

DIE ENTWICKLUNG UNTERGETAUCHTER PFLANZEN  
VON MARCHANTIA UNTER VERSCHIEDENEN  
AUSSENBEDINGUNGEN.

Von

KARL FÖRSTER  
(Plauen i. V.).

Mit 7 Textabbildungen.

(Eingegangen am 21. Dezember 1931.)

**I. Vorbemerkungen.**

**1. Aufgabe der Untersuchungen.**

Pflanzen von *Marchantia polymorpha*, die sich unter Wasser entwickelt haben, sind schon lange bekannt. Gelegentlich findet man sie an natürlichen Standorten, gelegentlich sind sie auch künstlich herangezogen worden. Auf Veröffentlichungen darüber wird später eingegangen (S. 346 f.).

Nachdem Verfasser früher (FÖRSTER 1927) zeigen konnte, daß bei schwimmenden Pflänzchen die Entwicklung sehr stark von der Konzentration der Nährlösung abhängt, schien es erwünscht, auch an untergetauchten zu untersuchen, inwieweit sich durch Änderung der Salzkonzentration Unterschiede erzielen lassen. Einige Versuche mit wechselnder Beleuchtung traten ergänzend hinzu. Wenn bei physiologischen Versuchen möglichst viel Nebenumstände ausgeschaltet werden sollen, so haben die Unterwasserkulturen einen wesentlichen Vorteil: es ist bei ihnen die Wasserverdunstung aufgehoben. Bei Pflanzen, die auf verschieden konzentrierter Lösung schwimmen, wird man erst erörtern müssen, inwieweit etwaige Unterschiede nicht allein dem verschiedenen Salzgehalt der Lösung zuzuschreiben sind, sondern dem Zusammenwirken mit der Wassersättigung der Luft. Bei Unterwasserpflanzen ist das nicht nötig.

Es schien auch mit Hinsicht auf die amphibischen Pflanzen von Wert, mit einer so oft untersuchten Pflanze wie *Marchantia* entsprechende Versuche anzustellen.

**2. Ausführung der Versuche.**

Es wurden junge Thalli untersucht, die sich aus Brutkörpern entwickelt hatten. Diese wurden gleichmäßig verteilt und unnormale entfernt. Da mit größeren Mengen gearbeitet werden mußte, war es nicht

möglich, die Entwicklung der Brutkörper einzeln zu verfolgen, wie es STEPHAN (1928, S. 510) tat; für die erzielten, meist recht ansehnlichen Gestaltsunterschiede schien es auch nicht nötig.

Als Nährlösung wurde die TOTTINGHAMsche verwendet. Die Lösungen befanden sich in runden Kulturgefäßen oder flachen Pulverbüchsen von 30—100 ccm Inhalt. Erstere standen gemeinsam offen in einer feuchten Kammer; die Pulverbüchsen waren einzeln verdeckelt. Da nur mit verhältnismäßig schwachen Konzentrationen gearbeitet wurde, ist in diesem Falle der Einfluß der Nährlösung auf die Feuchtigkeit der darüberstehenden Luft so gering, daß das Verhalten der Pflanzen dadurch nicht beeinflußt wird (vgl. FÖRSTER 1927, S. 356 ff.).

Die Brutkörper sind schlecht benetzbar. Wenn man aber die Brutbecher vor Entnahme der Brutkörper bespritzt oder diese in Wasser umschüttelt, erhält man leicht genügend untergetauchte, die dann auch dauernd am Boden der Gefäße bleiben. Sie lagen dort auf dem blanken Glas oder auf Fließpapier; Unterschiede wurden bei diesen zwei Verfahren nicht beobachtet.

Gemessen wurden die Länge (in den Tabellen L), die Breite (B) und die Länge des Thallusvorstoßes neben dem Vegetationspunkt (V). Wo diese Werte in den Tabellen fehlen, waren sie zu gering entwickelt und nicht einwandfrei meßbar. Breite und Vorstoß sind, um sie vergleichbar zu gestalten, in den Spalten B:L und V:L in Prozente der Länge umgerechnet. Weiter wurde auf die Ausbildung der Luftkammern (LK) geachtet; in den Tabellen bedeutet in der Spalte LK: ++ Luftkammern bei *allen* Thallis oder häufig, + ein kleinerer Teil der Thalli mit Luftkammern, — nirgends Luftkammern.

Jede Zahl in den Tabellen ist ein Durchschnitt von meist 10—20 Einzelmessungen; die Zahlen bedeuten Hundertstel Millimeter.

Die Versuche stammen mit wenigen ausdrücklich erwähnten Ausnahmen aus dem Jahre 1931.

Wegen näherer Angaben über Versuchsanstellung und Untersuchung sei auf die frühere Arbeit des Verfassers verwiesen (FÖRSTER 1927, S. 328 ff.). Dort ist auch ausführlich von *Fehlern* und *Genauigkeit* die Rede.

## II. Versuche.

### 1. Versuche bei vollem Tageslicht.

*Da die nächsten Versuche eine ausführliche Besprechung im III. Teil (S. 339 ff.) finden, sollen hier nur die notwendigen Angaben über ihre Ausführung folgen.* Die Zahlen finden sich in der Tabelle S. 334f. Wenn sich dort entsprechende Werte der verschiedenen Versuche zum Teil wesentlich unterscheiden, so hat das zwei Gründe: Erstens wurden die Kulturen bei verschiedenem Alter untersucht, was zulässig oder geradezu erwünscht ist, da innerhalb des untersuchten Entwicklungs-

Tabelle zu S. 333 ff. Die Abkürzungen und Zeichen sind S. 333 erklärt. Die notwendigen Erläuterungen zu den einzelnen Versuchen finden sich im Text.

Ver- such	NL in %	Schwimmend						Untergetaucht						
		L	B	B:L in %	V	V:L in %	LK	L	B	B:L in %	V	V:L in %	LK	
1	0,008	313	124	40	17	5	++	204	88	43	8	9	++	
	0,08	442	215	49	33	7	++	264	132	50	24	9	++	
	0,8	258	220	82	34	13	++	74	87	118	22	25	-	
2	0,0008	151	65	43	11	7	++	122	67	55	10	8	+	
	0,008	140	76	54	13	9	++	144	59	(52)	(7)	(6)	+	
	1,2	124	139	111	18	15	++	84	86	102	18	22	+	
3	1,8	116	138	119	18	16	++	69	89	129	19	28	+	
	0,008	73	64	88	12	16	-	Sehr wenig entwickelt L~35						-
	1,2	153	93	61 <sup>1</sup>	17	11 <sup>1</sup>	+							-
4	2,4	172	109	63 <sup>1</sup>	17	10 <sup>1</sup>	++	56	67	120	13	23	-	
	3,6	143	196	137	21	15	+	86	107	124	18	21	-	
	4,8	73	75	101	14	19	-	65	63	97	13	20	-	
5	0,008	167	69	44	13	8	+	37	-	-	9	24	-	
	1,2	101	109	108	20	19	++	50	62	124	14	28	-	
	2,4	94	103	110	19	20	++	61	68	112 <sup>1</sup>	15	22 <sup>1</sup>	+	
6	4,8	30	48	160	14	47	-	28	-	-	-	-	-	
	0,008	114	57	50	9	8	+	107 <sup>2</sup>	55	51	8	7	+	
	0,08	162	96	59	16	10	++	111	68	62	13	12	+	
7	0,8	134	107	80	18	13	++	74	69	93	15	20	-	
	1,2	86	95	111	15	17	++	59	70	119	17	29	-	
	2,4	67	94	140	19	23	-	54	77	143	14	(26)	-	

<sup>1</sup> Vgl. Text S. 341.

Abb. 7, S. 348.

Abb. 5, S. 345.

<sup>2</sup> Vgl. Text S. 336.

7A	0,008	68 ± 17	—	—	78	7	10	—	30 ± 7	Sehr schmal	—	—	—
	0,08	132 ± 13	103	—	78	23	17	—	43 ± 12		—	—	—
	1,2	132 ± 16	139	—	109	32	24	+	50 ± 7	Zunehmend	—	—	—
	2,4	103 ± 15	126	—	122	29	28	—	55 ± 12	breiter	—	—	—
	3,6	52 ± 11	68	—	131	15	29	—	42 ± 10		—	—	—
7B	0,008	(126 ± 20)	92	—	73	16	13	—			—	—	—
	0,08	123 ± 9	110	—	90	20	16	—			—	—	—
	1,2	145 ± 11	149	—	103	31	21	+			—	—	—
	2,4	102 ± 9	124	—	122	24	24	+			—	—	—
	3,6	57 ± 7	78	—	137	15	26	—			—	—	—
8A	0,008	(109 ± 34)	65	—	60	14	(13)	—			—	—	Abb. 2, S. 340.
	0,04	102 ± 16	60	—	59	8	8	—			—	—	—
	0,08	124 ± 14	100	—	81	23	19	—			—	—	—
	0,4	163 ± 15	120	—	74 <sup>3</sup>	25	15 <sup>3</sup>	+	59 ± 11	—	10	17	—
	1,2	149 ± 16	156	—	105	34	23	+	61 ± 13	—	13	(21)	—
	4,8	35	—	—	—	—	—	—	65 ± 8	—	13	20	—
8B	0,008	68	—	—	—	9	13	—	76 ± 10	73	19	25	—
	0,04	95	75	—	79	13	14	+	66 ± 9	81	21	32	—
	0,08	109	95	—	87	19	17	—	15	123	—	—	—
	0,4	155	144	—	93	30	19	—		—	—	—	—
	1,2	104	127	—	122	32	31	—		—	—	—	—
	4,8	22	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—
9	0,008	111	37	—	33	9	8	—	62	—	8	13	—
	0,4	128	98	—	77	18	14	—	62	—	16	26	—
	1,2	100	104	—	104	20	20	—	71	—	18	24	—
	4,8	23	—	—	—	—	—	—	24	—	—	—	—

<sup>3</sup> Vgl. Text S. 341.

Abb. 3, S. 340.

bereichs „die beobachteten Wirkungen der Umwelt einen Dauerzustand darstellen“ (FÖRSTER 1927, S. 328). Zweitens haben sich mit den Jahreszeiten Lichtgenuß und Temperatur geändert, da mit einfachen Kulturen im Pflanzenfenster gearbeitet wurde. Um aber einen gewissen Vergleich zu gestatten, sind nachträglich aus den Listen der ortsansässigen Wetterwarte die durchschnittlichen Schattentemperaturen und Beleuchtungsverhältnisse während der Versuchsdauer angegeben (bei Versuchen 1, 2, 8 und 9 mit vorwiegend künstlicher Heizung wurde als Temperaturdurchschnitt  $18^{\circ}$  angenommen). Aus den Monatsangaben läßt sich die Sonnenscheindauer ermessen; der kürzeren Beleuchtung der Herbstmonate ist wohl das Fehlen von Luftkammern bei den letzten Versuchen zuzuschreiben.

1. *Versuch.* 19. III. bis 15. IV. (Alter 27 Tage),  $18^{\circ}$ , mittl. Bewölk.
2. *Versuch.* 17. IV. bis 30. IV. (Alter 13 Tage),  $18^{\circ}$ , ganz bedeckt.
3. *Versuch.* 16. V. bis 2. VI. (Alter 17 Tage), Standort ausnahmsweise unbesontes Fenster,  $18^{\circ}$ , mittl. Bewölk. (Abb. 7 a—c).
4. *Versuch.* 5. VI. bis 13. VI. (Alter 8 Tage),  $17^{\circ}$ , starke Bewölk.
5. *Versuch.* 20. VI. bis 29. VI. (Alter 9 Tage),  $17,5^{\circ}$ , mittl. Bewölk.
6. *Versuch.* 27. VI. bis 7. VII. (Alter 10 Tage),  $20^{\circ}$ , mittl. Bewölk. —

Die Brutkörper aus der schwächsten Konzentration hatten meist nur einseitig ausgetrieben, was der Länge des *einen* sich entwickelnden Thallus stets einen gewissen Vorsprung gibt (vgl. S. 337). Berücksichtigt man das, so erkennt man den normalen Verlauf beider Reihen.

Bei den folgenden zwei Versuchen wurden je zwei Kulturen angesetzt: die Gläser mit den Pflänzchen standen in einem Raume, der bis kurz unter die Ränder der Gläser bei der ersten mit reinem Wasser angefüllt war, bei der zweiten mit gesättigter Kochsalzlösung. Es sollte dadurch einmal eine feuchte, einmal eine trockene Luft geschaffen werden. In dieser Beziehung verliefen die Versuche leider nicht befriedigend, indem die beiden Kulturen jeweils keine kennzeichnenden Unterschiede aufwiesen. Das erklärt sich allerdings dadurch zwanglos, daß sich während der Versuchsdauer starke Temperaturunterschiede nicht vermeiden ließen. Diese bringen so starke Schwankungen der Luftfeuchtigkeit mit sich, daß der Einfluß der Bodenflüssigkeit dagegen zurücktritt. So können diese zwei Versuche betreffs der Luftfeuchtigkeit nicht weiter ausgedeutet werden. Sie sind daher als einfache Parallelversuche behandelt; der über reinem Wasser ist mit A, der über Kochsalzlösung mit B bezeichnet. Die Spalte der untergetauchten Pflanzen enthält dagegen die Werte aus A und B zusammengezogen, da sich infolge ihrer geringen Entwicklung keine großen Unterschiede ergaben. Da die untergetauchten Thalli aus demselben Grunde allgemein stärkere Schwankungen ums Mittel zeigen, schien es im Gegenteil erwünscht, aus einer größeren Zahl den Durchschnitt zu ziehen. Die beigegefügtten Streuungswerte zeigen, daß die Zusammenziehung nicht willkürlich war.

7. *Versuch.* 25. VIII. bis 5. IX. (Alter 10 Tage),  $16^{\circ}$ , ganz bedeckt.
8. *Versuch.* 22. IX. bis 3. X. (Alter 11 Tage),  $18^{\circ}$ , mittl. Bewölk. (Abb. 1 nach 8 A, Abb. 3 nach 8 B).
9. *Versuch.* 6. X. bis 14. X. (Alter 8 Tage),  $18^{\circ}$ , vorw. heiter.

**2. Versuche bei gedämpftem Licht.**

Bei geringer Beleuchtung zeigen die Thalli unter sonst gleichen Bedingungen untereinander sehr große Unterschiede. Auch in Kulturen, wo einzelne ganz gut treiben, entwickeln sich manche fast gar nicht, so daß man von ihrer Messung absehen muß. Ferner treiben unter ungünstigen Bedingungen die Brutkörper oft nur einseitig<sup>1</sup>; da dann das Pflänzchen von einem *ganzen* Brutkörper zehrt, hat es gegenüber den anderen einen Vorteil. So maßen in einem Falle (Versuch 9a, schw. und unt. vereint) unter gleichen Bedingungen die einseitigen Thalli im Durchschnitt 152, die zweiseitigen 92. Durchschnittszahlen, die viele einseitige Thalli enthalten, sind daher zu groß; sie sind in den folgenden Tabellen mit ↓ oder ↓ ↓ versehen, je nachdem <sup>1</sup>/<sub>4</sub> bis <sup>3</sup>/<sub>4</sub> der Thalli oder mehr als <sup>3</sup>/<sub>4</sub> einseitig waren.

Wegen dieser Bedenken war Verfasser früher nur zu einigen Versuchen in dieser Richtung gekommen, die nicht veröffentlicht wurden. Da auch diesmal einige derartige Versuche angestellt wurden, soll hier über alle berichtet werden. *Doch dürfen die Zahlen nur als sehr grobe Annäherungswerte gelten.*

Die Breite war überall zu gering, als daß sie sich einwandfrei messen ließ; deshalb geben die folgenden Zahlen nur die Längen an.

Die Beleuchtung wurde nicht quantitativ festgelegt. Die Verdunkelung erfolgte bei den Versuchen 10—12 durch eine doppelwandige Glocke mit einer Lösung von Neutralgrau (Höchster Werke). Bei den nächsten Versuchen standen die verdunkelten Kulturen in einem oben offenen, zylindrischen Dunkelsturz von 40 cm Höhe und 20 cm Weite aus Pappe, und zwar in halber Höhe oder auf dem Boden. Diese zwei Fälle sind als „gedämpftes Licht“ und „sehr gedämpftes Licht“ unterschieden.

*Versuch 10.* 24. VI. bis 4. VII. 1925 (Alter 10 Tage). Schwimmende Pflanzen.

NL in %	0,08	0,16	0,32
Hell (= FÖRSTER 1927, S. 362, V. 2) .	240 ± 32	273 ± 43	253 ± 44
Gedämpftes Licht . . . . .	110 ± 14	122 ± 24	134 ± 17

*Versuch 11.* Hell: 14. bis 21. VII., gedämpftes Licht: 14. bis 25. VII. 1925 (Alter 7 und 10 Tage). Schwimmende Pflanzen.

NL in %	0,04	0,08	0,15	0,27	0,36	0,48
Hell, 7 Tage alt. . . . .	178	196	207	151	148	148
Gedämpftes Licht, 10 Tage alt . .	290	268	270	207 ↓	162	(218)

*Versuch 12.* 8. bis 14. V. 1926 (Alter 6 Tage). Schwimmende Pflanzen.

NL in %	0,02	0,16	0,32
Hell . . . . .	224 ± 22	235 ± 13	196 ± 10
Gedämpftes Licht (Abb. 1, S. 339) .	140 ↓ ± 40	156 ↓ ± 35	148 ↓ ± 24

Die folgenden Versuche sind Parallelversuche zu weiter oben aufgeführten und tragen deren Nummern.

<sup>1</sup> Vgl. FÖRSTER (1927, S. 345). Ob es auch spezifische Bedingungen für einseitiges Austreiben gibt (STEPHAN 1928, S. 514), scheint mir fraglich.

*Versuch 4a.* 5. bis 13. VI. und 16. VI. (Alter 8 und 11 Tage).

NL in %	Hell				Gedämpftes Licht			
	0,008	1,2	2,4	3,6	0,008	1,2	2,4	3,6
Schwimmend, 8 Tage alt	73	96	91	69	171↓↓ ± 17	72	s.w.	s.w.
Untergetaucht, 11 Tage alt	65	81	71	—	153↓↓	94↓↓	s.w.	s.w.
Unterschied	+ 8	+15	+20	—	+ 18 ↓	-22↓	—	—

*Versuch 5a.* 20. bis 29. VI. (Alter 9 Tage).

NL in %	Hell			Gedämpftes Licht			Sehr gedämpftes Licht		
	0,008	1,2	2,4	0,008	1,2	2,4	0,008	1,2	2,4
Schwimmend . . .	167	101	94	(50)	87 ± 11	42,131↓↓	s.w.	s.w.	s.w.
Untergetaucht . .	37	50	61	(s.w.)	77 ± 19	54	—	107↓↓ ± 35	s.w.
Unterschied	+130	+ 51	+33	—	+10	-12	—	-67 ↓	—

*Versuch 6a.* 27. VI. bis 7. VII. (Alter 10 Tage).

NL in %	Hell (Abb. 5, S. 345)				
	0,008	0,08	0,8	1,2	2,4
Schwimmend . . . . .	114 ↓ ↓	162	134	86	67
Untergetaucht . . . . .	107 ↓ ↓	111	74 ↓	59	54
Unterschied	+ 7	+51	+70	+27	+13

NL in %	Gedämpftes Licht (Abb. 6, S. 345)				
	0,008	0,08	0,8	1,2	2,4
Schwimmend . . . . .	149 ↓	132 ↓ ↓	137 ↓ ↓	97	50
Untergetaucht . . . . .	134	125	117 ↓	95 ↓	30
Unterschied	+15 ↓	+7 ↓	+20 ↓	+ 2	+20

*Versuch 9a.* 6. bis 14. X. (Alter 8 Tage).

NL in %	Hell				Sehr gedämpftes Licht			
	0,008	0,4	1,2	4,8	0,008	0,4	1,2	4,8
Schwimmend . . . . .	111	128	100	s.w.	53	142 ↓ ↓	125 ↓ ↓	s.w.
Untergetaucht . . . . .	62	62	71	s.w.	35	119 ↓	74	s.w.
Unterschied	+49	+66	+29	—	+18	+23 ↓	+51 ↓	—

*Ergebnisse.* Um die späteren Ausführungen nicht mit den oben erwähnten Unsicherheiten dieser Versuchsreihe zu belasten, seien die Ergebnisse hier sofort zusammengestellt. Es wird auf sie später nur kurz zurückgekommen.

Daß die *Flügelentwicklung* (vgl. S. 345) bei Nachlassen des Lichtes stark zurückgeht, wurde schon erwähnt und ist nicht neu. Ihre Abhängigkeit von der Konzentration, und zwar im Sinne einer Breitenförderung bei deren Ansteigen, bleibt aber bestehen, wie die Abb. 1 und 6 lehren.

Die *Länge* ist im allgemeinen ebenfalls benachteiligt. Es ist dabei das in den einleitenden Worten zu dieser Versuchsreihe Gesagte zu berücksichtigen. Bei den

Versuchen 11 und 4a ist zu beachten, daß die Thalli aus gedämpftem Licht älter sind als die anderen. Trotzdem scheint aus einigen Versuchen hervorzugehen, daß *Verdunkelung doch auch streckungsfördernd wirken kann*. Es sind das folgende Fälle:

Bei schwimmenden Pflanzen: Versuch 11, alle Konz., Versuch 4a, Konz. 0,008, Versuch 6a, Konz. 0,008 und 1,2 — zusammen 3 Fälle (ohne Versuch 11, bei dem untergetauchte Thalli nicht mit untersucht wurden).

Bei untergetauchten Pflanzen: Versuch 4a, Konz. 0,008, Versuch 5a, Konz. 1,2, Versuch 6a, alle Konz. außer 2,4, Versuch 9a, Konz. 0,4 und 1,2 — zusammen 8 Fälle.

Diese Beobachtung fügt sich nicht in die übereinstimmenden Befunde der bisherigen Untersucher (FÖRSTER 1927, S. 334—341; dort ältere Literatur; auch bestätigt durch STEPHAN 1928, S. 515), daß das Licht auf das Wachstum von *Marchantia* fördernd wirkt, und nur bei *sehr* hohen Intensitäten die Längenstreckung gehemmt wird. Vielleicht ist bei den vorliegenden abweichenden Ergebnissen das Substrat mitbestimmend gewesen; dafür spricht, daß die eben bemerkte Wachstumsförderung sich vorwiegend bei niederen Konzentrationen findet.

Achtet man auf die *Lage des Streckungsmaximums*, so erscheint sie im gedämpften Licht unverändert oder etwas nach der schwächsten Konzentration zu verschoben. Von 11 Fällen stellen nur zwei (Versuch 10 und 5a schw.) Ausnahmen dar. Eine wesentliche „Umstimmung“ erfolgt freilich nicht, wie auf Grund gelegentlicher Beobachtungen schon früher angenommen wurde (FÖRSTER 1927, S. 341).

In den Spalten U sind die Unterschiede zwischen schwimmenden und untergetauchten Thalli errechnet. Im gedämpften Licht sind diese Werte gering; das ergibt sich daraus, daß — wie die eben gegebene Zusammenstellung zeigt — vorzugsweise untergetauchte Pflanzen durch die Verminderung des Lichtes gefördert sind und damit die Unterschiede zwischen schwimmenden und untergetauchten Thallis ausgeglichen werden. Manchmal schlagen die Unterschiede sogar aus dem Positiven ins Negative um (d. h. die untergetauchten Thalli zeigen einen etwas größeren — unsicheren! — Durchschnitt der Länge). In einigen Fällen müßten die Werte U bei den verdunkelten Kulturen infolge der einseitigen Entwicklung vieler Pflanzen noch geringer ausfallen, was durch ↓ vermerkt ist. *Es kann also als erwiesen gelten, daß so große Unterschiede zwischen den schwimmenden und untergetauchten Pflanzen, wie sie in vollem Licht auftreten können, in gedämpftem Licht nie bemerkt werden*. Das läßt auch Abb. 5 (S. 345) deutlich erkennen.

### III. Ergebnisse. Vergleich mit dem Schrifttum.

#### 1. Der Einfluß verschiedenen osmotischen Wertes der Nährlösung auf untergetauchte und schwimmende Pflanzen.

Bei jedem Versuch wurden nebeneinander untergetauchte und schwimmende Thalli aufgezogen. Die letzteren dienten vorwiegend zum Vergleich; ihr Verhalten ist schon früher mitgeteilt worden. Doch konnten die damaligen Ergebnisse erweitert werden. Für die Unterwasserpflanzen zeigte sich, daß bei ihnen die verschieden konzentrierten Nährlösungen dieselben Veränderungen wie bei schwimmenden Thallis her-

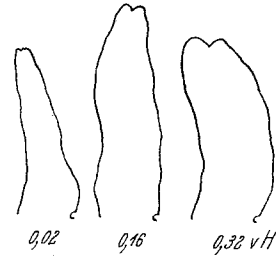


Abb. 1. 6 Tage alte Pflänzchen von gedämpftem Licht und Nährlösung verschiedener Konzentration. (Versuch 12.) Vergr. 16×.



vorrufen. Daher seien die *gemeinsamen Ergebnisse* nunmehr vollständig zusammengestellt (*Unterschiede* siehe S. 342 ff.).

1. Die *Länge* nimmt mit zunehmender Konzentration der Nährlösung in der Regel erst deutlich zu, dann ab (Versuch 1, 3, 4, 6, 7, 8, 9; Abb. 2, 3, 5, 7). Allerdings schwankte die Lage des Längenoptimums schon früher stark; bisweilen lag es bei so niedriger Konzentration, daß der aufsteigende Ast der Kurve nicht mehr erfaßt wurde und die Länge von Anfang an abzunehmen schien (FÖRSTER 1927, S. 365 ff.). Solche starke Schwankungen treten auch diesmal auf.

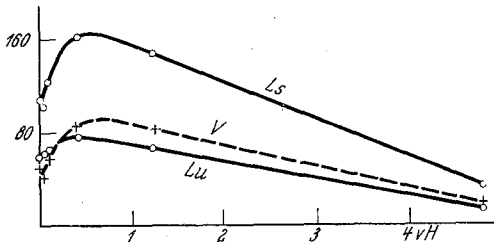


Abb. 2. Länge von schwimmenden (*Ls*) und untergetauchten Pflanzen (*Lu*) bei verschiedener Konzentration der Nährlösung. *V* gibt den Unterschied zwischen beiden an. (Versuch 8 A.)

Bei Versuch 5 nimmt die Länge (der schwimmenden Pflanzen) von 0,008% an, bei Versuch 2 (bei schwimmenden und untergetauchten Pflanzen) von 0,0008% an sofort ab. Umgekehrt rückt bei anderen Versuchen das Längenoptimum zu überraschend hohen Konzentrationen der Nährlösung; es schwankte seinerzeit zwischen 0,04 und 0,17, diesmal zwischen 0,08 und 2,4 (bei schwimmenden Pflanzen)<sup>1</sup>. Bei Versuch 5 zeigen die untergetauchten Thalli den normalen Verlauf, die schwimmenden dagegen den sofortigen Längenabfall. — Eine Erklärung dieser Unterschiede kann auch heute leider noch nicht gegeben werden; durch verschiedene Beleuchtung werden sie bestimmt nicht allein verursacht, denn erst bei starker Herabsetzung des Lichtgenusses, die zu ganz schmalen, stets luftkammerfreien Thallis führt, ist eine Verschiebung des Längenoptimums nach den schwächeren Konzentrationen zu beobachtet worden (Abb. 5, 6), doch auch da meist nur in geringem Maße (vgl. vor. S.).

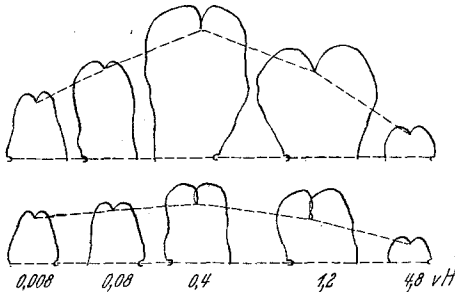


Abb. 3. 11 Tage alte Pflänzchen von Nährlösungen verschiedener Konzentration, obere Reihe: schwimmend, untere Reihe: untergetaucht. (Versuch 8 B.) Vergr. 9 ×.

2. Die *Flügelentwicklung*, bestimmt durch Breite und Vorstoß, nimmt mit der Konzentration dauernd zu (Abb. 1, 3, 5, 6, 7), auch im gedämpf-

<sup>1</sup> BENECKE (1903, S. 28) gibt für *Lunularia* an, daß sie am besten bei 0,2% gedeiht und „gerade noch“ bei 1%. LILIENSTERN (1928) hat bei ihren Versuchen eine Lösung von 0,085% als günstigste für *Marchantia* gefunden, was nach den hier vorgelegten Ergebnissen allerdings nicht verallgemeinert werden kann.

ten Licht. Die Zahlenreihen B:L und V:L auf Seite 334f. zeigen das ohne weiteres, wo Breite und Vorstoß als Prozente der Länge ausgedrückt sind. Manchmal nimmt sogar trotz absinkender Länge auch die absolute Breite zu (z. B. bei Versuch 1 schw. zwischen 0,08 und 0,8, bei Versuch 2 bei schw. und unt. Pflanzen fast durchgehend). Das vorübergehende Absinken von B:L und V:L dort, wo die Länge ihren höchsten Wert erreicht (Versuch 3 schw., Versuch 5 unt., Versuch 8 A schw.), ist schon früher als Ausdruck einer gewissen Korrelation zwischen Länge und Breite gedeutet worden (FÖRSTER 1927, S. 367 f.).

3. Da in der Regel Länge und Flügelentwicklung im Anfang zunehmen, lehrt bereits der Augenschein (vgl. Abb. 3, 5), daß auch bei untergetauchten Thallis bei einer mittleren Konzentration der Nährlösung der *Gesamtzuwachs* am größten ist. Es bedarf daher nur eines Hinweises auf die entsprechenden, durch Gewichtsbestimmungen erhärteten Feststellungen an schwimmenden Pflanzen (FÖRSTER 1927, S. 366).

4. Die Verzweigung (Abb. 7c) sowie die Bildung lappenartiger, vielzelliger Auswüchse, die Verfasser schon früher mit den sogenannten Enationen der höheren Pflanzen (KÜSTER 1925, S. 364 f.) verglich, werden durch zunehmende Konzentration gleichfalls gefördert.

*Verzweigung* wurde beobachtet bei Versuch 1 infolge der großen Länge der Thalli schon in 0,08 schw. und 0,8 schw., bei Versuch 3 in 2,4 schw. und häufig in 3,6 schw., ferner bei 3,6 unt. — Enationen: Versuch 2 bei 1,2 und 1,8 schw., Versuch 4 bei 1,2, 2,4 und 3,6 schw.

Diese Beobachtungen sind neu; sie fügen sich der allgemeinen Regel, die früher aus verschiedenen Versuchsreihen abgeleitet wurde, daß die Bedingungen, die die Flügelentwicklung fördern, auch die Verzweigung (FÖRSTER 1927, S. 354) und Entwicklungsstörungen (dasselbst S. 382) fördern.

5. Über *Luftkammern* siehe S. 346.

6. *Braunviolette Färbung* der Mittelrippe ist bei sehr niederen Konzentrationen der Nährlösung häufig, und zwar gleichmäßig bei schwimmenden und untergetauchten Pflanzen. Sie wurde beobachtet bei Versuch 1 in 0,008, bei Versuch 2 in 0,0008 und 0,008, bei Versuch 6 in 0,008 und 0,08. Es ist merkwürdig, daß diese Färbung sonst ein Kennzeichen hohen Lichtgenusses ist (FÖRSTER 1927, S. 338; dort auch Lit.), da gerade die Pflanzen aus schwächster Konzentration denen aus besonders gutem Licht am wenigsten ähnlich sehen (vgl. Abb. 7). — Einen Zusammenhang mit dem Lichtgenuß könnte man bei den vorliegenden Ergebnissen höchstens darin erblicken, daß bei den letzten Versuchen, die alle eine geringere Beleuchtung hatten (vgl. S. 336), diese Färbung nicht mehr beobachtet wurde.

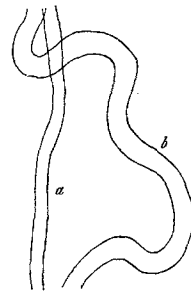


Abb. 4. Rhizoiden gleichalter Thalli von a 0,1% iger, b 3,6% iger Nährlösung. Vergr. 100×.

7. In höheren Konzentrationen, etwa von 2% an, entwickeln die Brutkörper beim Keimen *auffallend dicke und gekräuselt wachsende Rhizoiden* (Abb. 4). Sie erinnern an die von *Dumortiera*, die vielleicht einen Übergang zwischen glatten und Zäpfchenrhizoiden darstellen (HERZOG 1925, S. 31); sie haben aber im Gegensatz zu diesen weitere Windungen und gleichmäßig dünne Wände.

## 2. Der osmotische Wert der Zellen in den verschiedenen Konzentrationen.

Da *Marchantia* auf einem sehr weiten Konzentrationsbereich der Nährlösung gedeiht, schien es erwünscht, den osmotischen Wert der Zellen zu prüfen. Das geschah mehrmals durch Bestimmung der Grenzplasmolyse gegen Zuckerlösung. Es ergab sich, daß der osmotische Wert der Zellen bereits in sehr niederen Konzentrationen (z. B. 0,01%) sehr hoch ist; Grenzplasmolyse erfolgt hier — wohl je nach den Nebenbedingungen — bei 0,3—0,4 molarer Rohrzuckerlösung, also erst bei einem Druck von über 6 Atm. (6,2 Atm. wurden vom Verfasser schon früher angegeben: 1927, S. 363, Anm. 2), obwohl der Wert der Nährlösung weit unter 1 Atm. liegt. Trotzdem reicht dieser Wert für höhere Konzentrationen nicht; Thalli aus niederen Konzentrationen werden z. B. in 4,8%iger Nährlösung stark plasmolysiert, in der andere noch leben, wenn sie sich auch meist nur wenig entwickeln. In 3,6%iger Lösung wird ein Zuckerwert von 0,5 Mol. erreicht, also ein Druck von über 11 Atm. Zwischen untergetauchten und schwimmenden Pflanzen ergeben sich keine regelmäßigen Unterschiede. — Auf Einzelheiten osmotischer Messungen einzugehen, lag nicht im Sinne dieser Arbeit.

Diese Befunde passen zu den genauen Feststellungen an anderen Pflanzen, über die die physiologischen Handbücher berichten, wonach jeder Art ein osmotischer Mindestwert zukommt, der sich unter dem Einfluß sehr konzentrierter Bodenlösungen jedoch bedeutend heben kann.

## 3. Die Besonderheiten untergetauchter Pflanzen.

Trotzdem untergetauchte und schwimmende Pflanzen beim Wechsel in der Konzentration der Nährlösung die gleichen Änderungen zeigen, ist ihr Aussehen doch immer sehr verschieden (Abb. 3, 5).

### *Länge.*

Die Länge ist (mit einer einzigen, wohl zu vernachlässigenden Ausnahme in Versuch 4) bei den untergetauchten Pflanzen in allen Fällen geringer als bei den schwimmenden. An Hand der Zahlenreihe nebeneinander lassen sich noch einige Einzelheiten feststellen. Diese Übersicht fußt auf den Zahlen der einzelnen Versuche, die aus dem Kopf der senkrechten Spalten ersichtlich sind.

1. Die neben die Zahlen gesetzten Buchstaben s und u geben an, bei welcher Konzentration innerhalb jedes Versuches (also hier: innerhalb

jeder senkrechten Spalte) die schwimmenden und untergetauchten Thalli die größte Länge aufweisen. Man sieht, das Längenmaximum der untergetauchten Thalli (u) liegt bei gleicher (Versuch 1, 2, 4, 6, 8 A, 8 B, vgl. Abb. 2, 3, 5) oder etwas höherer Konzentration (Versuch 3, 5, 7 A, 7 B, 9) als das der schwimmenden, bei keinem Versuch bei niederer.

Im Anschluß an frühere Ergebnisse (FÖRSTER 1927, S. 378 ff.) ließe sich folgende Erklärung versuchen: Die Unterwasserpflanzen sind, da die Verdunstung wegfällt, einem größeren Wasserüberschuß ausgesetzt als die schwimmenden. Höhere Konzentration der Lösung, d. h. erschwerte Wasseraufnahme, wird bei ihnen deshalb länger die Streckung fördern als bei den schwimmenden Thallis.

2. Die Spalten U geben den Unterschied an zwischen den untergetauchten und schwimmenden Pflanzen derselben Konzentration. Die darin stehenden Zahlen sind aber nicht ohne weiteres miteinander vergleichbar, denn ein gleicher Unterschied wird bei kurzen Pflanzen bedeutend, bei langen unbedeutend sein. Es ist also nötig, die Unterschiede als Prozente der Länge auszudrücken, oder besser als Prozente des Zuwachses (der kürzeren, also der untergetauchten Thalli), um von der ursprünglichen Länge des Brutkörpers als unveränderlicher Größe abzu-

Tabelle zu S. 342 ff. Erklärung im Text.

NL in %	Versuch 1		Versuch 2		Versuch 3		Versuch 4		Versuch 5		Versuch 6	
	U	U:Z	U	U:Z	U	U:Z	U	U:Z	U	U:Z	U	U:Z
Unter 0,008	—	—	su29	27	38	190	—	—	—	—	7	8
0,008, 004	109	58	26	26	—	—	8	16	s 130	590	—	—
0,08, 01	su178	72	—	—	—	—	—	—	—	—	su 51	53
0,4, 0,8	*184	312	—	—	—	—	—	—	—	—	*60	102
1,2	—	—	*40	58	118	590	su15	25	*51	146	27	61
1,8, 2,4	—	—	*47	87	s 116	283	*20	36	u33	72	13	33
3,6 4,8	—	—	—	—	u*57	80	7	18	2	15	—	—

NL in %	Versuch 7A		Versuch 7B		Versuch 8A		Versuch 8B		Versuch 9	
	U	U:Z	U	U:Z	U	U:Z	U	U:Z	U	U:Z
Unter 0,008	38	253	(96)	(640)	50	(114)	9	20	49	79
0,008, 0,04	—	—	—	—	41	89	34	74	—	—
0,008, 0,1	s 89	321	80	286	59	118	44	88	—	—
0,4 0,8	—	—	—	—	su87	143	su*79	130	s 66	107
1,2	s*82	235	s*95	272	*83	163	38	74	u* 29	41
1,8, 2,4	u 48	120	u 47	117	—	—	—	—	1	4
3,6 4,8	10	37	15	56	20	—	7	—	—	—

sehen. Der Zuwachs wird berechnet, indem man von der in den Tabellen stehenden Länge die Länge des halben Brutkörpers abzieht, das ist (im Durchschnitt) 15 (=0,15 mm). Dies ist in den Spalten U : Z geschehen, und sie zeigen: Auf den Zuwachs bezogen, ist der Unterschied zwischen schwimmenden und untergetauchten Thalli etwa (hierauf ist sofort zu-

rückzukommen) dort am größten, wo die schwimmenden Kulturen ihr Längenoptimum erreichen. An dieser Stelle sind sich die Thalli am unähnlichsten, mit steigender und sinkender Konzentration werden sie einander ähnlicher.

Nur bei Versuch 8 steigt der Wert weiter und würde mathematisch bei der Konzentration 4,8 den Wert „Unendlich“ erreichen, weil dort die untergetauchten Thalli schon keinen Längenzuwachs mehr aufweisen, während die schwimmenden noch ein wenig getrieben haben. Doch bedeutet diese Abweichung keinen Widerspruch gegen das sogleich zu ziehende Hauptergebnis des Vergleichs.

Der Höchstwert von U:Z fällt *genau* mit der größten Länge der schwimmenden Thalli zusammen bei Versuch 5, 7 A, 8 B und 9. Bei Versuch 1, 2, 4, 6 und 8 A liegt er bei etwas höherer Konzentration, übrigens meist nicht weit ab von der größten Länge, und genau bei der größten Breite (in der Tabelle mit \* bezeichnet). Bezeichnend ist, daß nur bei Versuch 2 der Höchstwert von U:L wesentlich von dem Längenmaximum entfernt liegt. Das ist begreiflich, weil dort die Länge von der schwächsten Konzentration zu abnimmt; bei dieser ist aber die Breite noch sehr gering, und der Unterschied der Pflanzen ist erst bei wesentlich höherer Konzentration am größten, wo die Länge immer noch befriedigend ist (116 statt 151), die Breite aber optimal (138 statt 65). Umgekehrt liegt in den oben erwähnten Fällen, wo die Gipfel von L und von U:Z zusammenfallen, auch der Höchstwert der Breite (\*) genau an derselben Stelle oder nicht weit davon. — Bei Versuch 3 ist der Unterschied unbedeutend *vor* der größten Länge und Breite am höchsten.

Es scheint also der Schluß berechtigt, daß die Konzentrationen, die der Gesamtentwicklung, bestimmt durch günstiges Zusammentreffen möglichst hoher Breite und Länge<sup>1</sup>, am günstigsten sind, die schwimmenden Pflanzen ungleich stärker fördern als die untergetauchten. Man kann somit das Untergetauchtsein als eine „begrenzende Bedingung“ der Entwicklung bezeichnen. — Es sei darauf hingewiesen, daß Versuch 7B sich den Darlegungen dieses Absatzes nicht fügt; doch darf wohl von diesem Einzelfall abgesehen werden, zumal die Unstimmigkeit nur auf einen Zahlenwert (zu große Länge in 0,008 unt.) zurückgeht.

3. Von der eben entwickelten Auffassung aus ist es verständlich, daß auf und unter dem Wasser sehr wohl ähnliche Formen entstehen können, und daß dabei die günstigsten untergetauchten Thalli schwimmenden aus minder guten Bedingungen gleichen. So sind z. B. bei Versuch 4 die Pflänzchen aus 1,2 oder 2,4 unt. und 0,008 schw. einander sehr äh-

<sup>1</sup> Da sich aus Länge und Breite die Thallusfläche nicht einwandfrei errechnen läßt, soll nicht versucht werden, diese zahlenmäßig anzugeben. Zu große Breite bei geringer Länge scheint übrigens nicht mehr als günstige Entwicklung gelten zu können (vgl. FÖRSTER 1927, S. 382: Auftreten von Entwicklungsstörungen unter besonders stark breitenfördernden Bedingungen).

lich. Die bestentwickelten schwimmenden Formen haben dagegen unter den untergetauchten nicht ihresgleichen.

4. Weiter fällt nunmehr auch Licht auf die Versuche bei verminderter Beleuchtung. Es zeigte sich, daß die Unterschiede zwischen untergetauchten und schwimmenden Thallis in schwachem Licht meist gering sind (S. 339; vgl. Abb. 6). Das läßt sich vielleicht so erklären: In

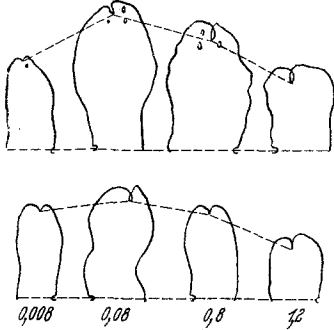


Abb. 5. 10 Tage alte Pflänzchen von Nährlösung verschiedener Konzentration, am Tageslicht gewachsen; obere Reihe: schwimmend, untere Reihe: untergetaucht. (Versuch 6.) Vergr. 9×.

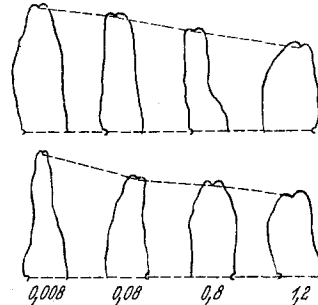


Abb. 6. Pflänzchen aus gedämpftem Licht (Versuch 6a); sonst alles wie Abb. 5.

schwachem Licht erfolgt die Entwicklung ungünstig, vor allem durch die stark zurückgebliebene Breite. Daher erreichen die schwimmenden Thalli keinen Vorsprung vor den untergetauchten. Gutes Licht dagegen gibt den Pflanzen einen starken Entwicklungsantrieb, und dem können die Unterwasserpflanzen nur wenig nachgeben.

#### Flügelentwicklung.

Die Flügelentwicklung, insbesondere an dem Werte B:L gemessen, scheint auf den ersten Blick bei den untergetauchten Pflanzen oft wenig benachteiligt, wohl gar gefördert. Doch muß man bedenken, im normalen Entwicklungsgang nimmt mit zunehmender Länge des Thallus seine Breite relativ ab; es müssen also kürzere Thalli eine verhältnismäßig größere Breite haben als längere. Zum Vergleich ist nebenstehend eine früher (FÖRSTER 1927, S. 327) gegebene Zahlenreihe wiederholt, die die Beziehungen zwischen relativer Breite (B:L, siehe S. 333) und Länge zeigt. Wenn also z. B. bei Versuch 1 die schwimmenden Pflanzen von 0,08 einen Wert B:L=49 haben, so müßten eigentlich die untergetauchten, wenn sie nur durch Entwicklungsverzögerung zurückgeblieben wären, infolge ihrer geringeren Länge einen höheren Wert aufweisen; das ist aber nicht der Fall. Eine solche Überlegung

L	B:L in %
56	159
70	144
87	139
104	129
124	121
145	112
195	94
227	85

wird in allen Zweifelsfällen Klärung bringen. *Es liegt also ein breitenhemmender Einfluß vor, und nicht nur eine einfache Verzögerung der Entwicklung.* Nur so ist es auch möglich, daß, wie eben (S. 344, unter 3) festgestellt wurde, untergetauchte Thalli aus höherer Konzentration schwimmenden aus niederer Konzentration ähnlich sind.

#### *Luftkammern.*

Luftkammern können, wie die Versuche 1, 2, 4, 5 und 6 zeigen, sehr wohl auch unter Wasser entstehen. Immerhin treten sie dort seltener auf.

Nun gibt es zwar Bedingungen, die die Entwicklung von Luftkammern selbst bei bester sonstiger Entfaltung des Thallus hemmen (FÖRSTER 1927, S. 330ff.); bei den vorliegenden Versuchen aber genügt mindestens, um das Fehlen von Luftkammern unter Wasser zu erklären, die regelmäßige Erscheinung, daß bei Kulturen vom gleichen Lichtgenuß die Pflanzen mit der größeren Thallusfläche die Luftkammern früher entwickeln als die anderen. Es gehört dazu vor allem eine gut entwickelte Thallusbreite; die Länge, bei der Luftkammern auftreten, kann wesentlich geringer sein als die von luftkammerfreien Vergleichspflanzen (a. a. O., S. 384, Abb. 26, 31).

Bei Versuch 4 finden sich Luftkammern bei Pflänzchen von  $L = 91$ ,  $B : L = 150\%$  und  $L = 69$ ,  $B : L = 142\%$ , noch keine bei  $L = 73$ ,  $B : L = 101\%$ . Bei den untergetauchten Thallis fehlen Luftkammern noch bei  $L = 71$ ,  $B : L = 132\%$ , sie treten aber auf bei  $L = 81$ ,  $B : L = 96\%$ . — Bei Versuch 5 haben die untergetauchten Pflanzen aus 2,4 mit nur geringer Länge (61), aber  $B : L = 112\%$  mehr Luftkammern als die schwimmenden aus 0,008 mit viel größerer Länge (167), aber  $B : L = 44\%$ . — Entsprechend erklärt sich zwanglos das Fehlen von Luftkammern bei Versuch 1, 0,8 unt.

Es liegt also kein Grund vor, eine unmittelbare, hemmende Wirkung des Wassers auf die Entstehung von Luftkammern anzunehmen. Dafür spricht auch die beachtenswerte Beobachtung ZIMMERMANN'S (1882, S. 668), daß Thalli, die auf Nährlösung schwimmen und von unten belichtet werden, ihre Luftkammern ohne weiteres auf der dem Wasser zugekehrten Seite entwickeln.

Was die *Ausbildung* der Luftkammern anlangt, so enthalten sie auch unter Wasser oft Luft und sind dann normal gebildet. Bisweilen sind sie aber auch voll Wasser; dann haben sie meist statt des schlotartigen Eingangs eine einfache, oft sehr große Öffnung. Ausnahmsweise kommen übrigens ebensolche „ertrunkene“ Luftkammern auch bei schwimmenden Pflanzen vor, wohl als Folge von Benetzung.

*Literatur über untergetauchte Marchantiaceen.* Eingehende Versuche über die Entwicklung untergetauchter Brutkörper liegen nicht vor. KAMERLING (1897, S. 54 f.) bemerkt, daß sich *Marchantia* unter Wasser „einigermaßen“ entwickelt. Dagegen fand BENECKE (1903, S. 34) bei untergetauchten Brutkörpern von *Lunularia* ein „abnorm gesteigertes Wachstum“, was mit *Marchantia* nicht überein-

stimmt; die Ausbildung der Pflanzen erinnerte dagegen wie bei dieser an das Dunkeletiolement.

RUGE (1893, vgl. GOEBEL 1915, S. 624) hat eine am natürlichen Standort untergetaucht gewachsene *Marchantia* ausführlich beschrieben. BOLLETER (1905) und DAVY DE VIRVILLE u. DOUIN (1921, 1924) zogen *Fegatella* und *Lunularia* untergetaucht als schmale Thalli. In allen diesen Fällen traten auch Luftkammern auf, die genauer beschrieben werden.

#### 4. Allgemein-physiologische Betrachtung der Ergebnisse.

##### *Die Wirkungen verschiedener Konzentrationen.*

In der Arbeit, die durch die hier vorgelegten Ergebnisse fortgeführt wird, konnte festgestellt werden: „Zunahme von Licht, Kälte und Trockenheit wirken in gleichem Sinne auf Längen- und Flügelentwicklung“ (FÖRSTER 1927, S. 387). Die Zunahme der Konzentration der Nährlösung wurde dabei als Sonderfall von Zunahme der Trockenheit angesehen.

Es kann hier auf einen besonders deutlichen Beweis dafür hingewiesen werden. Abb. 7 a—c zeigt Thalli von Versuch 3, die auf verschieden konzentrierten Nährlösungen gewachsen sind. Diese stimmen überraschend mit einigen auf Agar gezogenen Pflanzen überein, die seinerzeit als Beispiele für den Einfluß wechselnder Lichtstärke abgebildet wurden (a. a. O., S. 327 f.). Das ist insofern ein Zufall, als trotz aller Ähnlichkeit im allgemeinen Verhalten („im Kurvenverlauf“) sich durch den Wechsel von Begleitbedingungen (Ausgangsmaterial, Temperatur usw.) die verschiedenen Kulturen in ihrem *Aussehen* recht unterscheiden können. In Abb. 7 sind jeweils zwei entsprechende Vertreter der zwei Reihen untereinander gezeichnet. Man erkennt sofort die großen Ähnlichkeiten, unbeschadet der nicht ganz übereinstimmenden Größe.

1. Kurze, schmale Thalli mit keinen oder nur wenigen Luftkammern entstehen a) auf sehr verdünnter Nährlösung: Abb. 7 a, b) im Licht von nur 270 oder 420 MK: Abb. 7 d (noch nicht veröffentlicht, aber sehr ähnlich 1927, Abb. 9 und 11).

2. Längere Thalli von mäßiger Breite entstehen a) auf Nährlösung mittlerer Konzentration: Abb. 7 b, b) im Licht von 740 MK: Abb. 7 e (= 1927, Abb. 12; ähnlich das. Abb. 8). Die starke Krümmung der Achse, die schiefe Lage des Vegetationspunktes und die ungleiche Ausbildung der Thalluslappen an dessen Seiten geben den Thallis eine besondere, früher nicht bemerkte Ähnlichkeit.

3. a) Bei hoher Salzkonzentration ist der Thallus an Länge zurückgeblieben, an Breite sehr gefördert: Abb. 7 c; b) dieselben Erfolge zeigen sich bei starkem Licht von 1700 MK (die Länge ist hier noch etwas gefördert; 1927, Abb. 10) und 13300 MK: Abb. 7 f (= 1927, Abb. 14). Eine weitere kennzeichnende Übereinstimmung ist die in beiden abgebildeten Fällen eingetretene Verzweigung.



Alle hier erwähnten Abbildungen zeigen Durchschnittspflanzen und sind gezeichnet worden, ohne daß die Vergleichsmöglichkeit vorauszu-  
sehen war.

Wenn zwei äußere Bedingungen so übereinstimmende Erfolge hervorbringen, so läßt das vermuten, daß beide in gleicher Weise das physikalisch-chemische Getriebe der Pflanzen beeinflussen.

Mit diesem Schlusse würde, was die Lichtversuche anlangt, die Vermutung abgelehnt sein, die zunehmende Flächenausbildung mit zunehmender Beleuchtung sei eine Folge der gesteigerten Assimilation.

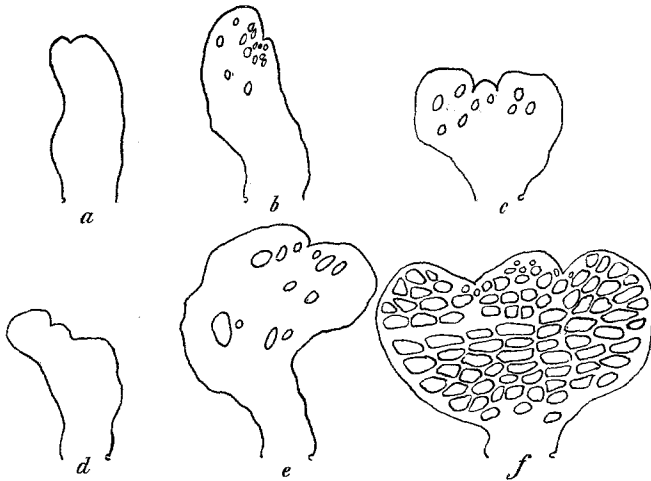


Abb. 7. Bei zunehmender Konzentration der Nährlösung (a, b, c) entstehen ähnliche Formen wie bei zunehmendem Lichtgenuß (d, e, f). a aus 1,2% iger, b aus 2,4% iger, c aus 3,6% iger Nährlösung, alle 17 Tage alt. d aus 270 MK, e aus 740 MK, beide 14 Tage alt; f aus 13300 MK, 13 Tage alt. Näheres im Text. Vergr. 9×.

— Ein besonderer Grund läßt sich noch anführen, die *Breitenentwicklung nicht als einen unmittelbaren Wirkungsbereich des Lichtes anzusehen*. Thalli aus niederer und hoher Konzentration sind etwa gleich kurz; sie haben also, auf ihre Längsstreckung bezogen, gleichviel Licht zur Verfügung gehabt; aber die ersteren sind *schmal*, die letzteren *breit* (Abb. 7a, c).

Umgekehrt wird man den Einfluß der verschiedenen Salzkonzentrationen nicht so einfach in der verschieden leichten Wasseraufnahme oder gar der verschieden nährenden Wirkung<sup>1</sup> suchen dürfen.

Welcher Art der Einfluß dieser Außenbedingungen dann aber wäre, auf diese Frage soll hier nicht nochmals eingegangen werden (vgl. FÖRSTER 1927, S. 380).

<sup>1</sup> Es sei daran erinnert, daß diese Annahme auf Grund von Versuchen abzulehnen ist (BEAUVÉRIE 1911, S. 215, FÖRSTER 1927, S. 373 ff. und 378 ff.).

*Die untergetauchten Pflanzen.*

Man kann versuchen, das Untertauchen als Wirksamkeit einer oder mehrerer einfacher Bedingungen aufzufassen. Da diese Frage in den einschlägigen Werken im Zusammenhang besprochen wird, sei hier nur das zusammengestellt, was sich für *Marchantia* hierüber sagen läßt. Folgende Annahmen sind gemacht worden:

1. Unter Wasser ist der *Gaswechsel* verändert. Es ist dabei nicht nur an die verschiedene Löslichkeit der Gase im Wasser zu denken, sondern auch daran, daß vielleicht schon infolge geringerer Diffusion und geringerer Ausgleichsströmungen der Nachschub, insbesondere von Kohlendioxyd, herabgesetzt wird. — Da diese Frage aber erst durch weitere Versuche zu klären wäre, soll sie nicht weiter erörtert werden.

2. Unter Wasser sind die *Lichtstrahlen* gefiltert. — Diese Möglichkeit muß abgelehnt werden, da *Marchantia* unter wassergefüllten doppelwandigen Glocken und dergleichen normal wächst (FÖRSTER 1927, S. 344). Insbesondere ist ja an die Wegnahme des Ultrarot durch das Wasser zu denken. STEPHAN (1928, S. 512) hat ausdrücklich bestätigt, daß das Ultrarot, verglichen mit gleichstarkem Weiß, die Entwicklung nur sehr wenig anregt.

3. Unter Wasser ist die *Wasserabgabe* verhindert oder erschwert. Das würde im Wasserhaushalt der Pflanze Vermehrung der Feuchtigkeit bedeuten. Nach früheren Ergebnissen des Verfassers (a. a. O., S. 378—381) müßte danach bei Pflanzen mit erleichterter Wasseraufnahme, d. h. aus niedriger Konzentration, die Streckung besonders stark gehemmt sein; Pflanzen mit erschwerter Wasseraufnahme, d. h. aus hoher Konzentration, müßten durch die verhinderte Verdunstung sehr gefördert sein. Beides ist aber nicht der Fall. Somit erklärt auch diese Auffassung die Erscheinungen im ganzen nicht; als Hilfsannahme von beschränkter Gültigkeit ist sie deswegen nicht abzulehnen, ja sogar oben schon benutzt worden (S. 343). Für Blütenpflanzen herrscht übrigens nach den Versuchen BURNS (vgl. GOEBEL 1908, S. 51) eine ähnliche Auffassung.

4. Das Wasser kann als *Kontaktreiz* wirken. — Experimentelles ist hierzu nicht bekannt.

Eine vollständige Erklärung der Erscheinungen ist also bei *Marchantia* bisher ebensowenig zu geben wie bei den anderen, bisher untersuchten Pflanzen.

Von Blütenpflanzen ist uns die Frage geläufig, wie sich untergetauchte Pflanzen zu etiolierten verhalten. Für *Marchantia* ist zuzugeben, daß die kurzen, schmalen, oft luftkammerfreien Unterwasserpflanzen an solche aus geringem Licht erinnern (LILLENSTERN 1927, S. 541; vgl. BENECKE, zit. S. 346). Trotzdem ist, wenn man die einzelnen Konzentrationen für sich betrachtet, eine völlige Gleichstellung der zwei Erscheinungen abzulehnen. Schwimmende Thalli aus gedämpftem

Licht sind bei den Versuchen S. 337 ff. im allgemeinen gleichlang oder länger als Unterwasserthalli derselben Konzentration aus vollem Licht, aber *wesentlich schmaler* (vgl. Abb. 5/6). Deshalb treten bei ihnen auch *niemals Luftkammern* auf, während die untergetauchten Vergleichspflanzen zum Teil solche besitzen (Versuch 4 a, 5 a, 6 a). Um die Pflanzen aus gedämpftem Licht breiter zu machen (wobei auch Luftkammern entstehen würden), müßte man ihnen mehr Licht zugestehen; dadurch würden sie sich aber in Bezug auf die Länge noch weiter von den untergetauchten Formen entfernen. Das zeigen mindestens die mittleren Konzentrationen (z. B. Abb. 4/5, 0,08 und 0,8) ganz einwandfrei. — Nach den Ergebnissen an höheren Pflanzen ist dieser Befund nicht überraschend; auch dort kann man Etiolieren und Untertauchen höchstens in einzelnen Zügen vergleichen.

Man hat ferner die Gestaltung unter Wasser als ein Offenbarwerden von Jugend- oder Ahnenformen betrachtet. Diese Annahme, bei Blütenpflanzen vielfach von Nutzen, läßt sich bei *Marchantia* auf die ganze Gestalt nicht anwenden. Auch das gehemmte Auftreten von Luftkammern ist nach den Ausführungen von S. 346 kaum als ein „Zurückhalten auf der Jugendform“ (GOEBEL 1915/1918, S. 624) aufzufassen. Wohl aber ergeben die geringe Größe der Luftkammern und ihre besonders enge Öffnung unter Wasser (Lit. S. 347, besonders RUGE) eine Übereinstimmung von Unterwasser- und Jugendform.

#### IV. Zusammenfassung.

1. Untergetauchte Pflanzen von *Marchantia* zeigen unter dem Einfluß verschieden konzentrierter Nährlösungen *dieselben Veränderungen wie schwimmende*: mit zunehmender Konzentration nimmt die Länge erst zu, dann ab (selten nimmt sie sofort ab), die Breitenentwicklung nimmt dauernd zu (Abb. 1, 3, 5 [6]).

2. Als Begleiterscheinungen werden unter anderen beobachtet: a) in niederen Konzentrationen oft Violettfärbung der Mittelrippe, b) in hohen Konzentrationen *Steigerung des osmotischen Wertes der Zellen, Veränderung der Rhizoiden* (Abb. 4), gelegentlich Verzweigung (Abb. 7 c).

3. An einem Beispiel wird ins Einzelne gehend gezeigt, wie *zunehmende Konzentration der Nährlösung und zunehmende Beleuchtungsstärke die gleichen Wirkungen hervorrufen* (Abb. 7).

4. Unbeschadet Punkt 1 bleiben die Unterwasserformen in Länge und Breite hinter den schwimmenden zurück. Hierbei liegt nicht nur eine Entwicklungsverzögerung vor, sondern *eine echte Gestaltsänderung*, indem die Breite besonders stark gehemmt wird.

5. Das Untertauchen stellt für das Wachstum einen „begrenzenden Bedingungskomplex“ dar, denn: a) Einflüsse, die eine günstige Gesamtentwicklung des Thallus veranlassen (mittlere Nährsalzkonzentration bei

gutem Licht), fördern schwimmende Pflanzen ungleich mehr als untergetauchte (Abb. 3, 5); b) unter ungünstigen Bedingungen (sehr hohe oder niedere Nährsalzkonzentration, gedämpftes Licht) sind die Unterschiede zwischen untergetauchten und schwimmenden Pflanzen gering (Abb. 3, 5, 6).

6. Ein unmittelbar hemmender Einfluß des Wassers auf das Auftreten der Luftkammern ist nicht anzunehmen.

7. Die Unterwasserpflanzen zeigen keine durchgehende Übereinstimmung mit der etiolierten oder der Jugendform.

#### V. Schrifttum.

**Beauverie:** Action de la pression osmotique du milieu sur la forme et la structure des plantes. Rev. gén. Bot. **23**, 212—219 (1911). — **Benecke:** Über die Keimung der Brutknospen von *Lunularia*. Bot. Ztg **61**, 1. Abt., 19—46 (1903). — **Bolleter:** *Fegatella*. Beih. Bot. Cbl. **18**, 327—408 (1905). — **Davy de Virville et Douin:** Sur les modifications de la forme et de la structure de Hépatiques maintenues submergées dans l'eau. C. r. Acad. Sci. Paris **172**, 1306—1308 (1921). — Action du milieu sur le *Fegatella*. Rev. gén. Bot. **36**, 513—530 (1924). — **Förster:** Die Wirkung äußerer Faktoren auf Entwicklung und Gestaltbildung bei *Marchantia*. Planta **3**, 325—390 (1927). — **Goebel:** Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908. — Organographie 2. A., 2. T. Jena 1915/18. — **Herzog:** Anatomie der Lebermoose. In: Handbuch der Pflanzenanatomie II. 1925. — **Kamerling:** Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen. Flora, Erg.-Bd., 1—68 (1897). — **Küster:** Pathologische Pflanzenanatomie, 3. A. Jena 1925. — **Lillienstern:** Physiologisch-morphologische Untersuchung über *Marchantia*. I. Ber. dtsh. bot. Ges. **45**, 447—453 (1927). — Physiologisch-morphologische Untersuchung über *Marchantia*. II. Ebenda **46**, 370—381 (1928). — **Ruge:** Beiträge zur Kenntnis der Vegetationsorgane der Lebermoose. Flora **77**, 279—312 (1893). — **Stephan:** Der Einfluß von Lichtqualität und -quantität auf das Wachstum der Brutkörper von *Marchantia*. Planta **6**, 510—518 (1928). — **Zimmermann:** Über die Einwirkung des Lichtes auf den *Marchantia*-Thallus. Würzburg. Arb. **2**, 665—669 (1882).