücktreten und Beziehungen zu der verwandten Familie der Kreuzblütler aufscheinen, stellen die Solanaceen eine Familie von sehr verschiedenen Frucht-

typen mit verschiedener Spaltenverteilung bzw. Funktionsfähigkeit derselben auch innerhalb der systematischen Unterabteilungen dar, bei der innere Spaltöffnungen, soweit sie vorkommen — und zwar vorwiegend Ringspalten — auch für die Scheidewände charakteristisch sind.

Das nähere Studium dieser Spaltenapparate, ihrer Beschaffenheit, Funktionsfähigkeit und Verteilung bei den einzelnen Fruchttypen scheint mit ziemlicher Deutlichkeit auf verwandtschaftliche Zusammenhänge derselben hinzuweisen, die sich im allgemeinen mit der nach den geltenden systematischen Grundsätzen erfolgten Einteilung der Solanaceen und den hieraus ableitbaren verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten, Gattungen und Tribus (Nicandreae, Solaneae, Datureae, Cestreae) decken.

Deutlich erkennbare Beziehungen morphologisch-systematischer Natur bestehen zwischen den Datureae und Solaneae in dem Vorkommen von inneren Ringspalten und zum Teil auch in den äußeren Spaltenapparaten bei der Kapsel von *Datura* und den spärlich fleischigen Beeren von *Atropa* und *Capsicum*, wie zwischen diesen beiden Gattungen im Fruchttypus im besonderen, wobei *Atropa* in bezug auf den Spaltenapparat wieder mit *Lycium*, *Solanum* sowie vielleicht auch mit *Physalis* und *Mandragora* engere Beziehungen aufweist. Dagegen begegnet *Hyoscyamus* mit einem eigenartigen inneren Spaltenapparat und verkümmerten äußeren Spalten, wie durch den Fruchttypus selbst und andere Gründe, ziemlich Schwierigkeiten der Eingliederung in den Formenkreis der Solaneae und einstweilen auch eines Anschlusses an die Datureae, so daß für diese Gattung vielleicht eine eigene Sonderstellung in systematischer Beziehung in Betracht kommt, die aber mit den anderen Gruppen doch in einem gewissen Zusammenhang stehen dürfte.

Während nun der rein morphologische Vergleich der Tribus, Gattungen und Arten hinsichtlich der Fruchttypen lediglich die Aufstellung von Entwicklungsreihen gestattet, für deren Auflösbarkeit in bestimmter Richtung aber wenig, zum Teil recht unsichere Anhaltspunkte vorliegen, scheint gerade die Betrachtung der Spaltenapparate, besonders in funktioneller Hinsicht, im Zusammenhang mit der ökologisch-ätiologischen Betrachtung der Fruchttypen, wie sie in vorliegender Arbeit versucht wurde, einen Weg zu weisen, in welcher Richtung diese Reihen aufzulösen sind.

Dieser Weg scheint nach den bisherigen Beobachtungen auf *Datura*-ähnliche Typen als Ausgangsformen der Solanaceen hinzuweisen, von deren Kapsel einerseits über die Formen mit spärlich-fleischigen Beeren, wie *Atropa*, *Capsicum*, die echten Beeren der Solanaceengruppe und anscheinend auch noch die Trockenbeere von *Nicandra* ableitbar erscheinen, während sich andererseits zu *Datura* vielleicht auch die Kapsel Früchte von *Hyoscyamus* und *Nicotiana* in Beziehungen setzen lassen.

Das Überwiegen zum Teil sogar noch funktionsfähiger Spaltenapparate bei Kapsel- und zum Teil noch spärlich-fleischigen



- Delbrouck, C., Die Pflanzenstacheln, in Hanstein J: (Botan. Abhandl. Bd. II. Bonn 1875. H. 4.)
- Dennert, E., Anatomie und Chemie des Blumenblattes. (Botan. Zentralbl. 10. Jahrg. 1889. II. Quartal. S. 425, 465, 513, 545.)
- Detmer, W., Das kleine pflanzenphysiologische Praktikum. Jena 1909.
- Eberhardt, A., Contribution à l'étude de *Cystopus candidus* Lév. (Zentralbl. f. Bakteriol., Parasitenkunde und Infektionskrankheiten. II. Abt. Bd. XII. Jena 1904. S. 235, 426, 614, 714.)
- Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. (Leipzig 1889—1904.) (Siehe auch unter Prantl, Prantl und Kündig, Wettstein.)
- Fiala, M., Beitrag zur Anatomie von *Colutea arborescens* L. (Pharmaceut. Post. 52. Jahrg. Wien 1919. S. 515, 519, 555.)
- Fischer, M., Beobachtungen über den anatomischen Bau der Früchte und über ein inneres Ausscheidungssystem in denselben bei den Kulturrassen und Varietäten von *Capsicum*. (Zeitschr. d. allg. österr. Apotheker-Ver. 59. Jahrg. Wien 1921. S. 83, 89 und 93.)
- Beitrag zur Kenntnis des Fruchttypus bei den Kulturrassen und Varietäten von *Capsicum*. (Pharmaceut. Presse. 28. Jahrg. Wien 1923. H. 7 und 8.)
- Fucskó, M., Anatomie, Entwicklung und Biologie der Fruchtwand der Papilionatae. (Ungarisch.) (Botanikai Közlemények. Bd. VII. 1909. S. 155.)
- Gertz, O., Studier öfver Anthocyan. Akademisk Afhandling Lund 1906.
- Anomalier hos klyföppningar. (Botaniska Notiser Lund. 1917. S. 137.)
- Studier öfver klyföppningarnas morfologi med särskild hänsyn till deras patologiska utbildningsformer. (Lunds Universitets Årsskrift N. F. Avd. 2. Bd. 15. 1919. Nr. 8.) (Zahlreiche Schriftnachweise, besonders zur Morphologie und pathologischen Anatomie der Spaltöffnungen, über Spaltöffnungen an Früchten, Samen, Blütenhüllen, Blattscheiden, Stacheln und Emergenzen, unterirdischen Organen usw.)
- Über septierte Stomazellen. (Ber. d. deutschen Bot. Ges. Bd. XXXVII. 1919. S. 329.)
- Über einen neuen Typus stomatärer Thyllenbildung nebst anderen Beobachtungen zur pathologischen Anatomie des Spaltöffnungsapparates bei *Paeonia paradoxa*. (Ebenda S. 237.)
- God dij n, W. A., Kweekproeven met eenjarige Vormen binnen Linne's soort *Hyoscyamus niger*, Genetica VIII. s'Gravenhage 1926, S. 162.
- Goebel, K., Organographie. I.—III. Abt. (2. Aufl. Jena 1913—1922.)
- Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. (Bot. Abhandl. Jena 1922. H. 1.)
- Gravis, A., Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Tradescantia virginica* L. au point de vue de l'organisation générale des monocotylées et du type commelinées en particulier. (Mem. cour. publ. par l'Académie Royale de Belgique. T. LVII. Bruxelles 1898—1899. 2.)
- Guttenberg, H. v., Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen. Leipzig 1905. S. 14/15 und 19/20.
- Die Bewegungsgewebe, in Linsbauer, K., Handbuch der Pflanzenanatomie. (I. Abt. 2. Teil. Bd. V. Berlin 1926.)
- Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. (6. Aufl. Leipzig 1924.)
- Hagen, F., Zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate. (Beitr. z. allgem. Botanik. Bd. I. 1918. S. 261.)

- Hamorak, N., Beiträge zur Mikrochemie des Spaltöffnungsapparates. (Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl. Abt. I. Bd. 124. 1915. S. 447.)
- Hartig, T., Neue Theorie der Befruchtung der Pflanzen. Braunschweig 1842 S. 38.
- Harz, C. O., Landwirtschaftliche Samenkunde. Berlin 1885. (Bd. I. S. 5, 121 ff., 143.)
- Heinricher, E., Über einen eigentümlichen Fall von Umgestaltung einer Oberhaut und dessen biologische Bedeutung. (Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. Abt. I. Bd. 99. 1890. S. 25.)
- Biologische Studien an der Gattung Lathraea. (Ebenda Bd. 101. 1892. S. 423.)
- Herzfeld, St., Studien über Juglandaceen und Julianiaceen. (Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. Bd. 90. 1914. S. 301.)
- Hildebrand, F., Über das Vorkommen von Spaltöffnungen auf Blumenblättern. (Einige Beobachtungen auf dem Gebiet der Pflanzenanatomie). Bonn 1861.
- Hiller, G. H., Untersuchungen über die Epidermis der Blütenblätter. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XV. 1884. S. 411.)
- Hofmann, E., Vorkommen, Verteilung und Funktion der Spaltöffnungen an den Blütenorganen. (Dissert. Wien 1920. unveröff.)
- Hohnfeldt, R., Über das Vorkommen und die Verteilung der Spaltöffnungen an unterirdischen Pflanzenteilen. (Inaug.-Diss. Königsberg 1880.)
- Iljin, W. S., Die Regulierung der Spaltöffnungen im Zusammenhange mit der Veränderung des osmotischen Druckes. (Beih. z. botan. Zentralbl. Bd. XXXII. 1915. I. Abt. S. 15.)
- Immich, E., Zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. (Flora N. R. Bd. XLV. 1887. S. 435, 459, 467.)
- Istvánffy, G., Der Nachweis des wirksamen Prinzips in der Paprikafrucht. (Beih. z. botan. Zentralbl. Jahrg. III. 1893. S. 468.)
- Jönsson, B., Om vikariat inom växtriket vid näringsberedning sedt från anatomisk-biologisk synpunkt. (Akademisk Inbjudningsskrift. Lund 1910.)
- Klein, G., und Sonnleitner, H., Der mikrochemische Nachweis der Alkaloide in der Pflanze. IX. Der Nachweis der „Solanaceenalkaloide“. (Österr. bot. Zeitschr. Bd. LXVIII. Wien 1929. S. 9.)
- Koelle, F. W., Vergleichend-anatomische Untersuchungen der Liliaceen-Blumenblätter. (Inaug.-Diss. der Christ.-Albrechts-Univ. Kiel, 1913.)
- Kraus, G., Über den Bau trockener Perikarprien. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. V. Leipzig 1866/7. S. 83.)
- Kuhlbrodt, H., Über die phylogenetische Entwicklung des Spaltenapparates am Sporophyten der Moose. (Beitr. z. allgem. Botanik. Bd. II. 1923. S. 363.)
- Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie. (3. Aufl. Jena 1925.)
- Lampe, P., Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung saftiger Früchte. (Inaug.-Diss. d. Friedr.-Univ. Halle-Wittenberg. Halle 1884.)
- Lebedincev, E., Physiologische und anatomische Besonderheiten der in trockener und feuchter Luft gezogenen Pflanzen. (Ber. d. deutschen Bot. Ges. Bd. XLV. 1927. S. 83.)
- Leick, E., Untersuchungen über den Einfluß des Lichts auf die Öffnungsweite unterseitiger und oberseitiger Stomata desselben Blattes. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. LXVII. 1928. S. 771.) (Ausführliche Schrift-nachweise zur Anatomie und Physiologie der Spaltöffnungen.)

- Leitgeb, H., Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate. (Mitt. a. d. Bot. Inst. zu Graz. Bd. I. Jena 1888. S. 123.)
- Licopoli, G., Gli stomi e le glandole, (Rendiconti d. R. Acad. d. sc. fis. e math. Napoli 1879. S. 27.)
- Linsbauer, K., Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegungen. (Flora [Allg. botan. Zeitung] Neue Folge Bd. IX. 1917. S. 100.)
- Lonay, H., Contribution à l'anatomie des Renoncolacées. Structure des péricarpes et des spermodermes. (Arch. Inst. Bot. Liège. Vol. III. Bruxelles 1901 S. 1.)
- Lubimenco, W., Étude physiologique sur la développement des fruits et des graines. (Compt. Rend. d. Acad. d. scienc. Paris. T. 147, II. Sem. 1908. S. 435.)
- Menz, J., Über die Spaltöffnungen der Assimilationsorgane und Perianthblätter einiger Xerophyten. (Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. Abt. I. Bd. 119. 1910. S. 33.)
- Minden, M. v., Beiträge zur anatomisch-physiologischen Kenntnis Wasser sezernierender Organe. (Biblioth. Botan. H. 46. Stuttgart 1899.)
- Molisch, H., Kollenchymatische Korke. (Berichte d. deutsch. Botan. Ges. Bd. VII. 1889. S. 364.)
- Grundriß einer Histochemie der pflanzlichen Genußmittel. Jena 1891.
- Müller, L., Grundzüge einer vergleichenden Anatomie der Blumenblätter (Nova acta d. k. Leop.-Carol. Akad. Bd. LIX. Halle 1893. S. 1.)
- Nestler, A., Einige Beobachtungen an der Paprikafrucht. (Berichte d. deutsch. Bot. Ges. Bd. XXXIX. 1921. S. 230.)
- Netolitzky, F., Anatomie der angiospermen Samen. (Handbuch d. Pflanzenanatomie. II. Abt. 2. Teil. Bd. X. Berlin 1926.)
- Neumann-Reichardt, E., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über Wasserspalten. (Beitr. z. allgem. Botanik. Bd. I. 1918. S. 301.)
- Paasche, E., Beiträge zur Kenntnis der Färbungen und Zeichnungen der Blüten und die Verteilung von Anthozyan und Gerbstoff in ihnen. (Inaug.-Diss. Göttingen 1910.)
- Pieper, R., Über das Vorkommen von Spaltöffnungen auf Blumenblättern. Jahresber. Friedrichs-Gymnasium, Gumbinnen. 1889.) (Nachweise betreffs älteren Schrifttums über Spaltöffnungen an Blumenblättern.)
- Porsch, O., Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905. (Zahlreiche Schriftnachweise, besonders über Spaltöffnungen von Parasiten, in Wasser untergetauchten Organen, Moosen usw.)
- Poulsen, V., Om nogle Trikomer og Nektarier. (Videnskab. Meddelels. fra d. naturhist. Forening Kjøbenhavn 1875. S. 242.)
- Prantl, K., Cruciferae in Engler-Prantl „Die natürlichen Pflanzenfamilien“. III. Teil. Abt. 2. 1891.
- Prantl, K., und Kündig, J. Papaveraceae. (Ebenda.)
- Purkyt, A., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Einfluß des Tabakrauches auf Keimlinge. (Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. Abt. I. Bd. 121. 1912. S. 735.)
- Richter, O., Über Turgorsteigerung in der Atmosphäre der Narkotika. (Lotos. Bd. 56. Prag 1908. S. 106.)
- Über den Einfluß der Narkotika auf die Anatomie und die chemische Zusammensetzung von Keimlingen. (Verhandl. d. Ges. d. Naturforscher u. Ärzte, 80. Versamml. zu Köln 1908. II. Teil, I. Hälfte, Abt. f. Botanik. S. 189.)

- Wischer, O., wie vorstehend. (Naturwiss. Rundsch. XXIII. Jahrg. 1908. S. 553.)
- Neuere Untersuchungen über Narkose im Pflanzenreich. (Mitt. d. naturwiss. Ver. a. d. Univ. Wien. IX. Jahrg. Wien 1911. S. 14.)
- Wachs, J., Lehrbuch der Botanik. (1. Aufl.) Leipzig 1868. S. 82.
- Wachschmidt, H., Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. I. Bd. Berlin 1856. S. 277.
- Wachsmann, M. J., Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. II. Teil. Morphologie—Organologie. (1. Aufl.) Leipzig 1843. S. 326.
- Über das Vorkommen von Spaltöffnungen. Spaltöffnungen an Samenintegumenten. (Beiträge z. Botanik. I. Bd. Leipzig 1844. S. 9 und 83.)
- Wagner, A., Über das Vorkommen von Spaltöffnungen an der Innenwand der Fruchtblätter und an Samenknospen. (Diss. Wien 1922. unveröff.)
- Wagner, P., Über die Spaltöffnungen bei Amaryllideen und Liliaceen. (Bot. Unters. a. d. phys. Laborat. d. landwirtsch. Lehranst. in Berlin. Bd. I. Berlin 1867. S. 257.) — Über die Spaltöffnungen bei den Liliaceen (S. 1).
- Wagner, O., Beiträge zur Kenntnis des Einflusses geänderter Vegetationsbedingungen auf die Formbildung der Pflanzenorgane. (Verhandl. d. k. k. zool.-bot. Ges. Wien. Bd. XXVIII. 1879. S. 231.)
- Wagner, A. L., Über Regulation des osmotischen Wertes in den Schließzellen von Luft- und Wasserspalten. (Biol. Zentralbl. Bd. XLII. 1922. S. 405.)
- Wagnerbrinck, C., Untersuchungen über die anatomischen Ursachen des Aufspringens der Früchte. (Inaug.-Diss. d. Friedr.-Wilh.-Univ. Bonn 1873.)
- Wagner, E., Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. V. 1866/67. S. 297.)
- Wagner, S. und Weber, F., Zur Physiologie der Stomata-Nebenzellen. (Ber. d. deutschen Bot. Ges. Bd. XLIV. 1926. S. 272.)
- Wagner, M., Über Kulturversuche mit Spaltöffnungszellen. (Arch. f. experim. Zellforsch. Bd. I 1925. S. 66.)
- Wagner, G. und F., Untersuchungen über Natur und Auftreten von Carotinen. I. Frucht von *Momordica Balsamina* L. (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. XXVIII. 1910. S. 365.)
- Wagner, A., De la theorie carpellaire d'après des Liliacées et des Melanthacées. (C. R. d. Ac. d. sc. Paris 1874. II. Sem. T. LXXIX. S. 1100.)
- Wagner, O., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Trichome, mit besonderer Berücksichtigung der Stacheln. (Bot. Zeitg. 31. Jahrg. Leipzig 1873. S. 752, 768, 784, 800, 818.)
- Wagner, E., Biologie der Früchte und Samen. (Biol. Stud.-Bücher. Bd. VI. Berlin 1928.)
- Wagner, G., Über Wasserausscheidung in liquider Form an den Blättern höherer Pflanzen. (Inaug.-Diss. d. Friedr.-Wilhelm-Univ. Berlin 1882.)
- Wagner, E., Om Forskjellen mellem Trichomer og Epiblastemer of højere Rang. (Vidensk. Medd. fra d. naturh. For. i Kjøbenhavn 1872. S. 159.)
- Wagner, F., Neue Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungen. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. L. 1912. S. 21.)
- Wagnermann, J., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie der Spaltöffnungen. (Bot. Archiv. Bd. V. 1924. S. 26.)
- Wagner, F., Die Schließzellen. (Sammelreferat, Arch. f. experim. Zellforsch. Bd. III. 1927. S. 101.)

366 Fischer, Spaltenapparate an Früchten u. Durchlüftung d. Hohlfrüchte.

- Weiß, A., Über ein neues Vorkommen der Spaltöffnungen und einige andere Bemerkungen über dieselben. (Verhandl. d. zool.-bot. Ver. Wien. Bd. VII. 1857. S. 113.) — Beitrag zur Kenntnis der Spaltöffnungen. (S. 191.)  
— Untersuchungen über die Zahlen- und Größenverhältnisse der Spaltöffnungen. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. IV. 1865/66. S. 125.)  
— Anatomie der Pflanzen. Wien 1878. S. 385.  
Wettstein, R., Handbuch der systematischen Botanik. (3. Aufl. Leipzig und Wien 1924.)  
— Solanaceen in Engler-Prantl, Die nat. Pflanzenfam. (IV. Teil, Abt. 3 b. Leipzig 1895.)  
Wilhelm, R., Über das Vorkommen von Spaltöffnungen an den Karpellen. (Inaug.-Diss. d. Albertus-Univ. Königsberg 1885.) (Nachweise betreffs älteren Schrifttums über Fruchtspalten.)  
Wille, F., Anatomisch-physiologische Untersuchungen am Gramineenrhizom. (Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. XXXIII. 1917, I. Abt. S. 1.)  
Wulff, Th., Studien über verstopfte Spaltöffnungen. (Österr. botan. Zeitschr. XLVIII. Jahrg. 1898. S. 201, 252 und 298.)  
Zweigelt, F., Vergleichende Anatomie der Asparagoideae, Ophiopogonoideae, Aletroideae, Luzuriagoideae und Smilacoideae nebst Bemerkungen über die Beziehungen zwischen Ophiopogonoideae und Dracaenoideae. (Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. Bd. 88. 1913. S. 397.)

## Erklärung der Abbildungen.

### a) Flächenschnitte.

- Taf. I Abb. 1: *Papaver somniferum* L., Spaltöffnungen von der Außenepidermis einer jüngeren grünen Frucht (2,2 × 2 cm); in den Schließzellen Zellkerne, Chlorophyll- (bzw. Stärke-)körner.  
„ „ „ 2 a: Desgl., Spaltöffnungen von der Außenepidermis einer großen gelbgrünen Frucht (3 1/2 × 3 cm); in den Schließzellen Chlorophyll.  
„ „ „ 2 b: Desgl., vertiefte Spaltöffnung von der Innenwand derselben Frucht; in den Schließzellen Chlorophyll.  
„ „ „ 3: *Chelidonium maius* L., Spaltöffnungen von der Außenepidermis einer grünen, 4 1/2 cm langen Frucht; in den Schließzellen Chlorophyll- bzw. Stärkekörner.  
„ „ „ 4: Desgl., vertiefte Spaltöffnung von der Innenepidermis einer 4 1/2 cm langen, grünen Frucht; in den Schließzellen Chlorophyll.  
„ „ „ 5: *Solanum tuberosum* L., Spaltöffnung der Außenepidermis von der Spitze einer reifen Beere (Durchmesser ca. 1 1/2 cm); in den Schließzellen Stärkemengen und die Wände der darunterliegenden Zellen sichtbar (punktiert); in der Zentralspalte dieselben zu einer Verschlussplatte erweitert. Vergrößert gezeichnet. Alkohol—Glyzerin. (NB.: Die Streifung der Kutikula wurde weggelassen.) Größe: 78 × 81 μ.  
„ „ „ 6: *Mandragora officinarum* L., Spaltöffnung der Außenepidermis vom Grunde einer grünen Frucht (Durchmesser 3 cm); in den Schließzellen und am Grunde der Zentralspalte Zellwände der darunterliegenden Zellen sichtbar, in ersteren Stärkekörnchen. Größe: 72 × 42 μ.

- af. I Abb. 7: *Atropa Belladonna* L., eckig verzerrte Spaltöffnung der Außenepidermis von der Spitze einer grünen Frucht (8×9 mm); in den Schließzellen Chlorophyll- bzw. Stärkekörner.
- „ „ „ 8: Desgl., Spaltöffnung mit überdehnten Schließzellen aus der Innenepidermis der Fruchtwand einer grünen Frucht (10×11 mm); in den Schließzellen Stärkekörner. Breite zu Ende der Fruchtentwicklung: ca. 35—70  $\mu$ .
- „ „ „ 9: Desgl., Gruppe von Spaltöffnungen von der Scheidewand einer halbreifen Frucht; in den Schließzellen Stärkekörner.
- „ „ „ 10: *Capsicum „Nocera“ hort.*, Gruppen von Spaltöffnungen aus der Innenepidermis von der Basis einer 7×6 cm großen, reifen Frucht; Ringspalten, quere Spalten und asymmetrisch verbildete Spalten; in den Schließzellen Chlorophyll- (bzw. Stärke-)körner. Größe: bis 57×72  $\mu$  (Spaltöffnung rechts außen), Breite bis 81  $\mu$  (Spaltöffnung unten).
- „ II „ 11: *Hycocyamus niger* L., Spaltöffnung der Außenepidermis vom oberen Teil einer 13 mm langen, grünen Kapsel, mit verdickter bzw. halbverwachsender Zentralspalte; in den Schließzellen Chlorophyll bzw. Stärke.
- „ „ „ 12: Desgl., Spaltöffnung („Sichelspalte“) von der verholzten inneren Fruchtwand einer 12 mm langen grünen Kapsel mit gelbbraunen Samen; in den Schließzellen Chlorophyll bzw. Stärke. Größe: 51×45  $\mu$  (ohne Umrandung).
- „ „ „ 13 a: *Datura stramonium* L., Spaltöffnung und Zwillingspalte von der Außenepidermis eines Stachels (Dorns) einer grünen, 4 cm langen Frucht; in den Schließzellen Chlorophyll bzw. Stärke.
- „ „ „ 13 b: Desgl., Spaltöffnung von der Innenepidermis derselben Frucht mit etwas beugelförmigen Schließzellen; in denselben Chlorophyll bzw. Stärke.
- „ „ „ 13 c: Desgl., Spaltöffnungen von der Innenepidermis derselben Frucht („Ringspalten“); Chlorophyll bzw. Stärke führend. Größe: ca. 60—75  $\mu$ .
- „ „ „ 14: *Nicotiana rustica* L., Spaltöffnungen der Außenepidermis von der Spitze einer 13 mm langen, grünen Frucht; in den Schließzellen Chlorophyll bzw. Stärkekörner. Größe: 60×57  $\mu$  bzw. 66×51  $\mu$ .

b) Querschnitte.

- af. II Abb. 15 a: *Papaver somniferum* L., Spaltöffnung von der Außenwand eines 1½ cm langen Fruchtknotens einer geöffneten Blüte; Glycerin.
- „ „ „ 15 b: Desgl., Spaltöffnung von der Innenepidermis der Fruchtwand desselben Fruchtknotens; Glycerin.
- „ „ „ 16 a: Desgl., Spaltöffnung von der Außenwand einer 5 cm langen, 3½ cm breiten, grünen Frucht mit gelbem Stachel; Glycerin.
- „ „ „ 16 b: Spaltöffnung von der Innenepidermis der Fruchtwand derselben Frucht; in der Atemhöhle ein Zellfortsatz quer getroffen; Glycerin.

- Taf. II Abb. 17 a: *Chelidonium maius* L., Spaltöffnung von der Außenwand einer grünen, 4 cm langen Frucht; Glycerin.  
 „ „ „ 17 b: Spaltöffnung von der Innenepidermis der Klappen derselben Frucht; Glycerin.  
 „ III „ 18 a: *Solanum tuberosum* L., Spaltöffnung von der Oberfläche einer reifen Beere mit verwachsener Atemhöhle; Glycerin.  
 „ „ „ 18 b: Desgl.; im Spaltraum kugelige braune Massen; Glycerin.  
 „ „ „ 19 a: *Atropa Belladonna* L., Spaltöffnung der Außenepidermis von der Spitze einer 10 × 12 mm großen, grünen Frucht; Glycerin.  
 „ „ „ 19 b: Desgl., Spaltöffnung der Innenepidermis von der Spitze derselben Frucht; Glycerin.  
 „ „ „ 20 a: *Capsicum „Nocera“ hort.*, Spaltöffnung der Innenepidermis von der Basis der Fruchtwand einer reifen, roten, 7 × 6 cm großen Frucht; Glycerin.  
 „ „ „ 20 b: Desgl.  
 „ „ „ 21: *Hyoscyamus niger* L., Spaltöffnung der inneren Fruchtwand einer 11 mm langen grünen Kapsel; Glycerin.  
 „ „ „ 22: *Datura stramonium* L., Spaltöffnung von der Epidermis eines Stachels (Dorns) einer jungen, 2 cm langen, grünen Frucht; Glycerin.  
 „ „ „ 23: Desgl., über die Epidermis emporgehobene Spaltöffnung von einem Stachel (Dorn) einer großen, 4 cm langen, dunkelgrünen Frucht; (Atemhöhle durch Auswüchse der Epidermiszellen verengt). Glycerin.  
 „ „ „ 24: Desgl., Spaltöffnung von der inneren Fruchtwand einer großen, 4,7 cm langen, grünen Frucht; in der Atemhöhle zwei Zellfortsätze quer getroffen; Glycerin.  
 „ „ „ 25: *Nicotiana rustica* L., Spaltöffnung der Außenepidermis vom mittleren Teil einer 11 mm langen, grünen Kapsel; Schließzellen mit dem Mesophyll verwachsen, Eingangsöffnung mit Kutikula und darunterliegendem Verschlusßpropf.; Glycerin.  
 „ „ „ 26: Desgl., Spaltenmutterzelle (bzw. verbildete Spalte?) der Außenepidermis von der Spitze einer 13 mm langen, grünen Kapsel; die Atemhöhle geschlossen; Glycerin.  
 „ „ „ 27: Desgl., Spaltöffnung der Außenepidermis von der Spitze einer 8 mm langen, grünen Kapsel mit verbildeten Schließzellen und verschlossener Atemhöhle; Glycerin.

Sämtliche Figuren sind, wo nicht anders bemerkt, gezeichnet nach Wasserpräparaten bei 350facher Vergrößerung und wurden bei der Wiedergabe auf die Hälfte verkleinert.

Die Herstellung der Zeichnungen zu den Klischees der Textabbildungen Nr. 1 und 3 sowie die Ausführung der übrigen Zeichnungen für die Reproduktion besorgte nach meinen Vorlagen in anerkennenswerter Weise Herr Robert Zeug, technischer Beamter, Wien, dem ich an dieser Stelle meinen Dank hierfür ausspreche.

**Druck.** — Vorausgehend 2 Tage ohne Niederschlag in Korneuburg. Trüber Tag, nur zeitweise Sonne\*, zeitweise Wind.

Zeit	Temp.	Luftdr.	Sonstige Witterungsangaben und Bemerkungen	Blüten und Fruchtknospen			Junge Früchte					Ältere (große) Früchte		
				V	III <sup>1)</sup>	IX <sup>2)</sup>	IV	VII	VIII	X	I	VI		
10 <sup>0</sup> —11	19 <sup>0</sup>	753 <sup>1/2</sup>	nur zeitweise Sonne (auf Augenblicke). S = Wind	+6	+4	.	+2	.	.	.	.	.	0	0
11—12	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
12—13	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
13	19 <sup>1/2</sup> <sup>0</sup>	753	diffuses Licht	+4	+6	+6	+2	+3	+2	+4	+4	0	0	0
14	19 <sup>1/2</sup> <sup>0</sup>	753—	diffuses Licht (wie oben)	+8	+10	+10	+2	+4	+4	+4	+4	0	0	0
15	19 + 0	752 <sup>1/2</sup>	stärkerer Wind	+8	+10	+8	0	+4	+4	+4	+4	0	0	0
16	18 <sup>1/2</sup> <sup>0</sup>	752 +	wie oben	+6	+10	+6?	0	+3	+4	+3	+4	0	0	0
17	18 <sup>0</sup>	752 +	wie oben	+6	+10	+8	+2	+4	+2	+2	+3 <sup>1/2</sup>	0	0	0
18	16 <sup>1/2</sup> <sup>0</sup>	752 +	Sonne hinter Wolken verschwunden	+4	+6	+4	0	+3	+	+	+	0	0	0

\* NB, Sonne spielte sicher keine Rolle während des Versuches.

<sup>1)</sup> Von derselben Pflanze.

<sup>2)</sup> Sehr junge Frucht.

### Erklärung der speziellen Abkürzungen und Zeichen in den Versuchen I—XXIV.

I, II, III . . . } fortlaufende Bezeichnungen der Früchte in den Versuchen.  
 1, 2, 3 . . . }  
 A, B, C . . . }  
 ± nach den Ziffern bedeutet kleinere nicht genau meßbare Abweichungen nach oben und unten.  
 + allein: geringer Überdruck (unter 1 mm).  
 ± vor den Ziffern: Überdruck } (Angaben der Innendrucke in mm Vaselineöl  
 Unterdruck ) [Dichte = 0,863], 15,7 mm = 1 mm Hg.)

stabil. = Überdruck beim Zusammenquetschen  
 inst. = Überdruck beim Zusammenquetschen  
 f. stab.; f. inst.; s. inst. = fast stabil; fast instabil; sehr instabil.  
 B.-A. XIII = Bundeserziehungsanstalt Wien XIII (Versuch XIV—XIX).  
 in den Früchten bei den Versuchen I—XIII und XXIV in mm Vaselineöl

### Versuch I.



**Versuch IIa und IIb.**

**Grauer Mohn (*Papaver somniferum*).** Korneuburg, 1925, 8. IX.  
**Druck.** — Milder Nachmittag; Sonne scheint durch Dunst, nicht mit voller Kraft. Zu Anfang des Versuches stärkerer Wind, später abflauend.

Zeit h	Temp. C.	Luftdr. mm	Sonstige Witterungsangaben und Bemerkungen	Blüten und Frucht- knospen		Junge Früchte		Mittlere Früchte		Früchte s. groß u. grün		Alte Früchte m. gelbem Stich (Größe mittel)		
				IV a	VI a	VII a	III a	II)	VIII a	IX a	X a	I a	V a	
12 <sup>45</sup>	18 <sup>1/2</sup> °	750—	Sonne, stärkerer Wind	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	
14 <sup>00</sup>	18 <sup>1/2</sup> °	749—		+12	+14	+12	+4	+4	+8	+4	+4	+4	+4	+4
15 <sup>00</sup>	19°	749—		+10	+19	+14	+9	+5	+8	+4	+4	+4	+2	+5
16 <sup>00</sup>	18°	748+		+14	+15	+8	+6	+5	+6	+3	+3	+3	•	+2
17 <sup>00</sup>	16°	748		+4	+6	+2	+	+3	+3	0	0	+	0	0
18	13 <sup>1/2</sup> °	747 <sup>1/2</sup>	+4	+4	0	0	+2	+	0	0	0+	0	0	

<sup>1)</sup> Dieselbe Frucht wie 31. August.

**Grauer Mohn (*Papaver somniferum*).** Korneuburg, 1925, 9. IX.  
**Druck** (Fortsetzung). — (Bezeichnungen wie 8. IX.)

Zeit h	Temp. C.	Luftdr. mm	Sonstige Witterungsangaben und Bemerkungen	Blüten und Frucht- knospen		Junge Früchte		Mittlere Früchte		Früchte s. groß u. grün		Alte Früchte m. gelbem Stich		
				IV a	VI a	VII a	III a	II	VIII a	IX a	X a	I a	V a	
9	17 <sup>1/2</sup> °	748+	Sonne im Dunst, schwach scheinend; nahezu windstill Sonne, wie vorher; leichte Brisen Sonne wie vorher; etwas Wind zeitweise Sonne; etwas Wind ab 12 <sup>00</sup> h Wolken, Regenschauer, Wind Sonne durch Wolken scheinend, leichte Windeböen <sup>1)</sup>	+14	+10	+4	+3	+3	+5 <sup>1/2</sup>	0	+	+	+	
10	19°	748—		+9	+10	+4	+4	+3	+5 <sup>1/2</sup>	0	+	+	+	+
11	19°	748—		+9	+12	+4	+4	+3	+5	0	+	+	+	+
12	20°	748—		+12	+14	+8	+6	+5	+8	0	+	+	+	+3
13	16°	747 <sup>1/2</sup>		+6	+10	+6	+3	+3	+4	0	+	+	+	0
14	18°	747 <sup>1/2</sup> +	+11	+12	+6	+4	+4	+6	0	+	+	+	+	

**Versuch IIc und III.**

Zeit h	Temp. C	Luftdr. mm	Bemerkungen	Fruchtknospen			Junge Früchte			Früchte			Alte Früchte		
				IV a <sup>1)</sup>	VI a	XI a	VII a	III a	III a	II	VIII a <sup>2)</sup>	X a	I a	V a	IX a
9	12 <sup>0</sup> —	755—	Sonne im Dunst	+16	+4	.	0	.	.	+2	+3	0	0	0	0
10	13 <sup>0</sup> +	754 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> +	zeitweise Sonne, Wind	+18	+8	.	+4	.	.	+2	+4	+2	+	0	0
11	14 <sup>0</sup> —	754 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	Desgl.	+12	— <sup>3)</sup>	.	+6	+8	.	0	+5	+2	+	0	0
12	15 <sup>0</sup>	754 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	Desgl.	+13	.	.	+17	+8	.	— <sup>3)</sup>	+6	+2	0	0	0
13	14 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> <sup>0</sup>	754+	starker Wind, keine Sonne vorher	+9 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	.	.	+11	+5	.	.	+2	+2	0	0	0
14	13 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> <sup>0</sup>	754—	etwas Wind, keine Sonne vorher	+10	.	.	+12	+9	.	.	.	+2	0	0	0
15	13 <sup>0</sup>	754—	wie oben	+10	.	.	+6	+8	.	.	.	+2	0	0	0
16	12 <sup>0</sup>	753 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	keine Sonne, windstill	+6	.	.	+8	+6	.	.	.	0	0	0	0
17	11 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> <sup>0</sup>	753+	wie oben	+5	.	.	+7	+5	.	.	.	0	0	0	0

<sup>1)</sup> Frische Frucht derselben Pflanze (IV a undicht), 9<sup>00</sup> h angestochen. <sup>2)</sup> Undicht, verschmiert und frisch angestochen. <sup>3)</sup> Undicht.

**Grauer Mohn (*Papaver somniferum*). Korneuburg, 1925, 22. IX.**

**Druck.** — Sonziger Nachmittag. Anfangs fast vollständig windstill, ca. ab 15 h stärker werdender Wind bis zu Ende des Versuches.

Zeit h	Temp. C	Luftdr. mm	Sonstige Witterungsangaben und Bemerkungen	Blüten und Frucht- knospen		Junge Früchte, klein, grün 2—3 cm		Mittlere Früchte, mittelgroß, grün, 3—4cm		Alte Früchte						
				7	9—	4	8	5	6	sehr groß, 5—6 cm	sehr fleckig 4	1	2	2	α	β
13 <sup>00</sup>	20 <sup>0</sup>	749 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> —	sehr leichte Lüftchen ab 15 h leichter Wind die restlichen Früchte infolge des heftigen Windes undicht.	+6	+5	+8	+8	+3	+4	+2	+3	+4	+4	+2	+4	
15	19 <sup>0</sup>	748 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> +		+7	+6	+8	+6	+3	+4	+2	+2	+2	+4 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	+4	+2	+4
18	18 <sup>0</sup>	747		—	—	+6	+4	—	—	0	0	0	+2	0	—	—
12	Früchte vom 15. IX. (S. IX.)			VII a		VIII a		IX a								
13 <sup>00</sup>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
15	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
18	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

<sup>1)</sup> Marke verschoben?

**Versuch IVa und IVb.**

**Grauer Mohn (*Papaver somniferum*). Korneuburg, 1925, 29. IX.**  
**Druck.** — Trüber sonnenloser Nachmittag; fast windstill.

Zeit h	Temp. C	Luftdr. mm	Sonstige Witterungsangaben und Bemerkungen	Blüten und Fruchtknospen		Junge Früchte	Mittlere Früchte	Alte Früchte	
				IX (klein)	IV (groß)			groß, grün, fleckig	gelb
						VII	VIII	VI	I
3 <sup>00</sup>	12 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> ° +	753 +	etwas Wind	+4	+5	+3	+3	0 +	+
5	13° 0	753	—	+4	+5	+3	+3	0 +	+
7	12° 0	753	(Überdruck b. Quetschversuch.) ab 18 h Regen einsetzend	+3	+5	+2	+2	0 +	0
8	10° 0	753	(Überdruck b. Quetschversuch.)	+	+4	0	0	0	0
				(stab.)	(stab.)	(stab.)	(stab.)	(instab.)	(instab.)
				(stab.)	(stab.)	(stab.)	(stab.)	0	0

**Grauer Mohn (*Papaver somniferum*). Korneuburg, 1925, 3. X.**

**Druck** (Fortsetzung.) — Bezeichnungen wie 29. IX.; die mit „a“ bezeichneten Nummern neu.  
 Morgens Nebel, Sonne in diesem sichtbar; sodann Sonne. Sehr schöner, ruhiger, fast ganz windstillter Tag.  
 Um 9 h standen sämtliche intakten Manometer auf 0, in einem Falle war ein geringer Unterdruck (ca. —4 mm) zu sehen. Früchte mit Tau oder Reif bedeckt.

Zeit h	Temp. C	Luftdr. mm	Sonstige Witterungsangaben u. Bemerkungen	Blüten und Fruchtknospen		Junge Früchte	mittlere Früchte		Alte Früchte	
				IV	IX		III a	VII	VIII	IX a
				VI a	IX	III	V	VI	VII a	I
1	19° 0	755—	Sonne	— <sup>1)</sup>	+5	+3	+3	+3	+2	+
3	20 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> ° (Max. 21 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> °)	755—	(Überdr. b. Quetschversuch.) Desgl.		(stab.) +6	(stab.) +3	(stab.) +5	(instab.) +3	(instab.) +2	(instab.) +2
5	20 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> °	754—	Desgl.		(stab.) +7	(stab.) +4	(stab.) +4	(instab.) +3	(instab.) +2	(f. st.) +4
					(stab.) +8	(—)	(stab.) +5	(instab.) +3	(instab.) +2	(f. st.) +4
					+8	0 <sup>2)</sup>	+5	+3	+2	+3

**Versuch V.**

Zeit h	Temp. *)		Luftdr. mm	Sonstige Witterungsangaben und Bemerkungen	Frucht- knospen		Mittlere Früchte	Früchte groß, grün breit		Früchte sehr groß, fleckig gelb- grün III	Früchte sehr groß m. gel- bem Stich XIII
	VII <sup>1)</sup>	IX			V <sup>1)</sup>	I <sup>2)</sup>		VII <sup>1)</sup>	XI		
9 <sup>15</sup> 2 Min. später:	19 <sup>0</sup> —		745 +	Sonne (Überdr. b. Quetschversuch): keine Sonne, Wind (Beim Anstich):	+	+	•	•	•	•	•
				Ab 10 <sup>30</sup> h Sonne, etwas Wind, Dunst (beständigeere Bedingungen als vorher)	stab.	stab.	+	+	0	+	•
11	22 <sup>0</sup> +		745 +	keine Sonne, kein Wind	stab.	stab.	+	+	inst.	stab.	•
11 <sup>45</sup>				keine Sonne, kein Wind	stab.	stab.	+	+	inst.	stab.	•
12 <sup>15</sup>	25 <sup>0</sup>		745—	anfangs: Sonne, fast kein Wind am Ende der Ablesung: keine Sonne, Wind (— nicht abgelesen, da Bedingungen wechselten.)	+1	+4	+2	+3	0	+	•
12 <sup>45</sup>	24 <sup>1</sup> / <sub>5</sub> <sup>0</sup>		?	keine Sonne, fast kein Wind	•	+3	•	•	inst.	stab.	0
13 <sup>30</sup> ca. 5 Min. später:	27 <sup>0</sup> —			keine Sonne; fast kein Wind	—	—	—	—	•	—	inst.
	24 <sup>0</sup> +		744 <sup>1</sup> / <sub>5</sub>	(desgleichen.) — 14 <sup>30</sup> h 22 <sup>1</sup> / <sub>5</sub> <sup>0</sup> C; Ab 14—14 <sup>30</sup> h, Bedingungen gleichmäßiger. Ab 14 h Himmel vollständig bewölkt. Ab 15 <sup>30</sup> h Regenschauer, sehr leichter Spritzer, vorübergehend, Rückgang der Manometer.	+1	+2	+6	+2	0	—	0 +
16 (etw. später)	22 <sup>0</sup> —		743 <sup>1</sup> / <sub>5</sub> +	keine Sonne; fast kein Wind (einzelne Tropfen fallen)	stab.	stab.	stab.	stab.	inst.	stab.	inst.
17 <sup>15</sup>	21 <sup>0</sup>		743 <sup>1</sup> / <sub>5</sub>	keine Sonne; fast kein Wind	0 +	+2	0	0	0	—	0 +

Die untersuchten Pflanzen der Kultur schön grün, z. T. mit Knospen und frischen Blüten; höchstens die unteren Blätter der Pflanzen am Rand und an der Spitze gelb.

<sup>1)</sup> Nr. IV und V von einem Versuch am 19. August. <sup>2)</sup> Von derselben Pflanze. <sup>3)</sup> Verschlamm und frisch angestochen, da nicht mehr intakt.  
<sup>4)</sup> Undicht. <sup>5)</sup> NB. Thermometer in einem Gebüsch frei an der Straße.

## Versuch VI.

**Grauer Mohn (*Papaver somniferum*).** Leobendorf, Waldrand, ca. 200 m ü. d. Meere, 1926, 23. VIII.

**Druck.** — (Bezeichnungen wie 21. VIII. Nummern mit „a“ neu.)

Vortag Regen (nachmittag). Vormittag Sonne, teilweise bewölkt; ziemlich starker W-Wind mit Kälteinfällen. Nachmittags regnerisch, windig. — Großer Teil der Manometer vom Vortag infolge Windstörung außer Funktion.

Zeit h	Temp.*) C	Luftdr. mm	Sonstige Witterungsangaben und Bemerkungen	Fruchtknospen			Mittlere Früchte klein IX a	Große Früchte zieml. groß VII a <sup>1)</sup>	Große Früchte VI <sup>1)</sup>	Große Frucht m. gelbem Stiel VIII a <sup>1)</sup>
				X a	V	alt III a				
11	20°	746—	Sonne	.	+10 stab.	.	.	0 inst.	.	.
11 <sup>30</sup>	ungefähr wie oben		Sonne, ungefähr wie oben, dann Regentropfen, wechschnd	+8 stab.	.	.	(ca. 12 h) +2 stab.	0 + inst.	.	0 inst.
12	20 <sup>1</sup> / <sub>4</sub> °	745 +	vorübergehend Sonne, etwas Wind	+7 stab.	+9 stab.	.	+2 + stab.	0 + inst.	0 + inst.	0 inst.
13 <sup>30</sup>	22°	745—	Sonne, Wind	+8 stab.	+13 stab.	+4 stab.	+3	0 inst.	0 inst.	0 + inst.
13 <sup>45</sup>	19°	?	leichter Regen, Abkühlung, Wind; 13 <sup>30</sup> Sonne, Wind, ab ca. 14 h f. keine Sonne, Wind	.	.	.	.	.	.	.
14 <sup>15</sup>	18 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> °	745	keine Sonne; Wind, bewölkt	+6 stab.	+8 stab.	+4 stab.	+2 stab.	0 inst.	0 inst.	0 inst.
15 <sup>30</sup>	16° 15 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> °	745	anfangs . . . } keine Sonne, am Ende der } leichter Wind Ablesung . . }	ca. +5 <sup>1)</sup> stab.	+2 stab.	0 stab.	0 stab.	0 inst.	0 inst.	0 f. stab. 0 inst.

Nach der Ablesung Regen einsetzend; hierauf Gewitter und starker Platzregen. Öffnungen der Manometer mit Glaskappen versehen.

Pflanzen etwas vorgeschrittener wie 21. VIII., aber noch schön grün.

\*) Von derselben Pflanze. ?) Glaskappe abgefallen, etwas Regenwasser eingedrungen. \*) NB. Thermometer in einem Gehäusch, frei an der Straße.

**Versuch VII.**

**Grauer Mohn** (*Papaver somniferum*). Leobendorf, Waldrand, ca. 200 m ü. d. Meer, 1926, 26. VIII.

**Druck.** — (Bezeichnungen wie 23. VIII. Nummern mit „b“ neu.)  
Zwei Vortage schön. Sehr schöner Tag. Sonne, fast kein Wind.

Zeit h	Temp.*) C	Luftdr. mm	Sonstige Witterungsangaben und Bemerkungen	Frucht- knoten v. Blüten XII b, XIII b	Fruchtknospen (klein)		Mittlere Früchte III a, VII a <sup>2</sup>	Früchte groß, grün saftig XI b	Früchte groß, gelb VI a, VIII a <sup>2</sup>
					II b <sup>1</sup> ) I b <sup>1</sup> )	X a X b <sup>2</sup> )			
9 <sup>00</sup>	23½ <sup>0</sup> —	744½	Sonne, kein Wind	· stab.	· stab.	· stab.	+6 stab.	· stab.	0+ inst.
11	26½ <sup>0</sup>	744—	10—11 h, b. Anstich Sonne, kein Wind	+1 stab.	· stab.	· stab.	+6 stab.	· stab.	0 inst.
12	29 <sup>0</sup>	743½	Sonne, kein Wind	+2 stab.	+12 stab.	· stab.	+6 stab.	(11 <sup>25h</sup> ) +1 inst.	0 inst.
13	29½ <sup>0</sup> +	743	Sonne, fast kein Wind	+2 stab.	+18 stab.	· stab.	+6 stab.	0 inst.	+2 inst.
14	30 <sup>0</sup> —	742 +	Sonne, fast kein Wind	0+ stab.	+22 stab.	· stab.	+6 stab.	0+ f. inst.	+2 inst.
15	28 <sup>0</sup> +	742	Sonne, fast kein Wind	+2 stab.	+22 stab.	· stab.	+6 stab.	0+ inst.	+2 inst.
16	27 <sup>0</sup> +	741 +	Sonne (z. T. in Wolken) fast kein Wind Pflanzen im Schatten, leichter Wind	+1 stab.	+16 stab.	· stab.	+5 stab.	0 inst.	+2 inst.
				0+ stab.	+12 stab.	· stab.	+4 stab.	0 inst.	0+ inst.

I b: Pflanze grün;  
II b: Pflanze ziemlich grün;  
VI, VII a, VIII a, IX a, X b: Pflanze grün;  
XI b: Pflanze sehr grün;  
XII b, XIII b: Pflanzen z. T. mit gelbgrünen Blättern;  
IX b: Pflanze grün.

<sup>1</sup>) Zweimal angestochen! (Erste Wunde verschmirt.) <sup>2</sup>) Von derselben Pflanze. <sup>3</sup>) Undicht. <sup>4</sup>) NB. Thermometer in einem Gebüsch frei an der Straße.

## Versuch VIII.

**Grauer Mohn** (*Papaver somniferum*). Leobendorf, Waldrand, ca. 200 m üb. d. Meer, 1926, 28. VIII.

**Druck.** — (Bezeichnungen wie 26. VIII, Nummern mit „c“ neu.)

Vortag ohne Regen. Vormittag: zeitweise Sonne, bewölkt; zeitweise leichter Wind. Ab 10<sup>30</sup> h fast keine Sonne, nachmittags wechselnd.

Zeit h	Temp. *) C.	Luftdr. mm	Sonstige Witterungsangaben und Bemerkungen	Frucht- knoten von Blüten XII c	Fruchtknospen		Mittlere Früchte		Frucht groß, grün X c	Früchte groß, gelb VI) (VIII a <sup>1</sup> )	
					s. jung V c	X b <sup>1</sup> )	XI c	IX a <sup>1</sup> ) mit gelbem Stich VII a <sup>1</sup> )			
10 <sup>45</sup>	17° +	750 +	(keine Sonne) keine Sonne, kein Wind	(11—11 <sup>15</sup> h) +5 stab., +9 stab.	+5 + stab.	(11 <sup>15</sup> h) +2 stab.	+2 stab.	+2 inst.	.	0 inst.	0 inst.
12	18 <sup>1/2</sup> ° 0	749 <sup>1/2</sup>	fast keine Sonne, fast kein Wind	+7 stab.	+12 stab.	+4— stab.	+3 stab.	+2 inst.	+2 inst.	0 inst.	0 f. inst.
13	18° +	749 +	keine Sonne, fast kein Wind	+3 stab.	+7 stab.	0 + stab.	+2 stab.	+2 inst.	0 inst.	0 inst.	0 inst.
14	21°	749—	Sonne (auch vorher), leichter Wind	+3 <sup>1</sup> ) stab.	+6 stab.	+4 stab.	+4 stab.	+2 + inst.	+2 inst.	0 + inst.	0 + inst.
15 <sup>45</sup>	18 <sup>1/2</sup> ° +	748 <sup>1/2</sup>	vorher Sonne; Pflanzen im Schatten	+2 <sup>1</sup> ) stab.	+8 stab.	+2 stab.	+2 stab.	+2 inst.	0 inst.	0 inst.	0 inst.
17 <sup>30</sup>	16 <sup>1/2</sup> °	748 +	keine Sonne, kein Wind	0 <sup>1</sup> )	+2 stab.	0 stab.	+0 stab.	+1 inst.	0 inst.	0 inst.	0 inst.

V c: Pflanze sehr schön grün, bis auf die untersten Blätter.

VI, VII a, VIII a, IX a, X b: Pflanze desgl.

X c: Pflanze ziemlich schön grün.

XI c: Pflanze sehr schön grün.

XII c: Pflanze ziemlich grün, einzelne der unteren Blätter am Rande gelb.

<sup>1</sup>) Von derselben Pflanze. <sup>2</sup>) Blumenblätter geschlossen! <sup>3</sup>) Beschattet.

<sup>4</sup>) NE. Thermometer in einem Gebüsch frei an der Straße.

**Versuch IX.**

**rauer Mohn** (*Papaver somniferum*). Korneuburg, 1925, 15. IX.

**Spaltweiten** ( $l' = 2,85 \mu$ ). — **Druck.** — Keine Sonne; kein Wind (vgl. Versuch IIc).

Nr.	Untersuchte Früchte	cm	Druck	Stabil od. instabil	Infiltration mit Benzol, außen	Äußere Spalten	Innere Spalten	Beobachtet:
1	junge Frucht	2½	+7	stabil	sehr gering	geschlossen	weit offen	lufttrocken
2	} alte Früchte) (fleckig)	5—6	0	sehr instabil	sehr stark	schwach, aber geschlossen	deutlich offen	lufttrocken schw. Vgr.
3								

Klappen der beiden alten Früchte untersucht, intakt.

Schnitte durch die verdächtigen und fast alle anderen Zähne der Kapsel; Epidermis darunterliegende Gewebe überall intakt. Innere Epidermis verholzt (mit Phloroglucinure flächig stark rot).

**Versuch X.**

**rauer Mohn** (*Papaver somniferum*). Korneuburg, 1925, 22. IX.

**Spaltweiten** (außen). — **Druck.** — Sonne; Wind (vgl. Versuch III).

Nr.	Untersuchte Früchte	Druck	Stabil od. instabil	Infiltration mit Benzol, außen	Äußere Spalten
1	ausgewachsene sehr große grüne Frucht	0 oder + 0	instabil	stark fleckig	deutlich und weit offen
2	Desgl.	0 oder + 0	instabil	stark fleckig	deutlich und weit offen (Mehrzahl); einzelne ½ Schließzellenbreite
3	junge Frucht (ca. 2½ cm)	+8 ca.	stabil	punktweise	sämtlich geschlossen
4	Desgl.	+8 ca.	stabil	punktweise	teils etwas geöffnet (ansch. schwächer als Nr. 2)
5	sehr große fleckige Frucht	0	instabil	flächenhaft stark	geöffnet, ansch. etwa wie Nr. 2

mitte der gleichen Fruchregion und Weltgegend.



## Versuch XI.

Zeit h	Nr.	Untersuchte Früchte	cm	Druck	Stabil oder instabil	Infiltration mit Benzol, außen	Äußere Spalt- öffnungen	Innere Spalt- öffnungen	Beobachtet: 1) außen, 2) innen
14—15	1	Fruchtknoten einer nicht geöffneten Knospe	$1\frac{1}{4}$ $\times 1,3$	.	.	.	größerer Teil punktförmig und auch weiter offen	Teil, und zwar die älteren, ausgebildeten wenig geöffnet	1) Öl, st. Vgr.; lufttrocken, st. u. schw. 2) Öl, st. Vgr., auch lufttrocken
15 bis 15 <sup>00</sup>	2	mittelgroße junge Frucht, grün	$3\frac{1}{2} \times 3$	+6	stabil	punktförmig	ansch. alle schlitzförmig geöffnet	deutlich ziemlich weit geöffnet	lufttrocken und Öl, st. u. schw. Vgr.
15 <sup>00</sup> bis 16	3	größere ältere Frucht mit etwas gelbem Stich	$4 \times 3\frac{1}{2}$	+4	instabil	nur in der Mitte fleckig	alle ziemlich weit offen, bis $\frac{1}{2}$ Schließzellenbreite	weit offen $\frac{1}{2}$ Schließzellenbreite	lufttrocken und Öl, st. u. schw. Vgr.
16 bis	4	ältere Fruchtknospe oder sehr junge Frucht, grün	$2,2 \times 2$	+6	stabil	punktförmig	kleiner Teil etwas geöffnet, der andere geschlossen	$\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Schließzellenbreite offen	lufttrocken und Öl, st. u. schw. Vgr. <sup>1)</sup>
17 <sup>00</sup>	5	größere ältere Frucht mit etwas gelbem Stich	$4 \times 3$	0	instabil	überall fleckig	alle $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Schließzellenbreite offen	$\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Schließzellenbreite, z. T. noch weiter offen	lufttrocken und Öl, st. u. schw. Vgr. <sup>1)</sup>

Schnitte und Infiltration der gleichen Fruchtregion und Weltgegend (Sonnenseite). An Nr. 2, 3 und 5 sämtliche Zähne (Klappen) untersucht und Gewebe an Querschnitten intakt befunden. Innenepidermis bei Nr. 2 unverholzt, Nr. 3 und 5 stark verholzt (mit Phloroglucin-Salzsäure, flächig stark rot).

<sup>1)</sup> Innere und äußere Spalten gemeinsam untersucht.

**Versuch XII.**

**Grauer Mohn (*Papaver somniferum*). Wien, Augarten, 1926, 14. VIII.**

**Spaltweiten. — Druck. — Sonne, anfangs etwas Wind.**

Zeit h	Nr.	Untersuchte Früchte	cm	Druck	Stabil oder instabil	Infiltration mit Benzol	Äußere Spalt- öffnungen	Innere Spalt- öffnungen	Beobachtet:
14 <sup>00</sup>	1	Fruchtknoten einer nicht geöffneten Knospe	1,4 × 1,0	.	.	flächig	meist deutlich, strich- oder punktförmig offen, viele bis 2'	deutlich strich- oder punktförmig offen viele bis 2'	lufttrocken u. Öl, st. u. schw. Vgr.
16 <sup>00</sup>	2	Fruchtknospe	2 1/2 × 2	+3	stabil	punktförmig	ziemlich kl. Teil geöffnet (Max. 2')	1/4 bis über 1/2 Schließzellenbreite offen (Max. f. 4')	
16 <sup>45</sup>	3	Frucht ziemlich groß, grün	4 × 2 1/4	0	f. stabil	stellenweise fleckig	meist schlitz- oder punktförmig geöffnet (fast geschlossen), ca. 1', nur einzelne 1 1/2' offen	anseheinend 1/2 bis 1/4 Schließzellenbreite offen (nicht deutlich zu ersehen)	

Nr. 3: Innenepidermis verholzt (mit Phloroglucin-Salzsäure rot). Pflanzen der Kultur mit merklichen Anzeichen des Verdorrrens (Blätter gelb, z. T. trocken).

## Versuch XIII.

Grauer Mohr (*Papaver somniferum*) Leobendorf, Waldrand, ca. 200 m ü. d. Meer. 1926, 28. VIII.  
Spaltweiten. — Druck. — Diffuses Licht; zeitweise Sonne und Wind (vgl. Versuch VIII).

Zeit h	Nr.	Untersuchte Früchte	cm	Druck	stabil oder instabil	Infiltration mit Benzol, außen	Äußere Spalt- öffnungen	Innere Spalt- öffnungen	Beobachtet: 1) innen 2) innen	Witterungs- verhältnisse
13 <sup>00</sup>	1	Fruchtknospe, groß, grün	1,8 × 1,8	+8	stabil	keine	geschlossen	alle offen, 1/4 Schließzellen- breite, bis 3' Max.	1) Öl, lufttrocken, st. u. schw. Vgr. 2) Öl, lufttrocken, st. u. schw. Vgr.	keine Sonne
14 <sup>00</sup>	2	große Frucht	4 1/2 × 4	+4	fast inst.	dicht flächig punktiert	1/4 Schließzellen- breite offen, viele 1 1/2—2', Max. 3'	wenig offen, 1/4—1/3 Schließzellen- breite; Teil verengt oder schlitzzförmig offen, Max. 3'	1) Öl, lufttrocken, st. u. schw. Vgr. 2) Öl, lufttrocken, st. u. schw. Vgr.	Sonne, zeitw. leiser Wind
14 <sup>00</sup>	3	Fruchtknospe	1,8 × 2	+10	stabil	stellenweise streifig-punk- tiert	geschlossen; nicht unterscheidbar, ob ein Teil strichförmig offen	1/4—1/3 Schließzellen- breite offen, Max. 3—4'	1) Öl, lufttrocken, st. u. schw. Vgr. 2) Öl, lufttrocken, st. u. schw. Vgr.	Sonne, zeitw. leiser Wind
15 <sup>00</sup>	4	Junge Frucht, sehr grün	3 × 2	+4	stabil	gleichmäßig punktförmig, nicht sehr dicht	Teil schwach schlitzz- förmig offen, anderer geschlossen, Max. 1'	1/4—1/3 Schließzellen- breite offen, Max. 3'	1) Öl, lufttrocken, st. u. schw. Vgr. 2) Öl, lufttrocken, st. u. schw. Vgr.	keine Sonne (vorher desgl.)
16	5	Frucht groß, grün	5 × 4 1/2	0	stabil?	ziemlich stark fleckig	alle schwach schlitzz- förmig geöffnet, schwächer wie Nr. 2, zieml. viele 1' offen, Max. 2'	1/4—1/3 Schließzellen- breite offen, Teil verengt, f. geschlossen Max. 3'	1) Öl, lufttrocken, st. u. schw. Vgr. 2) Öl, lufttrocken, st. u. schw. Vgr.	keine Sonne (1/2 St. im Schatten)
16 <sup>00</sup>	6	Frucht groß, grün	4 × 4 1/2	+2	stabil	flächig punktiert	1/4 Schließzellenbreite oder schlitzzförmig offen, viele 1', Max. 2'	1/4—1/3 Schließzellen- breite offen, Teil verengt schlitzzförmig od. f. geschl., Max. 3'	Öl, lufttrocken, st. u. schw. Vgr.	keine Sonne
17	7	Fruchtknoten einer nicht geöffneten Blüte (Knospe im Entfallen)	1,4 × 1,2	.	.	fast flächig	Teil (die größeren) punktförmig geöffnet, Max. 1'	mehr oder weniger punktförmig geöffnet, fast 1'	Öl, lufttrocken, st. u. schw. Vgr.	keine Sonne

Endokarp: Nr. 1 u. 3: unverholzt.

Nr. 2, 5 u. 6: Epidermiszellen stark verdickt, verholzt (m. Phloroglucin-Salzsäure flächig stark rot); Zähne (Klappen) der Kapseln

Nr. 4: Epidermiszellen wenig verdickt, schwach verholzt (m. Phloroglucin-Salzsäure flächig rosa) geschlossen. Samen: weiß.

**Versuch XIV.**

**Ilkraut** (*Chelidonium maius*). Wien B.-A. XIII, 1926, 4. VIII. vorm.

**Spaltweiten** (1' = 2,85  $\mu$ ). — Vortag sehr schön, nur nachmittags Regen.

Schöner Vormittag, Sonne im Dunst, fast kein Wind.

nr.	Untersuchte Früchte	cm	Samen	Äußere Spalten	Innere Spalten	Beobachtet
a) Schattenpflanzen:						
1	bereits geöffnet, Samen ausstreuend (Innenepidermis stark knotig verdickt)	3	schwarz	geschlossen	Mehrzahl verengt bzw. geschlossen, Teil bis 1' geöffnet (Max.)	lufttrocken Öl, st. u. schw. Vgr.
2	grün, sehr schwach besonnt (Innenepidermis stark knotig verdickt)	4 1/2	schwarz	z. T. sehr schwach geöffnet	weit offen, einzelne bis 6'	—
b) Sonniger Standort:						
3	grün (Innenepidermis schwach verdickt, schwach verholzt)	4	braun	ansch. geschlossen	bis Schließzellenbreite offen	—

**Versuch XVII.**

**Ilkraut** (*Chelidonium maius*). Wien B.-A. XIII, 1926, 7. VIII. vorm.

**Spaltweiten**. — Ganz bewölkt (in der Nacht Regen), Gras naß; fast kein Wind.

nr.	Untersuchte Früchte	cm	Samen	Äußere Spalten	Innere Spalten	Beobachtet
a) Freilandpflanze (dieselbe wie am Vortag):						
1	grün, leicht aufspringend beim Öffnen	3,3	fast schwarz	großer Teil deutlich geöffnet (etwa 1' bes. an der Spitze, andere geschlossen)	ziemlich weit offen, 1/4—1 Schließzellenbreite (einzelne 4' offen)	lufttrocken st. und schw. Vgr.
2	grün	2,3	sehr klein weiß	zieml. Anzahl geöffnet z. T. sehr deutlich (bis 1' offen)	1/4 bis über 1/2 Schließzellenbreite offen (Max. 3')	Desgl.
3	grün	1,5	desgl.	kleine Anzahl deutlich offen (bis über 1' Max.)	1/4—1/2 Schließzellenbreite offen (Max. 2 1/2')	Desgl.
4	grün	2	1 schw.-brauner Same	ansch. geschlossen, vielleicht sehr kleiner Teil sehr schwach geöffnet	1/4—1/2 Schließzellenbreite offen (einzelne bis 2')	Desgl.
b) Schattenpflanze (wie oben):						
5	grün, leicht aufspringend beim Öffnen	4	schwarz	Mehrzahl offen, sehr viele deutlich (einzelne bis 2 1/2', fast 3')	1/4 bis über 1/2 Schließzellenbreite offen (einzelne bis 5')	Desgl.

**Versuch XVa.**

**Schöllkraut** (*Chelidonium majus*) Wien B.-A. XIII, 1926, 5. VIII. vor  
**Spaltweiten.** — Bewölkt, keine Sonne, kein Wind.

Zeit h	Nr.	Untersuchte Früchte	cm Samen	Äußere Spalten	Innere Spalten	Beobac	
S c h a t t e n p f l a n z e n :							
10	1 <sup>1)</sup>	grün, beim Öffnen leicht aufspringend	5	schwarz	zieml. Teil deutlich sichtbar, jedoch schlitzförmig geöffnet (bis ca. 1')	weit geöffnet (bis 7')	lufttrockenst. u. schw.
10 <sup>15</sup>	2 <sup>1)</sup>	grün, beim Öffnen leicht aufspringend	4,5	schwarzbraun	zum Teil deutlich sichtbar, wenn auch nur schlitzförmig geöffnet (bis 1')	sehr weit geöffnet, nicht wenige bis Schließzellenbreite (einzeine bis 9')	Desg
10 <sup>30</sup>	3 <sup>1)</sup>	grün	2,7	weiß, groß	z. T. anscheinend punktförmig geöffnet, nicht deutlich sichtbar	deutlich bis 1/2 Schließzellenbreite offen (einzelne bis 3')	Desg
10 <sup>45</sup>	4 <sup>1)</sup>	grün	2,4	weiß	anscheinend (bes. b. schw. Vgr.), wenn auch nur sehr schwach, punkt- oder schlitzförmig geöffnet. Teil jedenfalls deutlich sichtbar, bis über 1' offen	fast alle offen, bis etwa 1/2 Schließzellenbreite (bis 2')	Desg
11 <sup>00</sup>	5	grün	2,4	braun	anscheinend z. T. offen, wenn auch nur sehr schwach schlitzförmig, einzelne sicher deutlich offen, bis ca. 1' Max.	bis etwa 1/2 Schließzellenbreite offen (mehrere 3')	Desg
11 <sup>45</sup>	6	grün	2	weiß, klein	wenigstens z. T. schlitzförmig offen (st. Vgr.), einzelne bis 1'	etwa 1/4 Schließzellenbreite offen (einzelne bis 2')	Desg
12	7	—	4,5	braun	weitaus die Mehrzahl deutlich sichtbar geöffnet, einzelne bis 2'	ca. 1/4—1/2 Schließzellenbreite geöffnet (mehrere 4—5')	Desg

<sup>1)</sup> Von der gleichen Pflanze.

**Versuch XVb.**

5. VIII. nachm.

ben Fruchthälften nach Liegen in verstopfter Glashülse (belichtet).

Nr.	Äußere Spalten	Innere Spalten	Beobachtet
1	anscheinend geschlossen, nur einzelne vielleicht etwas geöffnet	deutlich verengt, manche ziemlich stark, nur bis 2—2½' Max. offen	lufttrocken, st. u. schw. Vgr.
2	anscheinend geschlossen, einzelne sicher, aber nur sehr schwach schlitzförmig geöffnet	Mehrzahl deutlich verengt bis fast zum vollständigen Verschuß, einzelne nur bis 1—2' Max. offen	Desgl.
3	anscheinend geschlossen, nicht genügend deutlich erkennbar	verengt bis fast zum vollständigen Verschuß, einzelne bis 1' Max. offen	Desgl.

**Versuch XVc.**

Dieselben Hälften in Wasser untergetaucht gelegen

Nr.	Äußere Spalten	Innere Spalten	Beobachtet
2	in ziemlicher Anzahl sehr deutlich weit offen (über 2')	in ziemlicher Anzahl weiter offen, bis 5' Max.	—
3	in ziemlicher Anzahl deutlich offen	in ziemlicher Anzahl offen (bis 3')	—

## Versuch XVIa.

**Schöllkraut** (*Chelidonium majus*) Wien B.-A. XIII, 1926, 6. VIII. v

**Spaltweiten.** — Ganz bewölkt; zeitweise Windstöße (lang aussetzend); gegen 12h etwas F  
(Pflanzen bzw. Früchte trocken.)

Zeit h	Nr.	Untersuchte Früchte	cm	Samen	Äußere Spalten	Innere Spalten	Beob
(Nr. 1 Freilandpflanze; Nr. 2—4 Schattenpflanze?)							
10	1	grün, leicht aufspringend beim Öffnen	4,5	schwarz	Großteil sehr schwach geöffnet, bei manchen deutlich durchzusehen, einzelne bis fast 1' offen	weit offen, meist schließzellenbreit (einzelne 6')	lufttrocken st. u. s Vgr
10 <sup>15</sup>	2	gelbgrün, sehr leicht aufspringend beim Ankommen	4,5	schwarz	z. T. anscheinend verschlossen, z. T. sicher geöffnet, bis über 1'	verengt, großer Teil fast bis zum Verschluss; nur bis 2' Max. geöffnet	Desg
10 <sup>30</sup>	3	gelbgrün, leicht aufspringend	4	schwarz	z. T. anscheinend verschlossen, kleiner Teil sicher geöffnet, sehr schwach	mäßig offen, Teil verengt, einzelne geöffnet bis über 3'	Desg
11 <sup>15</sup>	4	grün, leicht aufspringend, anscheinend am Grunde verletzt	2,5	schwarz	anscheinend geschlossen, kleiner Teil sehr schwach geöffnet	ca. $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Schließzellenbreite offen, einzelne bis 3', einzelne verengt	Desg

## Versuch XVIb.

6. VIII. nachm

Dieselben Fruchthälften nach Stehen in offener Glashülse.

Zeit	Nr.	Äußere Spalten	Innere Spalten	Beobac
13 <sup>15</sup>	1	z. T. geschlossen, teils sicher schwach geöffnet (wie oben)	stark verengt, manche fast bis zum vollständigen Verschluss, einzelne höchstens bis 2' geöffnet	lufttrocken st. u. s Vgr
13 <sup>30</sup>	2	geschlossen, Unterschied gegen früher nicht gut festzustellen	wie früher sehr verengt, Unterschied nicht gut festzustellen	Desg
13 <sup>30</sup>	4	anscheinend geschlossen, nicht gut erkennbar	verengt, manche ganz geschlossen, höchstens 1' offen	Desg

**Versuch XVIc.**

Dieselben Hälften in Wasser untergetaucht gelegen.

t	Nr.	Äußere Spalten	Innere Spalten	Beobachtet
	1	fast alle weit offen, viele 2', einzelne bis 3'	fast alle geöffnet (bis 2')	—
•	4	ziemlich großer Teil geöffnet, manche bis 2'	Anzahl etwas geöffnet, Max. 2 1/2'	—

**Versuch XVIII.**

**Wickkraut (*Chelidonium majus*).** Wien B.-A. XIII, 1926, 8. VIII. vorm.

**Spaltweiten.** — Bewölkt, kalt und regnerisch; Regen, etwas Wind.

Nr.	Untersuchte Früchte	cm	Samen	Äußere Spalten	Innere Spalten	Beobachtet
Schattenpflanze (dieselbe wie am Vortag. naß):						
1	grün	3,3	braun	Mehrzahl deutlich geöffnet, viele bis 1'	1/4—1 Schließzellen- breite offen (bis 4' Max.)	luft- trocken, st. u. schw. Vgr.
2	grün	2,2	weiß	bes. an der Spitze zum großen Teil sehr schwach, aber deut- lich geöffnet (bis 1/2')	wenig geöffnet (1/4 Schließzellen- breite), einzelne fast geschlossen	Desgl.
3	grün	4,5	licht- braun	Mehrzahl deutlich (bes. bei schw. Vgr.) jedoch schwach geöffnet, viele ca. 1/2'	1/4 bis über 1/2 Schließzellenbreite offen, einzelne bis fast 6' Max.	Desgl.
4	gelbgrün, beim Be- rühren aufspringend	4,5	?	Mehrzahl (oder fast alle) geschlossen	1/4—1/2 Schließzellen- breite, einzelne bis 5' offen	Desgl.
5	grün	2,7	licht- braun	geschlossen, höchstens einzelne sehr schwach offen	1/4—1/2 Schließzellen- breite offen, ca. 2'	Desgl.



**Versuch XIX.****Schöllkraut** (*Chelidonium maius*). Wien B.-A. XIII, 1926, 10. VIII. v.**Spaltweiten.** — Vortag schön, windig.

Schöner Vormittag, beständig Sonne, etwas bewölkt, fast kein Wind.

Zeit	Nr.	Untersuchte Früchte	cm	Samen	Äußere Spalten	Innere Spalten	Beob.
a) <b>Sonniger Standort</b> (Freilandpflanze wie oben):							
10 <sup>30</sup>	1	mit gelbem Stich, leicht aufspringend beim Öffnen	3,5	schwarz	geschlossen, nur sehr vereinzelt offen (1 Stück gefunden!)	$\frac{1}{4}$ bis über $\frac{1}{2}$ Schließzellen- breite offen (Max. $3\frac{1}{2}'$ )	luft- trock- st. u. Vgr
10 <sup>45</sup>	2	grün, nicht auf- springend	2,8	braun	geschlossen, nur sehr vereinzelt ansch, sehr schwach geöffnet	schwach geöffnet ca. $\frac{1}{4}$ Schließzellen- breite (Max. ca. 2')	De
b) <b>Schattenpflanze</b> (dieselbe Pflanze wie oben):							
11	3	grün, beim Öffnen ± aufspringend	4,5	schwarz	Teil ansch., wenn auch nur sehr schwach, geöffnet (einzelne 1')	$\frac{1}{4}$ bis über $\frac{1}{2}$ Schließzellenbreite offen (Max. $4\frac{1}{2}'$ )	De
11 <sup>15</sup>	4	grün	4,5	braun	über die Hälfte ders. wenig, aber z. T. deutlich geöffnet (einzelne bis ca. 1')	$\frac{1}{4}$ bis über $\frac{1}{2}$ Schließzellenbreite offen (Max. 4—5')	De
11 <sup>30</sup>	5	grün	2,3	weiß	kleiner Teil deutlich offen, manche 1' Max.	über $\frac{1}{4}$ Schließ- zellenbreite offen, einzelne $2\frac{1}{2}'$ Max.	De
11 <sup>45</sup>	6	grün	2,2	braun	kleiner Teil sicher und deutlich geöffnet, manche bis 1' Max.	$\frac{1}{4}$ Schließzellen- breite offen (einzelne 3' Max.)	De

**Versuch XX.****Gemeiner Stechapfel** (*Datura stramonium*). Korneuburg, 1926, 6. I.**Spaltweiten** (1' = 2,85  $\mu$ ). — Sehr schöner Tag, Sonne, etwas Dunst; kein Wind.

Zeit h	Nr.	Untersuchte Früchte	cm <sup>1)</sup>	Äußere Spalten <sup>2)</sup>	Innere Spalten	Beobach
11 bis 12	1	große Frucht, ziemlich trocken beim Schneiden	4	groß; geschlossen oder höchstens schwach schlitz- förmig offen, Max. 1'	groß, sehr weit ringförmig offen, Max. 10—15' (Anzahl 12—15' offen)	lufttrock- st. u. st Vgr.
12 bis 12 <sup>15</sup>	2	kleinere, mittelgroße Frucht, saftig	$2\frac{1}{2}$ bis 3	klein; deutlich weiter offen, nicht wenige 2' (Max.)	mäßig groß, weit offen, Max. 7—12'	Desg

**Versuch XXI.**

**Gemeiner Stechapfel (*Datura stramonium*).** Korneuburg, 1926, 14. IX. nachm.  
**Spaltweiten.** — Sonne, zeitweise Wind, Wolken (vgl. Versuch XXIV b).

Untersuchte Früchte	cm <sup>1</sup> )	Äußere Spaltöffnungen	Innere Spaltöffnungen	Beobachtet <sup>2)</sup> :	Witterungsverhältnisse
Frucht groß, grün	4	geschlossen, oder fast geschlossen, höchstens sehr vereinzelt strichförmig offen	meist $\pm$ weit offen, Max. 13—14', Teil geschlossen oder verengt	lufttrocken, st. u. selw. Vgr.	Sonne, Wind
Junge Frucht, Dornen sehr weich	2 bis 2 1/2	geschlossen, nur einzelne deutlich aber fein strichförmig geöffnet (zwischen den Dornen fast keine Spalten)	ziemlich weit offen, Max. 7—8', Teil geschlossen oder verengt	Desgl.	Sonne, Wind
mittlere Frucht, Dornen ziemlich weich	3	Teil deutlich schlitz- oder punktförmig offen, andere geschlossen (Max. 1 1/2')	ziemlich weit offen, Max. 12', einzelne geschlossen oder verengt (Spaltenmutterzellen bemerkbar)	Desgl.	Sonne in Wolken, etwas Wind

ohne die Dornen, Sektoren untersucht.

**Versuch XXII.****Gemeiner Stechapfel (*Datura stramonium*).** Korneuburg, 1926, 15. nachm.**Spaltweiten.** — Sonne, etwas Dunst und zeitweise sehr leichter Wind.

Zeit h	Nr.	Untersuchte Früchte	cm 1)	Äußere Spalten	Innere Spalten	Beo
12 <sup>30</sup> bis 13	1	große Frucht, grün	4	geschlossen, kleiner Teil schwach strichförmig geöffnet	± weit offen, Max. 12'	luftst. u.
13 <sup>30</sup> bis 14	2	mittelgroße Frucht	3	viele deutlich strich- oder punktförmig offen (einzelne fast 1' Max.)	± weit offen Max. 12' (1 Stück)	E
14 <sup>30</sup> bis 15	3	junge Frucht	2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	geschlossen oder fast geschlossen, höchstens einzelne sehr schwach strichförmig geöffnet (Teil sichtlich sehr jung)	± weit geöffnet, Max. 8' (Spaltenmutterzellen bemerkbar)	luftst. u. V

1) Maße ohne die Dornen.

**Versuch XXIII.****Gemeiner Stechapfel (*Datura stramonium*).** Korneuburg, 1926, 20.**Spaltweiten.** — Sonne, leichter Wind, einzelne Wolken.

Zeit h	Nr.	Untersuchte Früchte	cm 1)	Äußere Spalten	Innere Spalten	Beob
10 <sup>45</sup> bis 11 <sup>15</sup>	1	große Frucht, grün	4 +	geschlossen, nur sehr vereinzelt deutlich schwach schlitzförmig offen	offen bis 12' Max.	luftst. u. V
11 <sup>30</sup> bis 12	2	kleine Frucht, Dornen weich	2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	geschlossen (ziemlich viele junge Spalten)	offen, bis 6' Max.	D
12 <sup>30</sup> bis 13	3	mittlere Frucht, grün, Dornen ziemlich hart	3 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	zwischen d. Dornen kleinere Anzahl deutlich schlitzförmig offen (a. d. Dornen	offen, 10—11' (Anzahl) Max. 15' (1 Stück)	D

**Versuch XXIVa und b.**

Zeit h	Temp. C	Luftdr. mm	Sonstige Witterungsangaben und Bemerkungen.	Junge Früchte		Mittelgroße jüngere Früchte			Alte große Früchte		
				sehr jung A < 2 cm	klein C 2 cm	I 2 1/2 cm	II 4 1/2 cm	III 3 1/2 cm	grün IV <sup>1)</sup> 4 cm	gelb VI 5 cm <sup>*)</sup>	
12	27 1/2 <sup>0</sup>	751 +	Sonne, sehr leichter Wind	+3	+3	+4	+6	+6-7			
13	30 <sup>0</sup>	751 +	" " " "	+4	+4	+5	+4	+6	+11	+2	
14	30 1/2 <sup>0</sup>	751 +	" " " "	+3	+5 +	+5 +	+5	+3	+4	0 +	
15	30 <sup>0</sup>	751	Sonne, fast kein Wind	+2 +	+5 +	+5	+5	+2	+4	0 -	
16	29 <sup>0</sup>	751	Sonne im Untergehen, Pflanzen im Schatten, sehr leichter Wind	0	+3	+4	+2	+2	+3	0	
17 <sup>30</sup>	25 <sup>0</sup>	751	Sonne im Untergehen, Pflanzen im Schatten, sehr leichter Wind	0 +	0	+2	0 +	0 +	0 +	0	

ca. 10 h:  
N. B. \*) Maße ohne die Dornen.

**Gemeiner Stechapfel (*Datura stramonium*). Korneuburg, 1926, 14. IX**

**Druck** (Fortsetzung). — (Bezeichnungen wie II. IX; Ba, IIIa, IIIb neu.) Vortag Regen. Vormittag nur einzelne kleine Wolken, fast kein Dunst, zeitweise etwas Wind, ab 12 h stärkerer Wind, Wolken, Dunst, ab 15<sup>30</sup> ziemlich klar, Wind.

Zeit h	Temp. C	Luftdr. mm	Sonstige Witterungsangaben und Bemerkungen	Junge Früchte			Mittelgroße jüngere Früchte			Alte große Früchte		
				A	B a 2 cm	I 2 cm	III a 3 1/2 cm	III 3 1/2 cm	II 4 cm	IV 4 cm	III b 4 cm	VI 5 cm <sup>*)</sup>
9	19 <sup>0</sup>	756 +	Sonne, sehr leichter Wind	0	0 +	+2	+2	(10 <sup>30</sup> h)	+7	+6	(10 <sup>30</sup> h)	— <sup>1)</sup>
10	ca. 22 <sup>0</sup>	755 1/2	Sonne, leichter Wind	0	+2	+4	+4	+12	+10	+4	+5	.
11 <sup>30</sup>	23 + 0	755 1/2	" " " "	+3	+3 +	+2	+4	+16	+12	+4 +	+5	.
12	22 <sup>0</sup>	.	Wolken, Wind (ab 12 h etwas stärkerer Wind, Wolken, Dunst.)									
13 <sup>15</sup>	23 1/2 <sup>0</sup>	755 +	Sonne, Wind	+4 -	+5 +	+10	+6	+16 <sup>1)</sup>	+5	+6	0 +	.
15 <sup>30</sup>	21 1/2 <sup>0</sup>	755 +	etwas Sonne, Wind (ab 15 <sup>30</sup> h ziemlich klar, Wind)	0 +	+2	+8	+5	+6 <sup>1)</sup>	+2	+4	0 +	.
16 <sup>45</sup>	21 - 0	755 +	Sonne, Wind	0 <sup>1)</sup>	+2 <sup>1)</sup>	+8 <sup>1)</sup>	+4 <sup>1)</sup>	+2	0 + <sup>1)</sup>	+4 <sup>1)</sup>	+2 - <sup>1)</sup>	.
17 <sup>30</sup>	18 <sup>0</sup>	755 +	fast keine Sonne (Wolken), leichter Wind, Pflanzen im Schatten	0	0	+2	+4	0	0	0 +	0 +	.

1) Undicht. 1) Besonders starke Sprünge beim Aussetzen der Besonnung. 2) Beschattet. 3) Besonn. 4) Maße wie oben.

Aus der staatlichen Forschungsanstalt für Fischzucht und Hydrobiologie in Hirschberg i. B.

## Eine neue farblose Chlorophycee.

Von  
A. Pascher.

(Mit 3 Abbildungen im Text.)

Farblose Organismen, die als apochromatisch resp. apoplastid gewordene Chlorophyceen anzusprechen sind, sind erst in sehr geringer Zahl bekannt geworden. Sehen wir von den farblosen Volvokalen, wie *Polytomella*, *Furcilla*, *Tetralepharis*, *Polytoma*, *Tussetia*, *Hyalogonium* und *Chlamydolepharis* ab, deren mit grünen Chromatophoren versehene, assimilationfähige Verwandte gut bekannt sind, so sind es nur die Protococcalen, die farblose Formen stellen. Am bekanntesten und sichersten ist die *Prototheka* Krüger<sup>1)</sup>, die einer farblosen *Chlorella* gleicht. Dagegen sind die von den anderen als farblose Protococcalen angesprochenen Organismen *Myrococcus* Hansgirg, *Mycacanthococcus* Hansgirg recht unsicher, da sie aller Wahrscheinlichkeit nach ganz Heterogenes, Stadien verschiedener Organismen, umfassen und morphologisch wie entwicklungsgeschichtlich nur aus Kombinationen von Stadien bekannt sind. Möglicherweise stellt ein Teil von *Myrococcus* eine farblose *Gloeocystis* dar; es kann sich aber genau so gut um palmeleide Stadien farbloser Monaden handeln. Möglicherweise ist ferner *Eomyces* Ludwig eine protococcale Chlorophycee. *Mycotetraedron* Hansgirg ist ganz unsicher und dazu recht unvollständig bekannt und bei *Chionaster* Wille geben uns die derzeitigen Kenntnisse nicht die leisesten Anhaltspunkte für die systematische Stellung. Das farblose, parasitische *Rhodochytrium* wieder, von Lagerheim, Griggs, Palm und Atkinson studiert, erweist sich durch die Form seiner Schwärmer und Lebensweise wie Form der Zellen als wahrscheinlich in die Verwandtschaft der Chlorochytriciae unter den Protococcalen gehörig.

Dagegen haben sich zwei andere, an sich farblose, aber durch Endosymbiosen mit Cyanophyceen blaugrün gefärbte (Geitler) Organismen, *Glaucocystis* und *Gloeochaete*, deren allgemeine Morphologie bereits die Auffassung als Chlorophyceen zuließ, durch den Nachweis ihrer Schwärmer (Korschikoff) als Chlorophyceen erwiesen: *Glaucocystis* ist eine in Endosyncyanose lebende Protococcale, *Gloeochaete* eine endosyncyanotische Tetraspore.

<sup>1)</sup> Ich möchte nicht glauben, daß die beiden Arten *Prototheka moriformis* Krüger und *Prototheka Zopfii* Krüger sehr nahe verwandt sind. Derselben Meinung ist auch Printz.

Mit völliger Sicherheit hat sich ein anderer, im „Swamp“-Nordufer des Großteiches zu Hirschberg gefundener, durch seinen spezialisierten Epiphytismus merkwürdiger Organismus als farblose Chlorophyce, als Protococcale erwiesen.

Auf verschiedenen grünen oder blaugrünen Algen, *Mougeotia*, *Spirogyra*, *Zygnema*, *Tribonema*, *Oedogonium* usw. oder *Anabaena* findet sich sehr häufig eine epiphytische Chrysomonade, deren Gehäuse mit zwei Schenkeln reiterartig quer auf den Algenfäden sitzt. Dabei sind die beiden Schenkel des Gehäuses durch einen feinen, festen Gallertfaden verbunden, der den sonst freien Teil des Zellfadenumfanges umspannt; das Gehäuse sitzt also dem Faden quer, wie ein Reiter, dem beide Füße unter dem Pferde mit einer Schnur verbunden sind, auf. Im Gehäuse, das apikal ein Loch hat, lebt eine Monade mit braunen Chromatophoren, kontraktile Vakuolen, die durch das vordere Loch ein Rhizopodiensystem, aber nur selten eine Geißel vorstreckt. Die Vermehrung erfolgt dadurch, daß sich der Protoplast teilt, zwei ein-geißelige *Chromulina*-artige Schwärmer bildet, die nach ihrem Austreten oft knapp neben dem Muttergehäuse sich dem Algenfaden anlegen, amoeboid um den Algenfaden zu wandern beginnen und dabei hinter sich auf dem Algenfaden einen Gallertfaden entwickeln, der nach der Rückkehr des Schwärmers zum Ausgangspunkte seiner Wanderung wie ein dünner, zäher Ring den Faden umschließt. Nun erfolgt die Gehäusebildung und bei vielen Arten die Rückbildung der Geißel und Ausbildung des Rhizopodiums. Es handelt sich nach Protoplasten- und Zystenbau um eine unzweifelhafte Chrysomonade: *Chrysopyxis* Stein<sup>1)</sup>.

Auf den Gehäusen einer solchen *Chrysopyxis*-Art, die eine sterile, daher unbestimmbare *Mougeotia* besiedelte, fand sich nun wieder ein Epiphyt (Fig. 1), der selten einzeln, meist zu dreien oder vieren, der Außenseite des *Chrysopyxis*-Gehäuses, und zwar dem Teile aufsaß, in dem der Protoplast saß. Dieser Epiphyt zweiter Ordnung war völlig farblos. Er war einzellig und stimmte in seiner Form völlig mit den festsitzenden epiphytischen Algen *Characium* (Chlorophyce) oder *Characiopsis* (Heterokonte) überein.

Er saß mit einem kleinen, lebhaft rotbraun gefärbten Haftscheibchen auf und stand mehr oder minder radiär von dem *Chrysopyxis*-Gehäuse ab. Der farblose, ziemlich stark lichtbrechende Organismus, die roten Haftscheibchen auf dem *Chrysopyxis*-Gehäuse, deren Protoplasten goldbraune Chromatophoren hatten, das Ganze auf dem lebhaft grünen *Mougeotia*-Faden, alles zusammen gab viel Buntheit.

Der farblose *Chrysopyxis*-Epiphyt (Fig. 1) besaß leicht ellipsoidisch-eiförmige Zellen, die ohne Stielchen ca.  $1\frac{1}{2}$ — $1\frac{3}{4}$  so lang wie dick waren, vorne kurz-spitz ausliefen und basal rasch in ein kurzes Stielchen ausgezogen waren. Die Membran war nicht

<sup>1)</sup> Die Entwicklungsgeschichte von *Chrysopyxis* studierte L. Iwanoff, das Rhizopodiensystem wurde von Lauterborn wie auch von Scherffel festgestellt, ständig geißeltragende Formen wurden von Pascher, Conrad usw. festgestellt.

derb, doch durch lebhaftere Lichtbrechung sehr deutlich. Der Inhalt war bis auf einige rötlich gefärbte Öltröpfchen völlig farblos und zeigte oft grobe Granulation. Stärke konnte nicht nachgewiesen werden, sei es, daß Stärke überhaupt nicht gebildet wird, sei es, daß gerade die untersuchten Zellen keine Stärke gespeichert hatten<sup>1)</sup>.

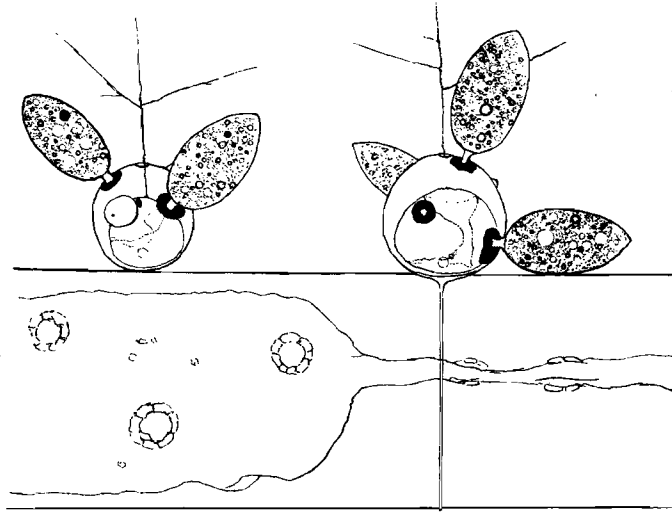


Fig. 1.

Zwei *Chrysopyxis*-Individuen an einer *Mougeotia*-Zelle. Aus der vorderen Mündung des *Chrysopyxis*-Gehäuses ragt ein Rhizopodiensystem heraus, das dem im Gehäuse lebenden Protoplasten der Chrysomonade aufsitzt. Die *Chrysopyxis*-Protoplasten haben einen mulden- bis mantelförmigen Chromatophoren und zwei basale Chromatophoren. Die Verfestigung des *Chrysopyxis*-Gehäuses an der *Mougeotia*-Zelle erfolgt durch einen Gallertring, der die beiden Schenkel des Gehäuses verbindet (am rechten Gehäuse eingetragen). Dem *Chrysopyxis*-Gehäuse sitzen radiär auf breiten Haftscheibchen mittels kurzer Stielchen die farblosen *Characium*-Zellen auf, links zwei, rechts drei Individuen, von einem vierten, das ausgeschwärmt hat und dessen Gehäuse wie immer bakteriell abgebaut wurde, ist nur mehr das dunkle Haftscheibchen geblieben. Die dunklen Kreise und Flecken in den Zellen stellen mehr oder weniger intensiv gefärbte Öltröpfchen dar. Eine Mikroaufnahme einer *Mougeotia* mit *Chrysopyxis* und *Characium* erwies sich infolge ihrer geringen Schärfe als nicht reproduzierbar.

<sup>1)</sup> Daß farblose Organismen Stärke bilden können, ist mehrfach bekannt; für *Polytomella*, *Polytoma*, *Hyalogonium* ist die Stärkebildung typisch, ebenso für die farblose Cryptomonade *Chilomonas*. Es sei hier erwähnt, daß auch die farblosen, mit Blaualgen zusammenlebenden farblosen Grünalgen *Glaucocystis*, *Gloeochaete* ebenfalls Stärke führen, ebenso zwei neue Endosyncyanosen, über die ich nächstens berichten werde, eine Monade und eine Tetrasporale. Der Stärkegehalt schwankt aber in diesen Organismen sehr und ist sicherlich von Außenbedingungen in hohem Maße abhängig. Nicht selten trifft man *Polytoma* ohne eine Spur von Stärke an. Wenn es auch sehr unwahrscheinlich ist, daß bei unserem farblosen Epiphyten Stärke vorkommt, die Möglichkeit, daß sie in den untersuchten Stadien nur vorübergehend fehlt, darf nicht völlig außer acht gelassen werden.

Leider war keine Möglichkeit zur Prüfung gegeben, ob die Membran Chitin enthält. Das Material reichte zu dieser immerhin Material erfordernden Reaktion nicht aus.

Wie bereits erwähnt, stimmt der farblose Organismus in hohem Grade mit *Characium* (Chlorophycee) oder *Characiopsis* (Heterokonte) überein. Diese beiden Gattungen, die so konvergent sind, daß sie trotz ihrer ganz verschiedenen Verwandtschaft lange als eine Gattung geführt wurden, bei der die völlige Herauslösung der heterokonten Formen aus dieser Sammelgattung *Characium* noch immer nicht völlig durchgeführt ist, unterscheiden sich, wie Heterokonten und Chlorophyceen überhaupt, daß erstere im Gegensatz zu letzteren niemals Stärke speichern, die Chromatophoren meist einen sehr hohen Gehalt an Karotenen haben und die metabolen Schwärmer zwei sehr ungleichen Geißeln (eventuell nur einer Geißel) zeigen, während die Chlorophyceen Schwärmer mit zwei bis vier gleichen Geißeln führen. Dazu kommt, daß die Zellmembran der Heterokonten sowohl an den vegetativen Zellen wie an den Zysten meist aus zwei Teilen besteht.

Da Stärke nicht nachweisbar war, stand die Frage, ob eine Heterokonte oder Chlorophycee, ob eine farblose *Characiopsis* oder ein farbloses *Characium* vorliegt, zunächst offen. Die sichere Entscheidung gaben die Schwärmer, die in zweierlei Form und Funktion beobachtet wurden. Durch Zweiteilung des Protoplasten der Zelle, die etwas schief bis quer erfolgte, bildeten sich in den Zellen, soweit beobachtet, immer zwei Schwärmer, des einen Typus aus. Sie waren relativ breit eiförmig (Fig. 2, 6) 9—11  $\mu$  lang, 8—9  $\mu$  dick, vorn nicht besonders spitz, basal breit abgerundet und hatten zwei Geißeln, die ca. 1 $\frac{1}{2}$ mal körperlang waren. Vorn war mindestens eine kontraktile Vakuole festzustellen; möglicherweise waren aber zwei vorhanden. Den fertigen schwärmenden Schwärmern fehlt das Stigma. Es muß aber die merkwürdige Tatsache betont werden, daß nach der Teilung des Protoplasten der Zelle an den beiden Teilstücken scharf je ein Stigma auftrat, das kurz strichförmig und lebhaft rot war. Diese Stigmen waren also an den fertigen Schwärmern nicht mehr vorhanden, es ließ sich deutlich verfolgen, daß die Stigmen während der Umwandlung der Teilstücke in Schwärmer blasser und mit der Bildung der Geißeln sichtlich rückgebildet wurden. Das konnte an vier schwärmerbildenden Zellen deutlich verfolgt werden. Von den

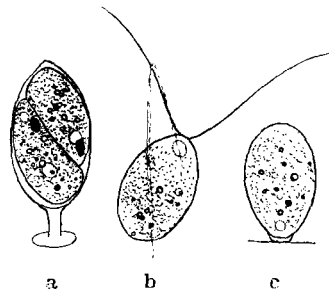


Fig. 2.

- a) *Characium Chrysopyxidis*-Zelle in der Bildung zweier vegetativer Schwärmer. Kontraktile Vakuole und Stigma in jedem Teilprotoplasten deutlich;
- b) vegetativer Schwärmer;
- c) ein vegetativer Schwärmer kurz nach dem Festsetzen.



ziemlich zahlreich beobachteten, ausgetretenen Schwärmern hatte aber keiner ein Stigma.

Neben den Schwärmern dieses Typus konnte aber einigemal noch die Bildung eines anderen Schwärmertypes verfolgt werden. Diese wurden immer zu vieren (Fig. 3 a), nie zu zweien gebildet, nie trat hier auch nur vorübergehend Stigmabildung auf. Die ausgetretenen Schwärmer dieses Typs wichen in der Form von ersteren ab: sie waren schlanker, oft gegen das Hinterende leicht verschmälert, vorn spitz, oft fast etwas ausgezogen und ihre Geißeln waren über zweimal körperläng (Fig. 3 b). Dabei waren diese Schwärmer natürlich kleiner als erstere und maßen 6—7 in der Länge und 4—5  $\mu$  in der Dicke. Auch an ihnen konnte

nur eine kontraktile Vakuole mit Sicherheit nachgewiesen werden.

Das weitere Verhalten der beiden

Schwärmerformen war nicht gleich. Die größeren, deren Bewegung ein ruhiges Rotieren um die Längsachse war, schwärmten nur ganz kurze Zeit, oft nur sekundenlang, gerieten fast niemals weit von den *Chrysopyxis*-Gehäusen ab und setzten sich oft überraschend bald mit ihrem Vorder-

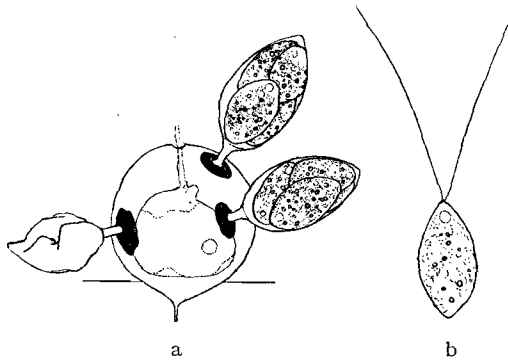


Fig. 3.

- a) *Chrysopyxis*-Gehäuse mit einer entleerten *Characium*-Zelle (links) und zwei *Characium*-Zellen, die in der Bildung der kleinen, zu vieren gebildeten Schwärmer begriffen sind;  
 b) kleiner Schwärmer, wahrscheinlich Planogamete. Eine Geißel projektiv verkürzt erscheinend.

ende nur an einem solchen Gehäuse fest. Die Geißeln wurden abgestoßen; am Vorderende kam es ganz ähnlich wie bei den Zellen von *Chlorodendron*, *Colacium* usw. zur Abscheidung eines kleinen Gallertpolsters (Fig. 2 c), von dem sich der Protoplast, der sich inzwischen behütete, abhob, wobei wieder neue Substanz auf das Gallertpolster aufgelagert wurde. So kam der kurze Stiel zustande. Die jungen, neu behüteten Zellen, die mehr stumpf waren, wuchsen bald an Größe und Form heran. Sehr häufig setzten sich beide Schwärmer einer Zelle knapp nebeneinander, neben die entleerte Mutterzelle auf das gleiche *Chrysopyxis*-Gehäuse. Diese größeren Schwärmer sind also ausgesprochene vegetative Schwärmer, sie entsprechen funktionell völlig den Makrozoosporen der Algen.

Die kleineren gestreckten Schwärmer hatten eine viel unruhigere, zitternde, flackernde Bewegung, wobei sie, in der Projektion, sehr um ihre Bewegungsrichtung pendelten. Sie schwärm-

gibt aber farblose Monaden, die ein Stigma haben: *Polytoma*-Arten, *Polytomella*-Arten, farblose *Eugleninen*, *Monas*- und *Ochromonas*-Arten, farblose *Peridineen*. Aber gerade diese stigmatisierten farblosen Formen haben sich wieder fast durch die Bank entweder durch die Morphologie der vegetativen Zellen oder der Zysten oder durch die Stoffwechselprodukte oder die Art ihrer Vermehrung und Fortpflanzung als farblose Parallelformen zu bestimmten gefärbten Flagellaten erwiesen: *Polytoma*—*Chlamydomonas*, *Monas*—*Ochromonas* usw. Diese farblosen Parallelformen werden allgemein aufgefaßt als Formen, die durch ihre veränderte Lebensweise resp. beim Übergange vom autozum heterotrophen Leben ihren Assimilationsapparat zurückgebildet haben und das Vorkommen des Stigmas bei farblosen Formen erscheint daher als eine Phase dieser Rückbildung des Chromatophorenapparates überhaupt, um so mehr, als ja die Plastidennatur des Stigmas nach den Untersuchungen R<sup>o</sup>therts, Masts usw. gesichert erscheint und es auch fast immer im morphologischen Zusammenhang mit dem Chromatophorenapparat steht. Für eine solche Auffassung der Reliktnatur des Stigmas bei Farblosen spricht ferner der Umstand, daß auch an den farblosen Monaden das Stigma in sehr ungleicher Ausbildung auftritt: es gibt *Polytoma wella*-Rassen, die ständig ein Stigma haben, solche, denen es ständig fehlt und solche, bei denen es nur gelegentlich und relativ klein auftritt. Bei den völlig zur heterotrophen Lebensweise übergegangenen und noch Zoosporen bildenden Phykomyzeten fehlt das Stigma ganz. Es scheint, diese Annahme ist erlaubt, daß das Stigma nur bei Formen mit CO<sub>2</sub>-Assimilation von Bedeutung ist, daß es aber bei den heterotrophen Formen, bei denen eine derart enge Gebundenheit an das Licht wie bei den chlorophyll-autotrophen Formen nicht vorhanden ist, bedeutungslos wird und verlorengeht. Dann läßt sich aber die Tatsache, daß bei unserem farblosen *Characium* das Stigma an den noch unentleerten vegetativen Schwärmern wenigstens vorübergehend auftritt und dann verschwindet, als ein Stadium dieser Stigmarückbildung an den Schwärmern heterotroph gewordener Algen deuten. Soweit ich gesehen habe und die Literatur darüber Aufschluß gibt, haben die vegetativen Schwärmer der grünen *Characium*-Arten Stigmen. Es ist daher die Annahme erlaubt, daß diese Stigmen für die Verbreitung der grünen, assimilationsfähigen, an das Licht gebundenen *Characium*-Arten bedeutsam sind — eine Bedeutung, die sie für die farblosen Characien, die eine derartige Lichtgebundenheit nicht haben, nicht mehr besitzen.

Die Tatsache aber, daß das farblose *Characium* an seinen vegetativen Schwärmern, wenn auch nur vorübergehend, Stigmen bildet, stützt wieder die Ableitung der farblosen Formen von den grünen Arten.

Daß die als Planogameten angesprochenen kleinen Schwärmer keine Stigmen mehr haben, mag vielleicht ebenfalls in ihren Funktionen begründet sein; dadurch, daß sie keinen vegetativen Cha-

akter haben, ist ihre Isolierung vom Lichte und die Betonung chemotaktischer Beziehungen viel weiter gediehen als bei den vegetativen Schwärmern. Im guten Einklang damit steht die Tatsache, daß auch bei grünen Chlorophyceen die Planogameten oft deutlich kleinere, oft blässere Stigmen haben als die vegetativen Schwärmer. Bei den heterogamen Formen hat ja das Ei das Stigma völlig verloren und die Spermatozoiden besitzen es oft nur mehr in sehr kleiner und blässer Form. Die chemotaktischen Bindungen überwiegen hier weitaus die phototaktischen und es ist die Annahme erlaubt, daß die Rückbildung der Stigmen an den Geschlechtszellen auch hier damit im Zusammenhange steht.

Eine Frage für sich ist die systematische Bewertung solcher farbloser Ausbildungen in bezug auf ihre gefärbten Verwandten. Eine einheitliche Auffassung ist nicht festzustellen. In den einzelnen Verwandtschaftsgruppen wurde sehr verschieden vorgegangen. In einzelnen Gruppen wurden die farblosen Formen als eigene Gattungen neben ihre gefärbten Ausbildungen gestellt:

*Chlamydomonas* — *Polytoma*,  
*Tetrachloris* — *Polytomella*,  
*Carteria* — *Tetraphlepharis*,  
*Coccomonas* — *Chlamydolepharis*;

lies sind Volvocalen.

Ferner:

*Chromulina* — *Heterochromulina* (*Oikomonas* p. p.),  
*Ochromonas* — *Heterochromonas* (*Monas* p. p.), Chryso-  
monaden, *Euglene* — *Astasia* (Eugleninen) — *Cryptomonas* — *Chilomonas* (Cryptomonaden).

Daß auch hier die systematische Wertung schwankt, mag daraus hervorgehen, daß einzelne dieser Gattungen mit den gefärbten Formen zusammengefaßt wurden. (*Polytoma uvella* von F. Cohn als *Chlamydomonas hyalina* bezeichnet.) Aber auch innerhalb derselben Gruppe erfolgt verschiedene Bewertung der farblosen Parallelformen. Unter den Chrysoomonaden werden die farblosen Arten der Gattung *Mallomonas* mit den gefärbten zusammengestellt, dasselbe gilt unter den Eugleninen für die Gattungen *Trachelomonas* und *Phacus*; die farblosen Parallelformen von *Chromulina* und *Ochromonas* einerseits und *Euglena* andererseits aber werden als eigene Gattungen zusammengefaßt und den gefärbten Gattungen gegenübergestellt. Bei den Dinoflagellaten wiederum wurden seit jeher die farblosen mit den gefärbten Formen zusammen in einheitliche Gattungen gebracht — allerdings ist gerade hier die Gattungsabgrenzung noch mehr wie sonst Sache der persönlichen Auffassung: unter *Gymnodinium*, *Glenodinium*, *Peridinium* und auch in anderen Gattungen der Dinoflagellaten stehen farblose wie gefärbte Arten nebeneinander. Bei den Phaeophyceen wie bei den Rhodophyceen werden die farblosen Ausbildungen zusammen mit den gefärbten in den gleichen Gattungen behandelt.

Die Beispiele für das eine wie das andere Verhalten in der systematischen Behandlung farbloser Nebenformen ließen sich vermehren. Die genannten Beispiele wurden deshalb gebracht, um zu zeigen, wie willkürlich oft nicht nur Art, sondern auch Gattungsbegrenzungen vorgenommen werden und wie speziell bei den „Niedereren“ — ganz abgesehen davon, daß hier der Speziesbegriff in den weitaus meisten Fällen nicht mit dem bei den „Höheren“ üblichen in Einklang zu bringen ist — dem persönlichen Ermessen aller Raum gelassen ist, eben weil es unmöglich ist, streng nach rein logischen Kriterien vorzugehen.

In vorliegendem Falle scheint mir eine generelle Scheidung der farblosen Characien von den gefärbten nicht notwendig, eine Sektionierung der Gattung *Characium* in *Eucharacium*, die gefärbte, und *Hyalocharacium*, die ungefärbten Formen umfassend, aber zweckmäßig, wenn auch nicht natürlich. Es mag aber niemandem verwehrt sein, die farblose Form als *Hyalocharacium Chrysopyxidis* zum Vertreter einer eigenen Gattung *Hyalocharacium* zu machen.

Es sei bemerkt, daß auch bei den Heterokonten farblose Formen nachgewiesen werden konnten, die mit der zu *Characium* parallelen Heterokontengattung *Characiopsis* so weitgehend übereinstimmen, daß sie als deren farblose Ausbildungen angesprochen werden können. Nachdem ich bereits seinerzeit die bislang zu den Chytridialen gestellte farblose Gattung *Harpochytrium* als farblose Heterokonte angesprochen hatte, gelang es Scherffel, eine *Harpochytrium*-Art zu entdecken, die noch im Besitz des Chromatophoren ist: *Harpochytrium viride*. Hier wurde also — es ist dies der erste Fall — zu einer bislang nur aus farblosen Arten bestehenden Gattung eine gefärbte, assimilationsfähige Art gefunden, bei *Characium* zu vielen grünen Formen eine farblose.

Eine andere Frage ist, inwieweit bei den Chytridialen noch weitere Formen vorkommen, die sich als farblose Ausbildungen sonst gefärbter Typen erweisen werden. Daß unter den Chytridialen Heterogenstes nach ganz äußerlichen Gesichtspunkten zusammengefaßt wird, ist sicher. Entwicklungsgeschichte wie Morphologie ist bei relativ wenigen Formen völlig gesichert. Ich glaube, daß unter den Chytridialen noch Formen stecken, die nichts anderes sind als apochromatisch gewordene Chlorophyceen oder Heterokonten, wie Chrysophyceen. Ein anderer Teil der Chytridialen kann, wie Scherffel schon ausgeführt hat, direkt mit farblosen Flagellaten als deren zelluläre Weiterentwicklung aufgefaßt werden. Ein Teil schließt sich wieder gut an die Rhizopoden an. Jedenfalls wird es mit der Zeit zu einer völligen Zerlegung der Chytridialen kommen müssen.

*Characium hyalinum* ist wie alle bislang bekannten farblosen Chlorophyceen für das Problem der spezielleren Ableitung der Eumyceten von den Chlorophyceen bedeutungslos. Zwischen den Algen einerseits und den Pilzen andererseits sind uns derzeit keine vermittelnden Formen bekannt. Darüber kommt keine der immer wieder versuchten systematischen Schönfärbereien hinweg.

### Zusammenfassung.

Es wird eine neue, völlig farblose, einzellige, epiphytische Alge beschrieben, die die Gehäuse von *Chrysopyxis* (Chrysomonade) besiedelt und die sich nach der Form der Schwärmer als unzweifelhafte Chlorophyce und nach der Gestalt der Zelle als Art der sonst chlorophyllführenden Protococcalengattung *Characium* erweist. Von den beiden festgestellten Schwärmerformen ist die eine rein vegetativ und besorgt die Vermehrung dadurch, daß die Schwärmer auf den *Chrysopyxis*-Gehäusen zur Ruhe kommen und dort neue Zellen bilden. Der andere Schwärmertyp scheint Planogameten zu entsprechen. Kopulation wurde aber nicht beobachtet, vielleicht weil nur Schwärmer des einen Geschlechtes vorhanden waren. Beide Schwärmertypen sind stigmenlos, die vegetativen Schwärmer haben aber während ihrer Entwicklung Stigmen, die ungefähr um die Zeit der Geißelbildung wieder verschwinden. In diesem bloß vorübergehenden Auftreten des Stigmas an den Schwärmern dieser farblos gewordenen Grünalge drückt sich ein Stadium jener allgemeinen Rückbildung des Stigmas aus, die beim Übergang von der autotrophen zur heterotrophen Ernährung bei allen Flagellaten- und Algenreihen festgestellt werden kann und schließlich mit völlig stigmenlosen beweglichen Formen endet.

Eine phylogenetische Auswertung: Ableitung der Pilze von den Grünalgen gestattet der neu beschriebene farblose Organismus ebensowenig wie die anderen farblosen Ausbildungen der Algen und der Chlorophyceen im besonderen.

### Beschreibung.

#### *Characium Chrysopyxididis* nov. spec.

Zellen auf den Gehäusen von *Chrysopyxis*, vielleicht auch auf denen anderer Chrysomonaden mit einem kurzen Stielchen, das einem lebhaft braunen Haftscheibchen aufsitzt, lebend, leicht ellipsoidisch eiförmig, vorn leicht spitz. Protoplast völlig farblos, kein Chromatophor, kein Pyrenoid, soweit bekannt ohne Stärke. Dagegen vereinzelte rötliche Fettröpfchen. Protoplast oft grob granuliert. Vermehrung durch vegetative Schwärmer, die, in der Zelle zu zwei gebildet, im fertigen Zustande eiförmig sind, vorn nicht spitz zulaufen, zwei eineinhalbmal körperlange Geißeln und, soweit gesehen, eine kontraktile Vakuole haben, im ausgebildeten Zustande aber stigmenlos sind, während sie in ihren ersten Entwicklungsstadien ein solches, sehr bald verschwindendes hatten. Ein zweiter Schwärmertyp wird zu vieren in den Zellen gebildet; er ist gestreckter, kleiner, beidseits mehr verschmälert, vorn mehr spitz, immer, auch in seiner Entwicklung, stigmenlos, hat ebenfalls eine kontraktile Vakuole und zwei doppelt körperlange Geißeln. Es handelt sich wahrscheinlich um Planogameten. Andere Stadien, vor allem Aplanosporen oder Akineten, unbekannt, doch wahrscheinlich.

Länge der Zellen 14–18  $\mu$ , Breite der Zellen 6–11  $\mu$ .

Auf *Chrysopyxis globosa*, die wieder *Mougeotia* speziell im „Swamp“ (Nordufer des Großteiches) bei Hirschberg besiedelt hatte.

### Literaturverzeichnis.

- udwig, E., Über einen neuen pilzähnlichen Organismus im brand. Schleimflusse der Roßkastanie (*Eomyces Cricanus*). (Centralbl. f. Bakteriologie. Bd. 16. 1894.)
- Wille, F. N., Algologische Notizen, XIV., Über *Cerasterias nivalis* Bohlin. (Hpt. Mag. f. Naturvidenskap. 41. 1903.)
- Wansgirtg, A., Über neue Süßwasser- und Meeresalgen und Bakterien. (Sitzber. k. böhm. Ges. Wiss. M. Nat. Kl. I. 1890.)
- Würger, W., Beitr. zur Kenntnis der Organismen des Saftflusses der Laubbäume. (Beitr. zur Phys. und Morph. nied. Organismen. Heft 4. 1894.)
- Wagerheim, G., *Rhodochytrium* nov. gen. (Bot. Zeitg. Bd. 51. 1893.)
- Wagerheim, G., *Harpochytrium* und *Achlyella*, zwei neue Chytridiaceengattungen. (Hedwigia. 1890.)
- Wagerheim, A., Beiträge zur Kenntnis der Chytridineen. Teil III. (Arch. für Prot.-Kunde. 54. 1926.)
- Zu vergleichen ist ferner die Bearbeitung der Gattung:
- Maracium*, durch Brunnthaler, in Süßwasserflora Deutschlands. Band V.
- Maraciopsis*, durch Pascher, in Süßwasserflora Deutschlands. Band XI.
-

# Keimungs- und Wachstumsbeschleunigung bei *Dicksonia antarctica*.

Von

Johannes Stephan.

A. Niethammer hat in einer kürzlich erschienenen Arbeit (1) Angaben über eine direkte Stimulierung von Wachstumsvorgängen bei einer nicht näher bestimmten *Saprolegnia* sowie bei *Ulva lactuca* und einigen anderen Meeresalgen gemacht.

Nachdem eingehende Untersuchungen eines großen Samenmaterials gezeigt hatten, daß eine Stimulierung des Keimprozesses weitgehendst möglich ist, erschien es lohnend, auch die Sporenkeimung und daran anschließend das Prothallienwachstum auf ihre Stimulationsmöglichkeiten zu untersuchen, zumal hier ein exakter zahlenmäßiger Vergleich leicht möglich war. Es liegen bisher über diese Fragen speziell bei Farnen noch keine Angaben vor. Überhaupt sind die oben genannten Untersuchungen von A. Niethammer, sowie die von Wolkenhauer (2) vor einigen Jahren ausgeführten Messungen über Stimulationswirkungen an Wurzeln die einzigen, die bisher auf dem Gebiete direkter Wachstumsstimulation aus der Literatur bekannt sind.

Als Untersuchungsmaterial wurden Sporen von *Dicksonia antarctica* bald nach ihrer Einsammlung verwendet. Die Kultur erfolgte auf Agarplatten (Näheres siehe Tabellen) in Petrischalen, die an einem Nordfenster bei 20—22° C aufgestellt wurden. Die Resultate sind tabellarisch wiedergegeben, aus den gesamten Versuchsserien nur zwei Fälle herausgegriffen.

Die Verhältnisse liegen insofern bei Sporenmaterial anders, als eine Behandlung der Sporen mit Stimulationslösungen während bestimmter Zeiträume, wie es bei Samen geschieht, unmöglich ist. Das Stimulans muß hier dem Substrat direkt zugegeben werden, wirkt also während der gesamten Dauer des Keimprozesses wie auch während des ganzen Wachstumsvorganges auf das Objekt ein.

Als Stimulans war mir aus der Literatur (3) wie auch aus eigenen Untersuchungen (die Veröffentlichung erfolgt an anderer Stelle) die Orthophosphorsäure ( $H_3PO_4$ ) bekannt.

Je nach Art und Konzentration der Nährlösung sind Keimzeit und Wachstum verschieden, was sich auch auf die Stimulationsmöglichkeiten auswirkt. Agar mit Tottinghamscher Nährlösung stellt im Vergleich mit Nährlösungszusatz nach Knop und

Tabelle Ia: *Dicksonia antarctica*. Keimprozente nach:

Substrat	2 Tagen		3 Tagen		4 Tagen		5 Tagen		7 Tagen		9 Tagen	
	hell	dunkel	hell	dunkel	hell	dunkel	hell	dunkel	hell	dunkel	hell	dunkel
+ 0,5 % Knop . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
· 0,5 % Knop + 1 % H <sub>3</sub> PO <sub>4</sub>	—	—	Sporen z. T. entfärbt	Sporen z. T. entfärbt	Sämtliche Sporen abgestorben	Sämtliche Sporen abgestorben	—	—	—	—	—	—
0,5 % Knop + 0,1 % H <sub>3</sub> PO <sub>4</sub>	—	—	Quellung	—	Zahlreiche Quellung	—	52 %	—	—	—	—	—
0,5 % Knop + 0,01 % H <sub>3</sub> PO <sub>4</sub>	—	—	Zahlreiche Quellung	—	50 %	—	90 %	Ver-einzelt Quellung	98 %; 2—3 Zellen	Ver-einzelt Quellung	92 %; 3—4 Zellen	Alg. Wachstum 4—6 Zellen m. Längsteilungen
0,5 % Knop + 0,001 % H <sub>3</sub> PO <sub>4</sub>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+ 0,16 % Tottingham . . .	—	—	Quellung	—	Zahlreiche Quellung	—	10 %	—	—	—	—	—
+ 0,16 % T. + 1 % H <sub>3</sub> PO <sub>4</sub>	—	—	Sporen z. T. entfärbt	Sporen z. T. entfärbt	Sämtliche Sporen abgestorben	Sämtliche Sporen abgestorben	—	—	—	—	—	—
· 0,16 % T. + 0,1 % H <sub>3</sub> PO <sub>4</sub>	Quellung	—	Zahlreiche Quellung	—	45 %	—	72 %	—	—	—	—	—
· 0,16 % T. + 0,01 % H <sub>3</sub> PO <sub>4</sub>	Zahlreiche	—	38 %	Quellung	67 %	Quellung	88 %	—	—	—	—	—
								97 %; 2—3 Zellen	—	—	96 %; 2—3 Zellen	Alg. Wachstum: Hühnerfigure



A. Meyer das optimale Kulturmedium dar. Auch bei gleichen Konzentrationen der Nährlösungen bestehen Unterschiede bezüglich Keimbeginn und Wachstum in Kulturen mit Zusatz von Phosphorsäure, und zwar ist die Stimulationswirkung in den Anfangsstadien der Entwicklung bei ungünstigem Nährsubstrat größer als unter günstigsten Kulturbedingungen (Tabelle 1 a).

Tabelle 1 a zeigt, daß bei Zugabe von 0,01 %  $H_3PO_4$  zu dem mit Nährlösung versetzten Agar eine deutliche Verkürzung der Keimzeit, wie auch eine Beschleunigung des gesamten Keim-

Tabelle 1 b:

***Dicksonia antarctica*.**

Wachstum nach:

Substrat	9 Tagen			15 Tagen			22 Tagen		
	L	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	L	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	L	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>
2 % Agar + 0,5 % Knop . . . . .	—	—	—	122	43	50	187	48	89
2 % Agar + 0,5 % Knop + 0,1 % $H_3PO_4$	67	33	37	131	46	57	195	52	94
2 % Agar + 0,5 % Knop + 0,01 % $H_3PO_4$	94	39	55	168	50	61	231	58	118
2 % Agar + 0,5 % Knop + 0,001 % $H_3PO_4$	—	—	—	123	42	51	189	48	91
2 % Agar + 0,16 % Tottingham . . . . .	68	35	37	134	45	56	196	51	95
2 % Agar + 0,16 % T. + 0,1 % $H_3PO_4$	70	35	39	139	46	58	201	53	96
2 % Agar + 0,16 % T. + 0,01 % $H_3PO_4$	99	42	57	179	54	64	252	63	137
2 % Agar + 0,16 % T. + 0,001 % $H_3PO_4$	67	36	37	136	45	57	197	50	97

L = Länge; B<sub>1</sub> = Minimale Breite; B<sub>2</sub> = Maximale Breite; 168 = 0,168 mm

vorganges erfolgt. Ebenso fördert in geringem Maße Zugabe von 0,1 %  $H_3PO_4$ , während bei Zusatz von 0,001 % der Keimvorgang keine Beschleunigung mehr erfährt.

Tabelle 1 b gibt die Resultate der Wachstumsmessungen wieder. In der Kultur mit Zusatz von 0,01 % Phosphorsäure finden wir — entsprechend der erfolgten Keimungsbeschleunigung — das stärkste Wachstum, mithin auch die größten Prothallien. Die Wachstumsbeschleunigung bleibt im weiteren Verlauf der Entwicklung dauernd erhalten. Zusatz von 0,1 % fördert ebenfalls — wenn auch nur gering —, während durch 0,001 % in Übereinstimmung mit den Ergebnissen beim Keimvorgang (Ta-

Tabelle 3a:

***Dicksonia antarctica*; Wachstum.**Ausgangswerte L = 86; B<sub>1</sub> = 38; B<sub>2</sub> = 43.

Substrat	Nach 4 Tagen						Nach 9 Tagen						Nach 15 Tagen			
	hell			dunkel			hell			dunkel			hell			I
	L	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	L	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	L	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	L	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	L	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	
2% Agar . . . . .	96	41	46	94	38	44	107	45	57	94	38	44	124	47	68	9
2% Agar + 1% H <sub>3</sub> PO <sub>4</sub> . . . . .	94	39	44	92	39	44	95	39	44	92	39	44	95	40	45	9
2% Agar + 0,1% H <sub>3</sub> PO <sub>4</sub> . . . . .	106	45	51	99	41	47	124	47	62	108	42	50	151	51	83	11
2% Agar + 0,01% H <sub>3</sub> PO <sub>4</sub> . . . . .	117	47	53	108	43	49	139	51	67	119	41	58	172	60	98	12
2% Agar + 0,001% H <sub>3</sub> PO <sub>4</sub> . . . . .	97	41	47	93	39	44	106	44	58	95	39	44	125	46	67	9

Tabelle 3b.

***Dicksonia antarctica*; Wachstum**

Ausgangswerte wie in Tabelle 3a.

Substrat	Nach 2 Tagen						Nach 4 Tagen			
	hell			dunkel			hell			L
	L	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	L	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	L	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	
2% Agar + 0,16% Tottingham . . . . .	114	40	51	101	38	45	152	49	60	108
2% Agar + 0,16% T. + 1% H <sub>3</sub> PO <sub>4</sub> . . . . .	94	38	43	93	39	43	96	39	44	94
2% Agar + 0,16% T. + 0,1% H <sub>3</sub> PO <sub>4</sub> . . . . .	121	41	54	106	41	49	163	52	69	115
2% Agar + 0,16% T. + 0,01% H <sub>3</sub> PO <sub>4</sub> . . . . .	136	43	60	112	41	52	178	54	80	123
2% Agar + 0,16% T. + 0,001% H <sub>3</sub> PO <sub>4</sub> . . . . .	115	39	51	100	39	44	151	48	61	106

Während 1%  $H_3PO_4$  eine Schädigung verursacht, die in einer Hemmung des Wachstums zum Ausdruck kommt, wirken geringere Konzentrationen fördernd. Das Wirkungsoptimum liegt auch hier bei einer Konzentration von 0,01 %. 0,1 % fördert in geringem Maß; eine Zugabe von 0,001 % führt dagegen in Übereinstimmung mit den anderen Versuchen zu keiner meßbaren Wachstumsbeschleunigung.

Auf das bei Vorhandensein von Nährlösung naturgemäß bessere Wachstum (Tabelle 3 b) sei nur kurz hingewiesen.

Im Dunkeln ist das Wachstum nur äußerst gering und hört nach 4 Tagen fast völlig auf. Ein Vergleich der Dunkelkulturen (Tabellen 3 a und 3 b) zeigt die spezifische Wirkung der Phosphorsäure als Stimulans am deutlichsten.

Auch bei höherer Temperatur erfolgt auf normalem Nährsubstrat im Dunkeln keine Keimung. Die Sporen bleiben eine gewisse Zeit unverändert erhalten, entfärben sich dann und sterben ab. Bei Gegenwart von Phosphorsäure hingegen sind auch im Dunkeln Veränderungen der Sporen wahrzunehmen (Tabelle 1 a, 2 a). Es erfolgt Abrundung, also eine durch Quellung bedingte Größenzunahme.

Hiernach dürfte die Frage nach der eigentlichen Wirkungsweise der Phosphorsäure beim Vorgang der Keimungsbeschleunigung m. E. dahin zu entscheiden sein, daß es sich in erster Linie um den Vorgang einer Quellungsförderung handelt.

Neben einer Quellungsförderung ist aber häufig auch eine Förderung der Zellteilungen (†) zu verzeichnen. Auch dies trifft für den speziellen Fall der Phosphorsäure-Einwirkung auf *Dicksonia* zu, denn die erfolgte Wachstumsbeschleunigung hat ihre Ursache darin, daß Zellteilungen, im besonderen Längsteilungen, durch welche eine flächenförmige Entwicklung bedingt wird, in reichem Maße auftreten.

Es ist mit diesen Versuchen gezeigt worden, daß tatsächlich bei *Dicksonia antarctica* nach Zugabe von Phosphorsäure eine Beschleunigung des Keimvorganges, im besonderen aber eine zahlenmäßig erfaßbare Stimulierung des gesamten Wachstumsvorganges erfolgt. Das Wirkungsoptimum des Stimulans liegt in diesem speziellen Fall sowohl für den Keimungs-, wie auch für den Wachstumsvorgang bei gleicher Konzentration.

408 Stephan, Keimungs- u. Wachstumsbeschleunig. b. *Dicksonia antarctica*.

### Literaturverzeichnis.

1. Niethammer, A., Die direkte Stimulierung von Wachstumsvorgängen. (Zellstimulationsforschungen. 3. 1928. 2.)
2. Wolkenhauer, W., Über den Einfluß von Reizstoffen auf das Längenwachstum der Wurzeln. (Botanisches Archiv. 4. 1924. 3.)
3. Gračanin, M., Orthophosphorsäure als Stimulator der Keimungsenergie und Aktivator der Keimfähigkeit der Samen. (Biochem. Zeitschrift. 1928. 195.)
4. Gleisberg, W., Wundgewebebildung bei Rüben und Gehölzreisern. (Zellstimulationsforschungen. 1. 1925. 4.)



