

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Leipzig.)

DIE WIRKUNG ÄUSSERER FAKTOREN AUF ENTWICKLUNG UND GESTALTBIKDUNG BEI MARCHANTIA POLYMORPHA.

Von

KARL FÖRSTER.

Mit 38 Textabbildungen.

(Eingegangen am 22. November 1926.)

I. Einleitende Kapitel.

1. Aufgabe der Untersuchungen.

Marchantia polymorpha ist seit langem ein beliebtes botanisches Versuchsobjekt gewesen. Tatsächlich ist auch gerade diese Pflanze hierzu in vieler Hinsicht geeignet: Die Kultur bereitet keine Schwierigkeiten. Die Entwicklung verläuft rasch. Die geringe Größe gestattet Arbeiten mit großen Mengen. Andererseits weist der Thallus ausgeprägte Formmerkmale auf, deren experimentelle Erfassung lohnend erscheint. Das um so mehr, als sich hierbei fast immer die Parallele mit Kormophyten anregend aufdrängt.

Kaum eine der bisher erschienenen experimentellen Arbeiten über *Marchantia* läßt einige verstreute Mitteilungen über sehr auffällige Wirkung von Außenweltsbedingungen auf die Entwicklung und Gestaltung des Pflänzchens vermissen. Auf diese Literaturangaben wird später eingegangen werden. An eine zusammenhängende Erforschung solcher Beziehungen ist jedoch noch kein Untersucher gegangen. Sie soll der Inhalt dieser Arbeit sein.

Es kam dabei vor allem darauf an, die bedeutungsvollsten physikalischen Bedingungen der Außenwelt möglichst exakt zu erfassen. Ernährungseinflüsse u. ä. wurden also nicht mit untersucht. Hauptaufgabe erschien mir hierbei eine reinliche Trennung der einzelnen Faktoren. Gerade sie ist bisher noch kaum durchgeführt worden. Z. B. vermengen ältere Angaben fast immer hohe Feuchtigkeit und geringes Licht, Trockenheit und starkes Licht, hohe Bodenfeuchtigkeit und dampfgesättigte Luft, Unterschiede in der Qualität des Lichtes mit solchen der Quantität. Erst an zweiter Stelle kann dann der Frage nach dem Zusammenwirken der Bedingungen mit Erfolg nachgegangen werden.

2. Die untersuchten Gestaltsverhältnisse.

Im allgemeinen wurden die Versuche mit treibenden Brutkörpern vorgenommen. Diese wurden von der Aussaat an unterschiedlichen Bedingungen ausgesetzt und untersucht, nachdem die Pflänzchen einige Millimeter Länge erreicht hatten, das ist rund nach einer Woche oder länger. Sie zeigen dann bereits alle Eigentümlichkeiten der ausgewachsenen Pflanze, nur noch keine geschlechtliche Vermehrung. Der Vergleich solcher gleichaltrigen Thalli, die unter verschiedenen Einflüssen herangewachsen sind, ist insbesondere nach folgenden Punkten möglich:

1. Das Gewicht der Pflänzchen als einfachster Ausdruck des Gesamtzuwachses. — Zur Technik der Gewichtsbestimmungen sei bemerkt: Die Thalli wurden vorsichtig vom Substrat abgehoben und bei denen von festem Agar gel sorgfältig beachtet, daß keine Agarbröckchen anhängen, während die von minder festem Gel oder von Wasser durch Aufsetzen auf Fließpapier unterseits rasch abgetrocknet wurden. Es wurden meist etwa 30—50 „Doppelpflänzchen“ (da der Brutkörper nach zwei Seiten austreibt, siehe Abb. 1) gewogen, so daß sich ein Frischgewicht von der Größenordnung 20 mg ergab, dessen genaue Wägung noch durchaus möglich ist. Zur Trockengewichtsbestimmung wurde das Material wie üblich bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Da dann aber die Gesamtmasse nur noch 1—2 mg ausmachte, ist ihre Wägung mittels der analytischen Wage nur angenähert möglich. Doch waren in allen Fällen die Unterschiede, auf die es ankam, so bedeutend, daß auf eine größere Genauigkeit unbedenklich verzichtet werden konnte. Der größere Fehler der Trockengewichtsbestimmung drückt sich auch in dem errechneten Prozentanteil der Trockenmasse an der Frischmasse aus. Diese Zahlen schwanken stark, sind jedoch in allen

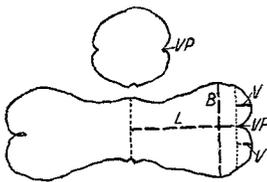


Abb. 1. Zwei Brutkörper; der obere ist frisch dem Brutbecher entnommen, der untere hat bereits ausgetrieben. L = Länge, B = Breite, VP = Vegetationspunkt, V = Vorstoß der Thalluslappen über den Vegetationspunkt. Vergr. 10 \times .

Tabellen mit angegeben, da sie eine gewisse Kontrolle für die Genauigkeit der Gewichtsbestimmungen darstellen.

2. Die groben Gestaltsverhältnisse der Thalli, vor allem Länge und Breite (Abb. 1). Die Länge (in den Tabellen L) wird gemessen von der Mitte des Brutkörpers bis zum Vegetationspunkt. Die Breite (B) wird gemessen in ihrem größten Wert kurz hinter dem Vegetationspunkt. Finden sich beim Vergleich verschiedener Kulturen verschiedene Werte für

L und B , so kann das einmal daran liegen, daß die Kulturen ungleich schnell gewachsen sind, also sozusagen einem älteren und einem jüngeren Stadium ein und derselben Pflanze entsprechen. Zweitens können sich in L und B aber auch morphogenetische Wirkungen der jeweiligen Außenbedingungen ausprägen. Diese echten Formunterschiede erfaßt

man, wenn man das Verhältnis von Breite zu Länge bestimmt. Diese Zahlen sind in einer besonderen Spalte („ $B : L$ “), wobei die Breite in Prozenten der Länge angegeben ist, in die Tabellen aufgenommen; bei ihrer Betrachtung erkennt man besonders deutlich die Gestaltsunterschiede, die beim Vergleich der Kulturen als üppige Breite einerseits, dürftige Schmalheit andererseits oft auffallen (vgl. z. B. Abb. 2, 3 usw.).

Wird nun unter verschiedenen Bedingungen eine verschiedene Länge und relative Breite festgestellt, so ist damit freilich immer noch keine morphogenetische Wirkung nachgewiesen. Es wäre denkbar, daß jüngere, also kürzere Pflanzen von *Marchantia* eine größere relative Breite haben als ältere, also längere. Wenn nun irgendein Außenfaktor wachstumverzögernd wirkte, so würde in diesem Falle bei den Pflanzen eine geringere Länge erzielt, aber zwangsläufig zugleich eine größere relative Breite. Das aber nur, weil diese Thalli auf jüngerem Entwicklungsstadium stünden; von einer wirklich morphogenetischen Wirkung dürfte dann nicht gesprochen werden.

Um diese Frage zu entscheiden, wurden mehrfach unter möglichst gleichbleibenden Bedingungen Thalli herangezogen und eine Reihe von Tagen auf Längen- und Breitenentwicklung untersucht. Es zeigte sich dabei in der Tat, daß mit zunehmender Länge die Breite im Verhältnis zur Länge zurückbleibt; ihr Absolutbetrag steigt natürlich auch an. Untenstehende Tabelle bringt für einen Versuch die genauen Zahlen. Hiernach ist also in bezug auf die späteren Befunde dies zu sagen: Wenn bei einer Versuchsreihe die Länge gleichbleibt oder zunimmt, und die relative Breite auch zunimmt, so ist sicher, daß die Pflanzen von größerer Breite ein morphogenetischer Einfluß getroffen hat, und zwar

Angesetzt: 29. April 1926.

Gemessen	L	V	$V : L$ vH	B	$B : L$ vH
3. Mai	56	19	34	89	159
4. „	70	22	31	101	144
5. „	87	27	31	121	139
6. „	104	32	31	134	129
7. „	124	39	32	150	121
8. „	145	43	30	162	112
9. „	—	—	—	—	—
10. „	195	52	27	183	94
11. „	227	53	23	193	85

Sämtliche Abkürzungen sind im Text des Kapitels 2 erklärt. Die Zahlen bedeuten Hundertstel mm, also 145 = 1,45 mm.

im Sinne einer Breitenförderung. Nimmt dagegen bei einer Versuchsreihe die Länge ab und die relative Breite zu , so ist die Beurteilung

schwieriger. Doch läßt sich auch hier entscheiden, ob eine morphogenetische Wirkung vorliegt oder nicht. Es kann z. B. die kürzere Pflanze sogar eine größere *absolute* Breite haben (z. B. Abb. 27, 28); das wäre natürlich nach dem normalen Wachstumsverlauf unmöglich. Oder es kann die relative Breitenzunahme mit absinkender Länge viel zu bedeutend sein, als daß eine morphogenetische Beeinflussung zu bezweifeln wäre. Doch müssen diese Möglichkeiten von Fall zu Fall erwogen werden.

Parallel mit der Breite geht der *Vorstoß* (V), den der Thallus lappenartig zu beiden Seiten der Vegetationszone ausbildet. Auch dieser Wert wird erst vergleichbar, wenn man ihn in Prozenten der Länge ($V : L$) ausdrückt.

Breite und Vorstoß bestimmen miteinander die Größe des *Thallus-„flügels“* (GOEBEL), d. h. der assimilierenden Fläche beiderseits der Mittelrippe (ich sage „Flügelentwicklung“).

3. Unter besonderen Bedingungen treten *Bildungsabweichungen* auf. Sie sollen erst zu gegebener Zeit behandelt werden (S. 368f.).

4. Dasselbe gilt für *Adventivprosse*.

5. Von der *inneren Differenzierung* wurde vor allem die Ausbildung der charakteristischen Atemhöhlen (abgek.: *AHen*) beachtet, sowohl nach der Zeit ihres ersten Auftretens als auch nach ihrer anatomischen Ausgestaltung, bei der insbesondere die Ausbildung der assimilierenden Zellsprosse im Innern Beachtung verdient.

6. *Cytologisch* wurden bei den Versuchen mit farbigem Licht Form und Stellung der Chloroplasten untersucht.

Alle Versuche wurden öfters besichtigt, bei einzelnen auch mehrmals Messungen ausgeführt. Dabei zeigte sich, daß die Außenfaktoren bei verschiedenen Altersstadien übereinstimmende Wirkungen hervorgerufen hatten. Ferner wurden auch die einzelnen Kulturen bei ganz verschiedenem Alter abgebrochen, insbesondere auch einige mit Absicht erst untersucht, nachdem sie sehr groß geworden waren. Es ist also sicher, daß die beobachteten Wirkungen der Umwelt einen Dauerzustand darstellen.

3. Allgemeines über die Versuchsanstellung.

Das Ausgangsmaterial, die Brutkörper, sind das ganze Jahr hindurch aus Freilandbeständen oder Gewächshauskulturen zu gewinnen, nur während der unzureichenden Beleuchtung der Wintermonate etwas spärlicher. Die Brutkörper wurden möglichst sorgfältig auf die Kulturgefäße verteilt. Daß nämlich Wachstum und andere Lebenserscheinungen bei ihnen stark individuell schwanken, wie es schon äußerlich die wechselnde Größe vermuten läßt, ist schon lange bekannt (PFEFFER 1885, S. 529; DACHNOWSKI 1907, S. 256, 260; BENECKE 1903, S. 22).

Stets wurden die Brutkörper desselben Bechers auf mehrere Kulturgefäße verteilt, und wiederum erhielt jedes Gefäß Brutkörper aus mehreren Bechern. Auf diese Weise waren die Bestände etwa gleichwertig.

Die Versuchsobjekte standen meist in einem sonnigen Raum (Gewächshaus oder helles Fenster), teilweise auch im Herbarraum des Institutes oder im „Nordgewächshaus“, die beide nach Norden liegen und daher sehr gleichmäßige Temperatur (im Sommer 20—24°, im Winter nicht benutzt) und keine wesentliche Besonnung aufwiesen (im Text zusammenfassend als „Nordraum“ bezeichnet). Im Winter wurde öfters eine künstliche Zusatzbeleuchtung für mehrere Stunden am Tage gewährt, da sich die Pflanzen als *sehr lichtbedürftig* (so auch WANN 1925) erwiesen. Einzelheiten oder Ausnahmen sind bei jedem Versuch angegeben. Als Substrat diente meist Agar mit Nährlösung (in den Tabellen: *NL*) oder Nährlösung allein. Als solche wurde mit Erfolg TOTTINGHAMSche verwendet; ihre Zusammensetzung war: Auf 100 ccm Wasser: KH_2PO_4 0,0260 g, MgSO_4 0,0290 g, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 0,0288 g, KNO_3 0,0028 g, FeCl_3 Spur. Konzentration: 0,0866 vH. Reaktion: schwach sauer. Zu sehr vielen Versuchen wurde jedoch ein Mehrfaches (etwa 0,17 vH usf.) oder ein Bruchteil davon (0,04 vH usf.) angewendet. Daß Marchantiaceen keine anderen Ansprüche an die Zusammensetzung einer Nährlösung stellen als andere Pflanzen, hat insbesondere BENECKE (1903, S. 24 ff.) gezeigt.

Der Agar war Fadenagar und wurde vor der Verwendung durch Ausfaulen gereinigt. Auf unausgefaultem Agar siedeln sich binnen kurzem massenhaft Pilze und Bakterien an, wenn man nicht steril arbeitet, was natürlich eine große Erschwerung wäre; außerdem enthält er selbstverständlich ganz unkontrollierbare Beimengungen. Die angegebenen Konzentrationen beziehen sich auf Gewichtsteile trockenen, ausgefaulten Agars. Mein konzentriertester Agar, der 3 proz., setzt dem Druck des Fingers erheblichen Widerstand entgegen; der dünnste (0,2 vH) ist flüssig.

Im übrigen waren die Versuchsanordnungen so verschieden, daß auf die Einzelheiten zu Beginn jedes Abschnittes im Experimentellen Teil verwiesen werden muß.

4. Auswertung der Versuche. Fehler und Fehlerberechnung. Abbildungen.

Die Messung der Objekte erfolgte mit dem Meßokular (Leitz 3) in Verbindung mit verschiedenen Objektiven (meist Zeiss a*). Für die Tabellen sind sämtliche Messungen in $\frac{1}{100}$ mm als Einheit umgerechnet, da sie so am besten lesbar erschienen; also bedeutet z. B. 124 soviel wie 1,24 mm. Wegen seiner zwei Vegetationspunkte liefert jeder treibende Brutkörper bei der Messung ein Paar von Werten. Da sich beide Hälften dieses Doppelwesens unabhängig voneinander entwickeln und

in der Natur auch bald durch den Tod des Mittelstückes trennen, kann man mit Recht beide als getrennte Einzelobjekte messen. Nur unter besonderen Umständen, namentlich bei großer Trockenheit oder ungünstigem Licht (SACHS 1879, S. 245), sonst nur ausnahmsweise, kann ein Sproß den andern überflügeln; er treibt entweder allein aus und dann besonders üppig, oder der andere wächst nur sehr dürrtig mit.

Meist wurden aus jeder Kultur 15—20 Individuen gemessen und in den Tabellen die Durchschnittswerte angegeben; dahinter steht jedoch, wo es wünschenswert erschien, *namentlich wo die Abweichungen der Durchschnittswerte gering waren*, in Schrägdruck die Abweichung der Einzelwerte vom Mittel (Streuung). Diese wurde mittels der Formel $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum pD^2}{n}}$ nach JOHANNSEN (1913, S. 43) berechnet, auf dessen Ausführungen ich verweise.

Nach der ganzen Art der Versuche ist es nicht anders zu erwarten, als daß sich die einzelnen Werte ziemlich nahe kommen. Denn es sollen hier ja die äußeren Einwirkungen auf die Gestaltung untersucht werden, die durchaus eine gesunde Entwicklung der Pflanzen gewährleisten. Nun ist aber doch die Variabilität einer Art nicht so groß, daß sich Unterschiede herausholen ließen wie etwa bei der statistischen Bearbeitung einer Bastardnachkommenschaft. Um so sorgfältiger ist daher auf Kontrollen zu achten, die die beobachteten Unterschiede sicherstellen. Das ist erstens die stete Nachprüfung durch *Wiederholung*. Zweitens das Arbeiten mit *möglichst vielen Abstufungen* der jeweils veränderten Bedingung. Wenn *auch dann* die Einzelwerte gesetzmäßig zueinander passen, so gibt gerade dies eine befriedigende Glaubhaftigkeit (vgl. die Kurven). Drittens bietet sich schließlich noch eine wesentliche Sicherheit dadurch, daß stets auf die *Ausbildung mehrerer Entwicklungseigentümlichkeiten* geachtet wurde, die sich oft unter den verschiedenen Bedingungen in verschiedenem Sinne wandeln. Es ergibt also jede Versuchsreihe nicht bloß eine, sondern mehrere Kurven, von denen jede die andere kontrolliert und stützt.

Die Abbildungen wurden sämtlich mit dem Zeichenapparat angefertigt. Die Habitusbilder sind fast alle mit Absicht in derselben Größe wiedergegeben, weil sich so eine Anzahl bemerkenswerter Vergleiche sehr anschaulich gestalten läßt.

II. Experimenteller Teil.

1. Einfluß der Temperatur.

a) Einwirkung tiefer Temperatur.

Zur Erzielung niedriger Temperaturen diente eine selbstkonstruierte Wasserkühlung. Große Flaschen ohne Boden wurden umgekehrt auf einen Dreifuß gesetzt und durch den wasserdicht verschlossenen Hals

zwei Röhren eingeführt. Die eine endete dicht an der Eintrittsstelle in die Flasche und führte in schwachem Strom Leitungswasser zu, die andere endete weit oben und diente als Abfluß. Einige Zentimeter unter dem Wasserspiegel wurde in horizontaler Lage ein durchlöcherntes Blech eingekittet, auf dem die Kulturen in Kristallschalen standen. Diese wurden also am Boden und den Seiten von kaltem Wasser berührt. Später versenkte ich die Kulturgefäße noch tiefer in das Wasser, indem ich ein belastetes zweites Glasgefäß nach Art einer Taucherglocke überstülpte und das Blech ganz weg ließ. — Die Vorrichtung hat sich gut bewährt.

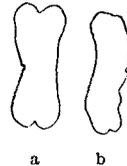


Abb. 2. a 20 Tage altes Pflänzchen aus 11°. b 10 Tage altes aus 22°. Vergr. 8×.

1. *Versuch.* Anges. 21. Nov. 1925. Auf 0,6 Proz. Agar (0,16 vH *NL*). Temperaturen: 11° und etwa 22°. Wie zu erwarten, entwickelten sich die Thalli bei 11° nur ganz langsam; um vergleichbare Werte zu erhalten, wurden die Kulturen daher zu verschiedener Zeit untersucht. Es ergab sich dann:

Temp.	Unters. am	Alter	<i>L</i>	<i>V</i>	$\frac{V:L}{vH}$	<i>B</i>	$\frac{B:L}{vH}$	Bem.
11°	11. XII. 25	20 T.	90	22	24	84	93	Abb. 2a
22°	1. XII. 25	10 „	103	11	11	67	65	„ 2b

Es erfolgt also in niedriger Temperatur das Wachstum nicht bloß langsamer, sondern es tritt ein formativer Erfolg dazu: *die Flügelentwicklung ist in der niederen Temperatur weit günstiger als in der hohen.*

2. *Versuch.* Vgl. die Tabelle A auf S. 333. Alle Konzentrationen zeigen die viel üppigere Breitenentwicklung in der Kälte bei Pflanzen gleicher Länge. Als neu erwies sich, daß bei den Kulturen aus der Wärme ein großer Teil der Pflänzchen bereits die ersten Atemhöhlen gebildet hatte. Die Thalli aus 11° hatten *noch keine einzige Atemhöhle entwickelt*. Dieser Unterschied erscheint insofern um so auffallender, als, wenn man Pflanzen gleicher Länge vergleicht, *die Kälteformen mit ihrer großen Breite durchaus den Habitus von Sonnenpflanzen haben*, diese aber früher Atemhöhlen bilden als Schattenformen (vgl. das folgende Kapitel). Es gestatten also diese Temperaturversuche, *Flächenausbreitung und Flächendifferenzierung zu trennen*.

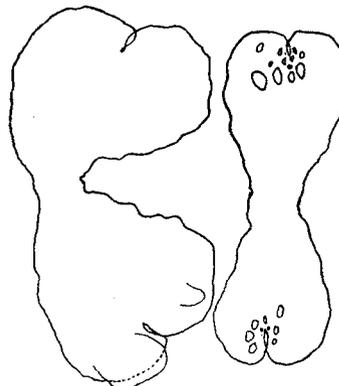


Abb. 3. a 30 Tage altes Pflänzchen aus 11°, b 15 Tage altes aus 20°. Vergr. 8×.

3. *Versuch.* Vgl. die Tabelle B auf S. 333. Es bestätigt sich alles bisher Festgestellte. Bei den gekühlten Pflanzen bildeten sich häufig

(bei $\frac{6}{10}$) eigenartige Vorbuchtungen auf der Thallusoberseite, und zwar auf dem Gebiet der Lappen neben dem Vegetationspunkt. Auf Abb. 3a sind unten zwei zu sehen, von denen allerdings einer extrem groß ist. Um Adventivsprosse konnte es sich hier nicht handeln, da diese Gebilde keinen Vegetationspunkt besaßen, auch nicht aus kleinzelligem Gewebe bestanden — beides sind zuverlässige Kennzeichen von Adventivsprossen (vgl. S. 369) —; sie erschienen vielmehr als unregelmäßig faltige Vorbuchtungen des Mutterthallus.

4. *Versuch.* Es erschien lohnend, in dem günstigen Lichte des Sommers diese Versuche fortzusetzen, doch machte die hohe Temperatur des Leipziger Wassers in den warmen Monaten dies unmöglich. So kann ich nur noch über einen Versuch vom 9. bis 17. Mai 1926 berichten. Die Temperatur begann mit 12° und endete mit $13,5^\circ$, war also bereits merklich höher als bisher. Die Thalli waren rasch gewachsen ($L = 317$) und nicht sonderlich breit ($B = 208$), hatten außerdem bereits sämtlich Atemhöhlen gebildet. Auffallend war, daß alle stark rinnig gewachsen waren und zwar mit den Rändern nach unten (= Unterseite konkav), ferner waren die meisten in das Substrat hineingewachsen (neg. geotropisch oder neg. heliotropisch?) und hatten dabei in den 1,2 Proz. Agar, der dem Druck des Fingers bereits merklichen Widerstand leistete, deutliche Spalten getrieben. Im Hinblick auf die Ergebnisse der ersten Versuche sei wenigstens andeutungsweise erwähnt, daß diese Reaktionen denen in sehr ungünstigem Licht gerade entgegengesetzt sind: bei sehr schwacher Beleuchtung reagiert der Thallus positiv heliotropisch und ist stark rinnig mit konkaver *Oberseite*, in völliger Dunkelheit sind die Thalli ebenso rinnig und reagieren negativ geotropisch (SACHS 1879, S. 230—236, 241; BEAUVERI 1898).

b) *Abstufungen mittlerer Temperatur. — Literatur.*

Da sich bei Beleuchtungsversuchen, die in den folgenden Kapiteln mitgeteilt werden sollen, teilweise die Vergleichskulturen verschieden stark erwärmten, schien es wünschenswert, wenigstens einen groben Versuch auch über die Wirkung von Unterschieden innerhalb des Bereichs von etwa 20 — 30° anzusetzen. Die Brutkörper entwickelten sich in Kristallisierschalen auf Nährlösung schwimmend. Die Schalen waren vor Besonnung geschützt, und die Temperaturabstufungen wurden durch verschiedenen Abstand von einem Thermostaten ohne Wärmeschutzhülle erzielt.

Durchschn. Temp.	L	V	$V : L$ vH	B	$B : L$ vH	Bem.
$21,0^\circ$	79 ± 9	17	22	75	95	Abb. 4a
$22,7^\circ$	91 ± 5	13	14	66	73	
$31,3^\circ$	106 ± 13	8	8	42	40	„ 4b

Der Versuch lief vom 18.—26. Juni 1926. Die Pflanzen in niedriger Temperatur sind kürzer und (relativ wie absolut genommen) deutlich breiter als die in höherer Temperatur. Schon bei etwa 2° Unterschied

A. Einfluß der Temperatur. 2. Versuch. (Auf Nährlösung verschiedener Konzentration.)

Entwicklungs- dauer	Alter	Temp.	0,02 vH NL						0,04 vH NL						0,08 vH NL					
			L		V		B		L		V		B		L		V		B	
			$V:L$ vH	B																
5. II. - 22. II. 26	17 T.	11°	134	22	16	127	95	160	29	18	155	97	154	32	21	156	101			
15. II. - 27. II. 26	12 "	22°	132	16	12	73	55	147	18	12	78	54	166	20	12	94	57			

B. Einfluß der Temperatur. 3. Versuch. Wie Nr. 1.

Entwicklungs- dauer	Alter	Temp.	L	V	$V:L$ vH	B	Affen		Bem.
							bei	Zahl	
1. II. - 1. III. 26	30 T.	11°	259	65	25	287	111	0	2/10, Abb. 3a
16. II. - 1. III. 26	15 "	20°	247	47	18	193	78	allen	12 1/10, " 3b

C. Alter und Form von Thalli aus verschiedener Beleuchtungsstärke, die eben die ersten Atemhöhlen bilden.

Abstand cm	MK	Alter	1proz. Agar						2proz. Agar					
			L		B		Affen		L		B		Affen	
			$V:L$ vH	B	$V:L$ vH	B	bei	Zahl	$V:L$ vH	B	bei	Zahl	$V:L$ vH	B
60	1700	4 T.	96 ± 19	88 ± 17	92	6	78 ± 10	79 ± 14	101	7/10	6			
90	740	7 "	121 ± 16	103 ± 23	85	3	112 ± 17	108 ± 16	96	5/10	5			
120	420	14 "	182 ± 43	92 ± 35	51	10	153 ± 31	1)	1)	9/10	4			

1) Vgl. Text (S. 335).

macht sich das merklich geltend. *Es bestätigt sich also das in der ersten Versuchsgruppe gewonnene Ergebnis.* Auch im Auftreten der Atemhöhlen zeigte sich das: Die Pflanzen aus der höheren Temperatur (31,3°) hatten vielfach schon die ersten Atemhöhlen entwickelt, die anderen (21°, 22,7°) noch gar keine.

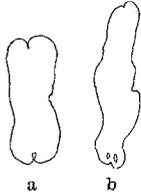


Abb. 4. 8 Tage alte Pflänzchen aus a 21°, b 31°. Vergr. 8×.

Man nimmt bei dieser groben Versuchsanordnung mit in Kauf, daß in der höheren Temperatur die Verdunstung stärker ist. Doch wird dieser Unterschied unwesentlich sein, da sich ja die Thalli unmittelbar auf der Oberfläche einer größeren Wassermasse befanden. Nach den Versuchen von Kap. 5 könnte auch ein größeres Dampfdruckgefälle über der 31°

Schale allenfalls die stärkere Längenentwicklung erklären, nicht aber die auffällige Breitenabnahme.

Literatur. Als erster hat PFEFFER die beschleunigende Wirkung von Temperaturerhöhung innerhalb der normalen Grenzen auf das Wachstum von *Marchantia* erkannt und am Erscheinen der ersten Rhizoiden an den ausgesäten Brutkörpern genauer verfolgt (1874, S. 80. Für *Lunularia* ebenso BENECKE 1903, S. 24). Weitere Angaben liegen nicht vor.

2. Quantität des Lichtes.

a) Bekannte auffallende Lichtenergie.

Versuche über die Wirkung des Lichtes bei einer größeren Zahl genau bekannter Intensitätsgrade wurden in Petrischalen auf Agar angesetzt. Als Lichtquelle dienten eine oder zwei Nitralampen von je 600 Kerzen. Die Schalen standen in verschiedener Entfernung von ihr auf einer einfachen optischen Bank, senkrecht zum Lichteinfall und etwa 60° gegen die Horizontale geneigt. Belichtet wurde ohne Unterbrechung; Tageslicht war ausgeschlossen. Der Agar wurde bisweilen in zwei verschiedenen Konzentrationen angewendet, um die kombinierte Wirkung von Verschiedenheiten im Lichtgenuß und der Feuchtigkeit des Substrates festzustellen.

1. Versuch. Lichtqu.: 1 Lampe zu 600 K. Anges.: 8. Jan. 1926. Den Befund für 1 proz. Agar gibt vom 12. Januar die folgende Tabelle:

Abstand cm	Lichtgenuß MK	L	V	V : L vH	B	B : L vH	Allen	
							bei	Zahl
30	6700	96	16	17	94	98	allen	26
60	1700	96	20	(21)	88	92	1/2	6
90	740	92	21	(23)	74	80	—	—
120	420	70	12	15	47	67	—	—
150	270	58	—	—	—	—	—	—

Wie diese Zahlen lehren, hat Verminderung des Lichtgenusses erstens ein Zurückbleiben der Länge und zweitens auch ein Zurückbleiben der (relativen) Breite zur Folge, ferner drittens ein verspätetes Auftreten

der Atemhöhlen. Der Breitenrückgang ist hier ganz besonders auffallend, weil er mit einer Längenabnahme parallel geht (vgl. das in der Einleitung, S. 327f., hierüber Gesagte). Kulturen auf 2proz. Agar zeigten ganz dasselbe Verhalten, wie Tabelle C auf S. 333 lehrt. Bei dieser wurden die Versuchspflanzen auf *dem* Stadium verglichen, wo sie eben die ersten Atemhöhlen bildeten; es ist also zu beachten, daß die Thalli aus größeren Entfernungen bedeutend älter sind.

In beiden Gruppen dienen die zwei letzten Spalten, von denen die eine den Prozentsatz der Pflänzchen mit Atemhöhlen angibt und die andere die durchschnittliche Zahl derselben bei diesen Pflänzchen, nur zur Kontrolle, daß die verschiedenen Kulturen tatsächlich auf demselben Stadium der Differenzierung untersucht wurden. Man wird hier vor allem dadurch an das Etiolement der höheren Pflanzen erinnert, daß bei zunehmend schwächer werdendem Licht die Thalli immer länger und schmaler werden, ehe sie Atemhöhlen entwickeln. Vergleicht man also *diese* Stadien, so findet man in günstigem Licht geringere Länge, große Breite, in ungünstigem Licht große Länge, geringe Breite. Z. B. ist bei den Pflanzen aus schwächstem Licht (120 cm Abstand) nicht nur der Wert $B : L$ ganz auffallend gesunken, sondern im Vergleich zu den Kulturen aus 90 cm Abstand sogar die absolute Breite, obwohl diese Pflanzen 8 Tage älter und daher länger sind. Damit ist nach den Ausführungen der Einleitung eine echte morphogenetische Wirkung des schwachen Lichtes (und zwar im Sinne einer Breitenhemmung) erwiesen.

Bei den Pflanzen aus schwächstem Licht und größerer Bodentrockenheit fehlt in der Tabelle die Angabe der Breite. Auf den ersten Blick scheint es nämlich, als ob diese Thalli eine Breite hätten wie solche aus bedeutend günstigerem Licht. Sobald man näher zusieht, entdeckt man jedoch, daß der Thallus eigenartig schief gewachsen ist (Abb. 5): die Mittelrippe (M) ist in der Horizontalen gekrümmt und von den beiden Thalluslappen neben dem Vegetationspunkt ist der eine (L_1) normal, der andere (L_2) aber ist winzig klein und verschwindet ganz in dem anderen Thallusrand (R_2). Im ganzen wird auf diese Weise eine sehr breite Front (F) des Pflänzchens vorgetäuscht. Wie bemerkt, ist diese Abweichung verbunden mit starker Krümmung der Mittellinie. Es kann nun (Abb. 7) zu einem „Umkippen“ dieser Krümmung kommen: zuerst ist die Mittelrippe nach rechts gebogen und der linke Lappen stark entwickelt, dann wendet sie sich nach links und der linke Flügel wird vom rechten abgelöst usf. Diese Unterschiede werden dadurch noch besonders deutlich, daß auch die Atemhöhlen asymmetrisch angelegt werden, nämlich vorwiegend auf *der* Seite, wo der *breite* Thalluslappen liegt. Das zeigen die Abb. 5, 6 und 8. Wenn es dann zu dem beschriebenen „Umkippen“ kommt, so liegen also die Zonen mit Atemhöhlen abwechselnd rechts und links der Mittelrippe (Abb. 5, 6, 7, 8). — Ein anderer Teil der Pflanzen zeigt diese Abweichungen nur andeutungsweise und bildet so den Übergang zu normal wachsenden Exemplaren (Abb. 8 oben).

Eine entwicklungsmechanische oder ökologische Deutung dieser Bildungen scheint nicht möglich zu sein.

Zum Schluß sei noch eine Tabelle gegeben über die Länge sämtlicher Pflanzen am 22. Januar (14 Tage alt):

Abstand in cm MK	60 1700	90 740	120 420	150 270	210 140
1 proz. Agar	596 ± 52 Abb. 13	286 ± 49 Abb. 12	182 ± 43 Abb. 9	(123 ± 25) Abb. 11	(123 ± 26)
2 „ „	269 ± 14 Abb. 10	247 ± 36 Abb. 5—8	153 ± 31	123 ± 31	101 ± 22

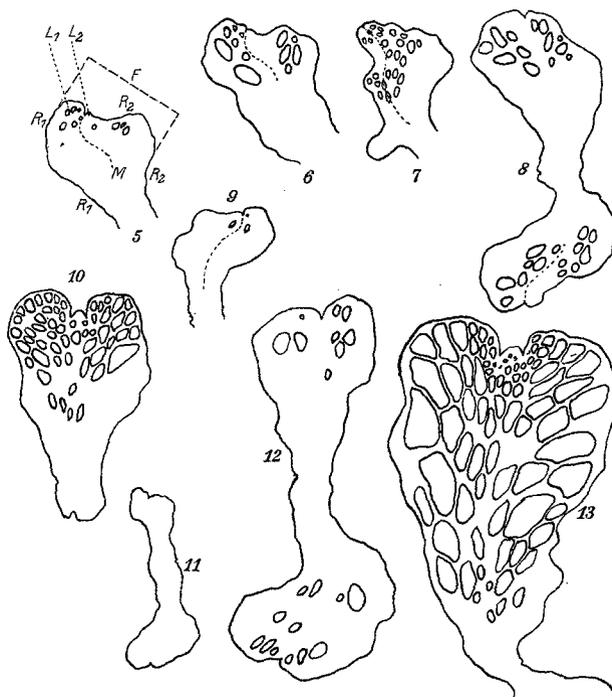


Abb. 5—13. 14 Tage alte Thalli aus verschiedener Entfernung von der Lichtquelle und verschieden wasserhaltigem Substrat. a) 1700 MK, Agar 1 proz. (Abb. 13) und 2 proz. (Abb. 10); b) 740 MK, Agar 1 proz. (Abb. 12) und 2 proz. (Abb. 5—8); c) 420 MK, Agar 2 proz. (Abb. 9); d) 270 MK, Agar 1 proz. (Abb. 11). Vergr. 8×.

2. Versuch. Wiederholung des vorigen. Nebenstehend findet sich die Tabelle, die der zweiten des vorigen Versuchs entspricht, nämlich die Pflanzen auf dem Stadium der ersten Bildung von Atemhöhlen vergleicht, also wiederum bei sehr verschiedenem Alter. Anges.: 10. Febr. 1926.

Dieser Versuch bestätigt alles beim vorigen Festgestellte: Mit zunehmender Entfernung von der Lichtquelle sind die Pflänzchen beim ersten Auftreten der Atemhöhlen immer länger; doch ist leicht zu errechnen, daß sie außerdem viel langsamer gewachsen sind. Daß das Licht als morphogenetischer Faktor Entwicklung der Breite und des Vorstoßes der Thalluslappen fördert, läßt sich

ebenso wie beim ersten Versuch beweisen (z. B. ist auch absolut gemessen $V_{420 \text{ MK}} < V_{3000 \text{ MK}}$). Die Pflanzen von trockenem Substrat bilden die Atemhöhlen ein wenig früher als die von feuchtem. In 95 cm Abstand sind auf trockenem Agar wieder viele Pflänzchen schief gewachsen wie es bereits geschildert wurde, in 120 cm fast alle und auch ein großer Teil derer vom feuchten Agar.

3. Versuch. Am 2. Juni 1926 hatte ich eine Petrischale mit 1,5proz. Agar bei 30°C in 30 cm Entfernung von zwei 600kerzigen Lampen aufgestellt. Die Beleuchtungsstärke betrug 13300 MK, war also bedeutend höher als bei den vorigen Versuchen. Nach 7 Tagen hatten die Pflanzen eine Länge von 115 (1,15mm) und eine relative Breite von 122 vH. Im Vergleich zu den vorstehenden Versuchen zeigt sich, wie zu erwarten, die Breitenentwicklung durch das starke Licht sehr gefördert. Dagegen bleibt die Länge auffallend weit hinter den Werten zurück, die Pflanzen aus wesentlich schwächerem Licht in der gleichen Zeit erreichten. Das gilt auch noch für die zweite Messung am 15. Juni, die ich mit der ersten nachstehend zahlenmäßig wiedergebe.

Untersucht	L	V	V:L vH	B	B:L vH	Alter
9. VI.	115	24	21	140	122	7 T.
15. VI.	218	31	14	296	136	13 „

Atemhöhlen wurden reichlich entwickelt, und auch sie geben in ihrer Gestalt die starke

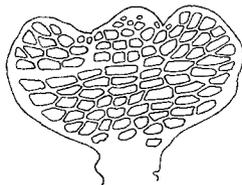


Abb. 14. 13 Tage alter Thallus aus 13300 MK. Vergr. 8×. Tendenz des ganzen Pflänzchens zur Breitenentwicklung wieder, indem sie nicht wie normal in der Längsachse des Thallus gestreckt waren, sondern in der Querachse (Abb. 14).

Tabelle zu Versuch 2.

Abstand cm	MK	Alter	1 proz. Agar						2 proz. Agar						
			L	V	V:L vH	B	B:L vH	AH/en bei	Zahl	L	V	V:L vH	B	B:L vH	AH/en bei
45	3000	3 T.	111 ± 9	27	24	125	114	12	102 ± 12	33	32	124	122	122	9
70	1200	5 „	122 ± 16	29	24	120	90	4	122 ± 14	28	23	123	101	7	
95	670	6 „	126 ± 17	25	18	108	77	4	129 ± 17	24	19	1)	1)	9	
120	420	10 „	186 ± 21	24	13	114	60	3	165 ± 21	25	15	1)	1)	6	

1) Wie S. 333, Tab. C.

Die Atemhöhlen waren normal gebaut, ihre Öffnung verhältnismäßig weit und im Innern reichlich assimilierende Zellsprosse vorhanden.

Eine Sonderstellung nimmt dieser Versuch durch die *hohe Temperatur* ein, bei der die Kultur aufgewachsen ist. Doch läßt sich zeigen, daß *sie* nicht die Ursache der geschilderten Eigentümlichkeit sein kann. Denn nach den Ergebnissen des ersten Kapitels wäre bei hoher Temperatur im Gegenteil eine Überverlängerung der Pflanzen, verbunden mit starkem Zurückbleiben der Breite, zu erwarten. Da aber hier gerade das Gegenteil der Fall ist, so kann offenbar nur das Licht von maßgebendem Einfluß gewesen sein. Ja man kann sogar schließen, wenn trotz der gleichzeitigen und gerade aufs Entgegengesetzte gerichteten Wirkung der hohen Temperatur die Länge so stark zurückgeblieben, die Breite so mächtig gefördert ist, daß dann die Wirkung des Lichtes noch viel kräftiger gewesen sein muß als wir aus der Gestalt der Pflanzen erschließen. — Vor starker Verdunstung war die Kultur durch Abdichten des Deckels mit Vaseline geschützt.

Diese grundsätzliche Erörterung gilt ebenfalls für den folgenden Versuch, wo das eine Kulturgefäß auch bei 30° stand. In viel schwächerem Maße machte sich überhaupt bei allen diesen Lichtversuchen ein Temperaturunterschied geltend, indem diejenigen Gefäße, die auf der optischen Bank der Lichtquelle am nächsten standen (30—45 cm), sich um 1—2° über die anderen erwärmten.

Diese Kultur zeigte auch zwei Merkmale, die schon frühere Untersucher als Kennzeichen intensivsten Lichtgenusses vom natürlichen Standort angeben. Erstens war die obere Epidermis völlig frei von Chloroplasten, was STAHL (1883, S. 173 f.) als Merkmal der Sonnenformen zuerst beschreibt. Zweitens war bei allen Pflänzchen die Unterseite längs der Mittelrippe violett gefärbt¹⁾, was KNY (1890) für sonnige Standorte als kennzeichnend anführt.

Läßt auch der Ausfall dieses Versuches bereits mit Sicherheit allgemein aussagen, daß *mit steigendem Lichtgenuß die Tendenz zur Breitenentwicklung immer gefördert, die Längenentwicklung dagegen erst gefördert, bei zu starkem Licht aber wieder gehemmt wird*, so schien es erwünscht, dies Ergebnis durch eine zusammenhängende Versuchsreihe zu sichern:

4. Versuch. 9.—15. Juni 1926. Beleuchtung: 2 × 600 K. Die Schalen in 30 cm Abstand befanden sich unter der im folgenden Kapitel (S. 345) beschriebenen Kühlvorrichtung bei 30°. Diese wurde auch bei Versuch 3 angewendet.

Abstand cm	Lichtgenuß MK	L	γ	V : L vH	B	B : L vH	Affen Zahl
30	13 300	87	11	13	85	98	4
40	7 500	149	20	13	110	74	11
80	1 900	243	21	9	126	52	23
120	830	140	12	9	72	51	1
160	470	129	7	5	56	43	—
320	120	101	6	5	38	37	—

¹⁾ Vgl. TAMMES (1900) und MÜLLER (1916, S. 144—146), daselbst auch Diskussion der Ökologie.

Diese Befunde bestätigen das soeben aus dem vorigen Versuch Abgeleitete. Das Optimum für die Länge bei etwa 2000 MK und der Abfall nach *beiden* Seiten sind sehr deutlich. Da das Optimum bei einer sehr hohen Beleuchtungsstärke liegt, wurde es bei den ersten Versuchen nicht mehr erfaßt. Auch die von Anfang bis Ende zunehmende Breitenförderung ist sicher zu erkennen. Lehrreich ist es beispielsweise, wenn man Pflanzen derselben Länge miteinander vergleicht, wie die aus 13 300 MK ($L = 87$, $B = 85$) mit denen aus 120 MK ($L = 101$, aber $B = 38$) oder die aus 7500 MK ($L = 149$, $B = 110$) mit denen aus 830 MK ($L = 140$, aber $B = 72$). Daß die Thalli aus 1900 MK die größte absolute Breite haben, ist bei dem starken Längenabfall nach 13 300 MK zu nicht zu verwundern; ein Blick auf die Werte $B : L$ belehrt sofort über die wahre morphogenetische Wirkung des Lichtes: diese steigen

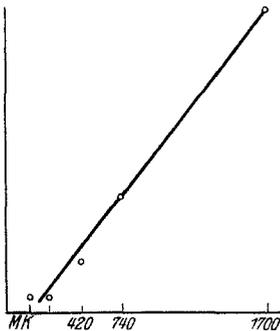


Abb. 15 a. Zunahme des Längenwachstums mit der Lichtintensität innerhalb geringer Beleuchtungsstärken (bis zur Linie — bei L in Abb. 15 b). Zu Vers. 1, Schlußtabelle (S. 336), für 1 Proz. Agar.

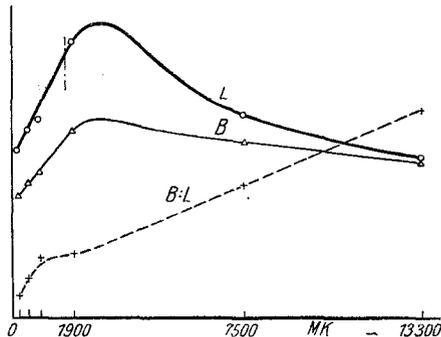


Abb. 15 b. Typisches Verhalten von Länge (L), Breite (B) und Flügelentwicklung ($B:L$) bei zunehmender Beleuchtungsstärke. L und B im gleichen Maßstab.

von 52 auf 98 vH. Die Pflanzen aus 1900 MK erscheinen „normal“, die aus 13 300 MK schon krankhaft (vgl. Abb. 15 zu vorigem Versuch). In der Tat waren sie teilweise im Längenwachstum fast ganz zurückgeblieben und bildeten Verzerrungen und Adventivsprosse auf der Oberseite, sehr ähnlich den in Abb. 29 abgebildeten.

Abb. 15b stellt das Ergebnis graphisch dar. Länge und Breite (und daher auch $B : L$) verlaufen, abgesehen von der Krümmung beim Optimum, auffallend geradlinig. Für den aufsteigenden Ast des Längenwachstums zeigt dasselbe Abb. 15a noch deutlicher nach einer früheren Versuchsreihe. Bemerkenswert ist auch, daß bei zunehmender Lichtintensität die Länge bis zum Optimum *rasch* ansteigt und dann *langsam* abfällt.

Die Ergebnisse der Kulturen in geringster Entfernung von der Lichtquelle (Vers. 3, 4) sind nur dann ohne weiteres mit denen aus weiterer Entfernung vergleichbar, wenn der Ausfall der ultraroten Strahlen (die bei diesen Versuchen durch die Wasserschicht der Kühlvorrichtung absorbiert wurden) vernachlässigt werden kann. Näheres hierüber siehe S. 344.

b) Ergänzende Beobachtungen. — Literatur.

Bei einer im Mai 1927 angesetzten Kultur aus 6700 MK wurde beobachtet, daß bei einigen Exemplaren jede der beiden Flachseiten der ursprünglichen Brutkörper beim Auswachsen nach dem einen Vegetationspunkt hin zur Oberseite (mit Atemhöhlen usw.), nach dem andern hin zur Unterseite (mit Rhizoiden usw.) geworden war, wie es Abb. 16 deutlich macht. Normalerweise sind ja Ober- und Unterseite der zwei Triebe in bezug auf den Brutkörper gleich orientiert. Aus der reichen Literatur über die Dorsiventralität bei *Marchantia* (MIRBEL 1835, PFEFFER 1874, ZIMMERMANN 1879, CZAPEK 1898, BENECKE 1903, DACHNOWSKI 1907) ist ein ähnlicher Fall noch nicht bekannt. Offenbar haben die zwei Vegetationszonen anfangs sehr steil nach dem Lichte zu ausgetrieben, dann sich aber wieder senkrecht zur Lichtrichtung eingestellt, und dabei sind beide nach derselben Seite umgeschlagen (Abb. 16 c).

Bei einer anderen Kultur, wo Brutkörper auf Nährlösung schwimmend in der Nähe der 600kerzigen Lampe (der Abstand wurde nicht notiert, betrug aber etwa 40 cm), also bei gutem Lichtgenuß, sich entwickelten, wurden auf der Oberseite des Thallus große Auslappungen beobachtet, die hier sogar Atemhöhlen trugen (Abb. 17). Hierauf,

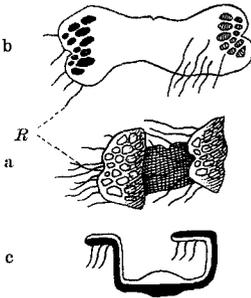


Abb. 16. Junger Thallus, bei a in normaler Lage (die beiden Hälften erst aufgerichtet, dann senkrecht zum Licht gewachsen), bei b ausgebreitet (die morphologische Oberseite der einen Hälfte ist dem Beschauer zugewandt, die andere abgewandt; R = Rhizoiden). c Schema zu a. Vergr. 8×.

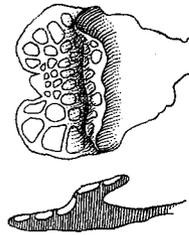


Abb. 17. Monströser Thallus aus kräftigem Licht, oben Habitus, unten schemat. Längsschnitt. Vergr. 8×.

wie auf ähnliche, schon geschilderte Bildungsabweichungen wird (S. 382) zurückzukommen sein. —

Kurz erwähnt seien einige Versuche, bei denen die Beleuchtungsunterschiede dadurch erzielt wurden, daß die Vergleichskulturen unter doppelwandigen Cuvetten mit reinem Wasser und verschieden konzentrierten Lösungen von Neutralgrau standen. Neutralgrau ist ein von den Höchster Werken gelieferter Farbstoff, der das ganze Spektrum gleichmäßig zudeckt. Übrigens werden bei dieser Versuchsanordnung die am besten beleuchteten Kulturen nicht stärker erwärmt, wie das mehr oder minder bei der vorigen Versuchsgruppe der Fall war, sondern im Gegenteil eher die unter den dunklen Cuvetten stehenden. *Trotzdem waren die Ergebnisse dieselben. Schon bei geringer Schwächung des Tageslichtes zeigt sich deutlich Zurückbleiben der Länge und starkes Absinken der Breite.* — Da diese Versuche bei Tageslicht angesetzt wurden, konnten sie beliebig lange ausgedehnt werden, und dadurch gab sich Gelegenheit zu einigen weiteren Beobachtungen. In drei Fällen (Mai und Juni 1925) wurden in vollem Tageslicht bei sehr jungen Pflänzchen häufig Brutbecher beobachtet, in gedämpftem Licht niemals. Lichtpflanzen haben reichlich Atemhöhlen und diese besitzen normale Assimilationszellen, Schattenpflanzen haben wenig Atemhöhlen, und diese sind zudem leer. Doch sind das nur Bestätigungen von Literaturangaben.

Literatur. Was zunächst die Brutkörper anlangt, so stimmen alle Beobachter überein, daß in völliger Dunkelheit keine oder nur ganz geringe Entwicklung eintritt. PFEFFER (1874, S. 80) und DACHNOWSKI (1907, S. 279) bestätigen, daß im diffusen Licht die Entwicklung verlangsamt ist. WEINERT (1909, S. 209) hat die beschleunigende Wirkung des Lichtes auf das Treiben am Auftreten der ersten Rhizoiden genauer verfolgt. Auch für die Brutknöllchen der Fegatellen ist Licht zur Keimung nötig, und innerhalb des untersuchten Bereichs war für die Entwicklung größte Lichtmenge am besten (RINGEL-SUESSENGUTH 1922, S. 51).

Die meisten Beobachter haben aber ausgewachsene Pflanzen untersucht. Bezüglich der Ausbildung der Atemhöhlen sei auf STAHLs klassische Untersuchungen (1880, Sp. 873 und 1883, S. 173f.), die durch BUCH einige Ergänzungen erfahren haben (1921, S. 27), hier nur hingewiesen. Den fördernden Einfluß starken Lichtes auf die Ausbildung von Brutbechern (wie auch Fortpflanzungsorganen) hat zuerst DACHNOWSKI (1907, S. 284) beobachtet und neuerdings WANN (1925) bestätigt. Was Wachstum und Gestaltung der Pflanzen anlangt, so hat fast noch kein Beobachter Licht- und Feuchtigkeitseinflüsse deutlich getrennt, so daß die Ausführung dieser Angaben besser verschoben wird (Kap. 5, S. 361). *Sicher ist aber, daß in der Finsternis Marchantia und Lunularia ihr Wachstum ganz (BITTNER) oder fast ganz (TEODORESCU) einstellen. Das typische Dunkelelement mit Überverlängerung fehlt also dem ausgewachsenen, reservestoffreichen Thallus ebenso wie dem Brutkörper.*

Da auch die zu den anderen Kapiteln gehörigen Versuche durch den Wechsel der Jahreszeiten und Standorte unter ungleichen Lichtverhältnissen standen, wird man bei ihnen deutliche Einflüsse der verschiedenen Beleuchtung bemerken. Z. B. ist der Thallus in Abb. 2a 20 Tage alt, der in Abb. 3a zwar 30 Tage alt, aber *vielmals* größer. Der Unterschied liegt darin, daß die erste Kultur (S. 331, Versuch 1) im November und Dezember aufwuchs, also zur Zeit ungünstigster Lichtverhältnisse, die zweite dagegen (S. 331, Versuch 3) in dem besseren Lichte des März. Ein anderes Beispiel bietet der Vergleich von Abb. 18 (Pflanzen 12 Tage alt, bei 1100 MK) und Abb. 19 (Pflanzen nur 7 Tage alt und doch viel größer, bei 6000 MK). Ferner sind Thalli aus ungünstigem Licht sehr schmal (Abb. 26), solche aus reichlichem Licht breit (Abb. 25). *Die Vergleichbarkeit der Ergebnisse leidet hierunter nicht*, wie schon die eben aufgeführten Beispiele lehren. Daraus ist zu schließen, *daß durch verschiedene Beleuchtungsstärke die Art der Reaktion der Pflanzengestalt auf andere Außenfaktoren nicht verändert („umgestimmt“) wird.* Licht- wie Schattenpflanzen reagieren in gleicher Weise auf Unterschiede der Feuchtigkeit usw.

3. Qualität des Lichtes.

a) Allgemeines und Versuche mit Brutkörpern.

Bei den Versuchen mit verschiedenfarbigem Licht sollten vor allem 1. die Verwendung rein abgegrenzter Spektralbezirke und 2. bekannter Energiegehalt derselben angestrebt werden. Ältere experimentierende

Morphologen haben hierauf meist keine Rücksicht genommen. Was den zweiten der genannten Punkte anlangt, so kommt zwar KLEBS (1917) auf Grund eingehender Versuche zu dem Schluß, daß „in erster Linie die Wellenlänge und nicht die Gesamtenergie des Lichtes die Wachstumsform der Keimlinge“ (Farnprothallien) bestimmt. Doch schien es ratsam, diesen Befund nicht ohne weiteres für *Marchantia* zu übernehmen.

Zu vorliegenden Versuchen wurde rotes, grünes und blaues Licht verwendet.

Die Lichtfilter stellte ich mir selbst nach Angaben HÜBLs her, auf die ich bezüglich aller Einzelheiten verweise. Es sei hier nur erwähnt, daß sich jedes Filter aus zwei Glasscheiben (verwendet wurde Objektträgerglas) zusammensetzt, die mit Kanadabalsam (am besten nur an den Rändern, wegen der sensibilisierenden Wirkung des Balsams) aneinanderged kittet werden. Jede Glasscheibe ist auf der Seite, wo sie sich mit der anderen deckt, mit einer Gelatine übergossen, der in vorgeschriebener Konzentration die verwendeten Farben beigemischt sind. Diese Farben sind Anilinfarben aus den Höchster Werken; da sie nicht alle lichtecht sind, wurden die Filter zeitweise geprüft und erneuert. Als Größe wurde für die Scheiben $18,5 \times 27$ cm gewählt, weil dann die Fläche 500 qcm beträgt und diese runde Zahl die Konzentrationsberechnung der Farbstoffe sehr erleichtert.

Die Farbscheiben wurden auf flache, rechteckige Holzrahmen aufgelegt und mit einem seitlich übergreifenden Deckel mit großer Fensteröffnung bedeckt. Die Rahmen waren 5 cm hoch, da sie immer nur Petrischalen aufzunehmen hatten. Sie besaßen keinen Boden, damit sich die Behältnisse zum Zwecke der Beobachtung bequem von den Kulturgefäßen abheben ließen. Die Seitenmaße der Kästen waren auf die Größe der Farbscheiben zugeschnitten.

Die Lichtfilter waren folgende:

	Nr. bei HÜBL	Farbe	Öffnung	Chromat. Schwerpunkt	Zusammensetzung
Rotfilter	2	reinrot	$> 610 \mu\mu$	$635 \mu\mu$	Säurerhodamin, Tartrazin
Grünfilter	11	gelblichgrün	$510 - 570 \mu\mu^1)$	$535 \mu\mu$	Patentblau, Tartrazin
Blaufilter	20	hellblau	$< 565 \mu\mu^1)$	$490 \mu\mu$	Patentblau, Toluidinblau

Das Rotfilter wurde *nur* in Verbindung mit einer Neutralgrau-Scheibe (vgl. S. 340) verwandt, um seine an sich zu hohe Durchlässigkeit der der anderen Filter, die untereinander gut übereinstimmten, anzugleichen; im folgenden ist das nie mehr ausdrücklich vermerkt, wo von Rotfilter, rotem Licht usw. gesprochen wird.

Zur Berechnung der Energiemengen, die unter den Lichtfiltern den Pflanzen zur Verfügung standen, lege ich die von BACHMANN mit einer

¹⁾ Das Grünfilter läßt in schwachem, das Blaufilter in sehr schwachem Maße einen Streifen Rot (etwa $650 - 750$ bzw. $675 - 725 \mu\mu$) durchgehen.

Thermosäule gemessenen Werte der Filtertransparenz zugrunde. Diese soll natürlich für den sichtbaren Bereich des Spektrums bestimmt werden. Das Licht der Nitalampe enthält aber nach BACHMANN 95—90 vH Ultrarot („Wärmestrahlen“), und dies muß demnach bei der Messung ausgeschaltet werden, da man sonst ja fast nur die Durchlässigkeit der Filter für Ultrarot bestimmen würde. Das geschah durch Vorschalten einer Wasserschicht von etwa 40 cm Dicke, die etwa 91 vH und zwar fast nur Ultrarot absorbiert (BACHMANN). Es betrug sodann die durchgelassene Energie beim Rotfilter 28 vH, beim Grünfilter 34 vH und beim Blaufilter 30 vH der durch die Wasserschicht gegangenen¹⁾.

Dabei ist zu berücksichtigen, daß auch die 40 cm-Cuvette noch Ultrarot durchläßt, andererseits die Verwendung noch dickerer Wasserschichten bei der Messung deshalb unmöglich ist, weil dann schon zu viel sichtbares Rot absorbiert wird.

Bezogen auf die von der Lichtquelle ausgesandte strahlende Energie gehen durch die Filter nach Passage von 40 cm Wasser etwa 3 vH. Da eine Wasserschicht von der angegebenen Dicke nach ASCHKINASS bei jeweils gleicher auffallender Intensität etwas mehr sichtbares Rot absorbiert als sie Ultrarot durchläßt, andererseits das Emissionsmaximum der Nitalampe noch im Ultrarot liegt, so werden die angegebenen Zahlen mit genügender Genauigkeit die passierende sichtbare Strahlung angeben, da sich Verlust an sichtbarem Rot und noch durchgelassenes Ultrarot etwa ausgleichen werden.

Für den Fall, daß die Transparenz der Filter für den durch Wasser von 40 cm passierenden Teil des Ultrarot größer ist als im Durchschnitt für den sichtbaren Teil der strahlenden Energie, würden die Prozentzahlen *etwas niedriger ausfallen*. Hierauf wird nochmals zurückgekommen.

Es sei noch betont, daß die Vergleichbarkeit *der Filter untereinander* nicht wesentlich beeinflusst wird, wenn bei der Messung noch Ultrarot anwesend ist. Für fast reines Ultrarot waren die Filtertransparenzen 39, 52 und 50 vH, für fast reine sichtbare Strahlung sind sie 28, 34 und 30 vH. Bei völligem Ausschluß von Ultrarot würden sich vermutlich die Zahlen sehr ähnlich bleiben, und höchstens das Rot sich etwas besser stellen als Blau und Grün. Da die Unterschiede der Farbkulturen sehr auffallend sind (vgl. Abb. 18 und 19), liegen hier ziemlich große Differenzen bereits außerhalb der Fehlergrenze.

Die aufgeführten Filtertransparenzen sind jedoch nur dann dem Vergleich der Filter untereinander und mit weißem Licht mit Recht zugrunde gelegt, wenn der Einfluß des Ultrarot auf die Entwicklung und Formbildung zu vernachlässigen ist, denn jene Zahlen sind ja bei

¹⁾ Eigene Messungen, die längere Zeit vorher mit dankenswerter Erlaubnis des Herrn Geheimrat WIENER im Physikalischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt wurden, hatten sehr ähnliche, nur etwas höhere Werte ergeben (Rot 32 vH, Grün 35 vH, Blau 33 vH), vermutlich weil bei diesen Messungen die Thermosäule mit einer Sammellinse auf den Brennpunkt des zu untersuchenden Lichtes eingestellt wurde, und dieser im monochromatischen Licht besser zu erfassen, weil punktförmiger ist als im weißen Licht. Für die Erörterung der Versuche ist der Unterschied belanglos.

möglichstem Ausschluß des Ultrarot gewonnen worden. Da messende Untersuchungen eigens über diese Frage nicht angesetzt wurden, kann hier nur auf einige Beobachtungen verwiesen werden, nach denen der Einfluß des Ultrarot auf die Gestaltung mindestens sehr unbedeutend ist.

1. Die Farbversuche 1—3 (S. 344f.) wurden *ohne*, Versuch 4 (S. 345f.) *mit* Vorschalten einer etwa $\frac{3}{4}$ cm dicken Wasserschicht ausgeführt, die schon merklich Ultrarot absorbiert. Im Ergebnis zeigen sich keine Unterschiede.

2. Auf S. 340 wurden Kulturen unter doppelwandigen Cuvetten mit Wasserfüllung beschrieben; die Pflanzen zeigten keine auffallenden Unterschiede gegenüber normalen Vergleichskulturen, obwohl durch das Wasser ein sehr großer Teil des Ultrarot, das im Sonnenlicht etwa 50 vH ausmacht, zurückgehalten wird. — Die gleiche Erfahrung wurde bei den Versuchen mit niedriger Temperatur gemacht, wo die Kulturgefäße teilweise taucherglockenartig in das Kühlwasser versenkt wurden (S. 331).

3. Die unter I genannte, als Kühler dienende Wasserschicht wurde auch bei Lichtversuch 4 (S. 338f.) angewendet. Dort standen die Kulturgefäße in 30 cm Entfernung von der Lampe unter dem Kühler, die in 40 cm und mehr nicht. Die ersteren fügen sich ganz normal in den Kurvenverlauf ein.

Zum Blaufilter ist zu bemerken, daß es die grünen Strahlen nicht völlig wegnimmt. HÜBL (1921) sagt: „Scharf abgegrenzte Blaufilter gibt es nicht, weil die Absorption aller blauen Körper weich und allmählich verläuft“ (S. 57). Setzt man die auffallende Menge des blauen und grünen Bereiches je gleich 1, so ist nach HÜBL die Transparenz für Grün 0,13, für Blau 0,45. Aber selbst wenn man daraufhin dem durch das Blaufilter gegangenen Licht nur $\frac{2}{3}$ bis $\frac{3}{4}$ wirksame Strahlen zuerkennt, wird die Vergleichbarkeit der Ergebnisse nicht gefährdet.

1. Wie die Tabellen zum vorigen Kapitel lehren, hat eine derartige Energieverminderung noch keinen wesentlichen morphogenetischen Erfolg. Dort sind Kulturen aus verschiedenen Abständen jeweils verhältnismäßig ähnlich; dabei verhalten sich ihre Lichtintensitäten meist wie 1 : 2 bis 1 : 4. Z. B. haben bei Versuch 2 (S. 337) Pflanzen von 1200 MK $L = 122$ und $B = 120$ (nach 5 Tagen), und selbst Vergleichspflanzen mit nur dem halben Lichtgenuß (670 MK) sind mit $L = 136$, $B = 108$ (nach 6 Tagen) nur wenig verschieden. Pflanzen aus rotem und blauem Licht weichen dagegen immer sehr voneinander ab (z. B. Abb. 18, 19). Es kann also das geringe Minus an Energiegehalt im blauen Spektralbezirk nicht die Ursache dafür sein.

2. Auf S. 349 wird für die Ausbildung der Atemhöhlen an Regeneraten gezeigt, daß selbst Abschwächung des roten Lichtes auf ein Drittel die kennzeichnenden Unterschiede zwischen Rot- und Blaukulturen nicht aufhebt. Es gilt also weitgehend der S. 342 angeführte KLEBSSche Satz, daß in erster Linie die Qualität des Lichtes bestimmend für die Formbildung ist.

3. Schließlich ist ausgeschlossen, daß etwa die Anwesenheit der grünen Strahlen neben den blauen unmittelbar *hemmend* wirken könnte. Es zeigt sich nämlich (S. 346f.), daß der Ausschluß der blauen und grünen Strahlen das Licht keineswegs zur Förderung des Wachstums geeigneter macht.

Versuche 1—3. Als Lichtquelle diente eine Nitralampe von 600 MK in 40 cm Abstand (ohne Berücksichtigung der Filterwirkung betrug also die auffallende Energie 3750 MK). Belichtet wurde stets ohne

Unterbrechung. Unter den geschilderten Bedingungen entwickelten sich die Brutkörper wenig befriedigend. In drei Versuchen wurden folgende übereinstimmende Ergebnisse erzielt: Selbst nach Ablauf einer Woche ist in allen drei Farben nur ein geringes Wachstum zu bemerken. Trotzdem zeigen sich hier schon auffällige Unterschiede: Im grünen Licht ist die Streckung ganz unbedeutend, im Blau ist sie etwas beträchtlicher, im Rot sind die Thalli am längsten und weitaus am breitesten; in einer Kultur waren sie sogar vereinzelt verzweigt. Die aus Grün entwickeln sich dann kaum noch weiter, die aus Blau und Rot treiben noch ein Stück, freilich unter starkem Etiolement, d. h. zunehmendem Schmälerwerden. Die im roten Licht bilden schließlich sogar teilweise einige Atemhöhlen, stellen aber auch bald ihr Wachstum ein. Sämtliche Kulturen sterben dann allmählich ab. Die Ausbildung der Atemhöhlen im Rot ist ganz normal; im Innern sind auch assimilierende Zellen vorhanden.

Von einer 12 Tage alten Kultur (7.—19. Januar 1926) gibt die folgende Tabelle die Messungen. Die Thalli aus blauem Licht sind hier sogar ein wenig länger als die aus rotem, doch ist der Unterschied ganz unsicher, weil in allen Kulturen, vor allem aber im Blau, die Einzelwerte sehr stark schwanken. Das ist ein ebenso sicheres Kennzeichen ungünstiger Bedingungen wie das einseitige Austreiben der Brutkörper, das fast durchgängig festzustellen war.

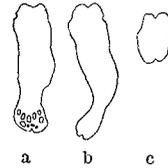


Abb. 18. 12 Tage alte Thalli aus a rotem, b blauem, c grünem Licht von annähernd gleicher Intensität (etwa 1100 MK). Vergr. 8×.

	Durchgelassene Energie MK	L	V	V : L vH	B	B : L vH	AHen		
							bei	Zahl	
Rot	1050	190 (140—213)	12	6	50	26	1/2	7	Abb. 18 a
Grün	1275	32	1	3	—	—	—	—	„ 18 c
Blau	1125	210 (107—330)	8	4	26	12	—	—	„ 18 b

Versuch 4. Bessere Erfolge wurden bei Verwendung zweier je 600kerziger Lampen erzielt, die symmetrisch über den Kästen angebracht waren, und deren Abstand von den Kulturen 25 cm war (ohne Berücksichtigung der Filterwirkung betrug also die auffallende Energie 19200 MK). Um ihre starke Heizwirkung abzuschwächen, wurden die Kästen von einem gemeinsamen Kühler in Gestalt eines offenen, flachen Beckens aus Winkelmessing mit Glasboden bedeckt, durch den Leitungswasser in etwa 1,5 cm hoher Schicht strömte. Die Erwärmung der Objekte wurde dadurch wenigstens auf etwa 30° herabgedrückt. In 7 Tagen (2.—9. Juni 1926) hatten sich dann im Rot die Thalli recht günstig entwickelt, und sie trugen auch reichlich Atemhöhlen mit normalen Assimilationszellen (Abb. 19a). Die aus Blau waren bedeutend schwächtiger.

hatten aber auch schon die ersten Atemhöhlen gebildet (Abb. 19b). Die aus Grün (Abb. 19c) waren schließlich ganz zurückgeblieben und wiesen nur vereinzelt Atemhöhlen auf. In allen Kulturen schwankten die Werte sehr stark, ohne daß aber die Grenzen verwischt waren. Die Messung ergab folgende Zahlen:

	Durchgelasene Energie MK	L	V	V : L vH	B	B : L vH	
Rot	5376	231 (198—246)	40	17	171	74	Abb. 19a
Grün	6528	85 (67—112)	—	—	—	—	„ 19c
Blau	5760	131 (106—174)	9	7	69	53	„ 19b

Es ergibt sich also deutlich, daß *im roten Licht die Entwicklung am günstigsten* ist, d. h. am meisten der im reichlichen weißen Licht nahekommt. *Am ungünstigsten ist Grün, aber auch Blau steht in seiner Wirkung dem Rot beträchtlich nach.* — Die Färbung der Thalli war übrigens in allen Fällen normal grün.

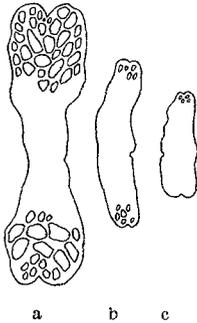


Abb. 19. 7 Tage alte Pflanzen aus a rotem, b blauem, c grünem Licht von annähernd gleicher Intensität (etwa 6000MK). Vergr. 8×.

Vergleich zwischen farbigem und weißem Licht.

Man sollte erwarten, rotes Licht allein müßte die Entwicklung wesentlich stärker anregen als gemischtes Licht etwa gleicher Intensität, weil dieses ja die für sich allein ungünstigen blauen und grünen Strahlen mit enthält. Wie die Versuche lehren, ist das aber nicht der Fall.

Bei der ersten Versuchsgruppe aus farbigem Licht, für die die Tabelle auf vor. Seite ein Beispiel ist, war der Lichtgenuß etwa 1100 MK. Die Entwicklung war dabei ganz ungünstig. Nach 12 Tagen betrug die Länge der Thalli im Rot oder Blau etwa 200; ihre Breite betrug 50 (= 26 vH) im Rot und 26 (= 12 vH) im Blau. Dieselbe Lichtquelle bestrahlte zugleich die Kulturen zu Kap. 2, Versuch I (S. 334 ff.); es sind beim Vergleich also jahreszeitliche oder sonstige Verschiedenheiten der Außenbedingungen und des Materials ausgeschlossen. Nach der Länge sind obigen Thalli etwa solche aus 500 MK vergleichbar, da in 14 Tagen die aus 420 MK eine Länge von 182, die aus 740 MK eine solche von 286 erreicht haben¹⁾ (S. 336). Geht man nach der Breite, so liegt das Äquivalent für rotes Licht von etwa 1100 MK sicher unter weißem Licht von 420 MK, wo nach 14 Tagen die relative Breite 51 vH beträgt. Grünes Licht wirkt bedeutend ungünstiger als Weiß von nur 140 MK; während in diesem die Thalli noch leidlich treiben, ist im Grün fast

¹⁾ Zum Vergleich ist zu bemerken, daß der Agar der Farbkulturen 1 proz. war.

keine Entwicklung festzustellen. — Noch deutlicher zeigt das alles ein Vergleich der Abbildungen (Abb. 18 mit Abb. 5—13).

Bei Versuch 4 war der Lichtgenuß der Thalli weit höher, nämlich etwa gleich 6000 MK. Bei dieser Intensität ist die Entwicklung im Rot gut, im Blau und Grün immer noch ungenügend. Im roten Licht sind die Thalli in 7 Tagen zu 231 Länge mit 74 vH relativer Breite herangewachsen. Parallelversuche sind 3 und 4 des vorigen Kapitels (S. 337 ff.) und sie zeigen: Bei gemischtem Licht ist in etwa gleicher Intensität (7500 MK) das Optimum der Entwicklung schon überschritten: die Thalli sind kurz — nur 149 in 6 Tagen! — und sehr breit. Nach der Länge sind dagegen mit den Pflanzen aus Rot etwa die aus 1900 MK weißem Licht vergleichbar mit $L = 243$ in 6 Tagen; das sind zufällig die aus optimalem Licht. Die Breite ist allerdings bei den Pflanzen aus rotem Licht ziemlich beträchtlich und gleicht sogar der aus gleichintensivem weißen Licht (74 vH). — Sucht man zu den Kulturen aus Blau eine Parallele bei den Mischlichtkulturen, so kommt man dort auf ganz geringe Intensitäten: 6000 MK Blau sind etwa gleich wirksam wie 470 MK Weiß (in Blau in 7 Tagen: $L = 131$, $V : L = 7$ vH, $B : L = 53$ vH; in Weiß in 6 Tagen: $L = 129$, $V : L = 5$ vH, $B : L = 43$ vH). Für Grün von 6000 MK liegt das Äquivalent sicher unter 100 MK Weiß, also einer 60mal schwächeren Intensität.

Nunmehr muß freilich daran erinnert werden, daß nach dem S. 343 Gesagten die Filtertransparenzen etwas zu hoch angegeben sein könnten¹⁾. Doch bleibt auch dann von dem soeben Ausgeführten noch das Folgende bestehen:

Rotes Licht wirkt, obwohl ihm die für sich allein ungünstigen blauen und grünen Spektralbezirke fehlen, doch mindestens nicht wesentlich besser als weißes Licht von gleicher Intensität, vielleicht sogar ungünstiger.

Grünes Licht hat nur einen geringen Bruchteil (etwa $\frac{1}{20}$) der Wirksamkeit gleichintensiven gemischten Lichtes.

Blaues Licht wirkt merklich ungünstiger als gleichintensives Rot, auch ungünstiger als Weiß.

b) Ausbildung der Atemhöhlen.

Da sich die Brutkörper so ungünstig entwickelten, untersuchte ich zur Ergänzung in farbigem Licht aufgewachsene Regenerate. Bekanntlich lassen abgeschnittene Thallusstücke von *Marchantia*, *Lunularia* und anderen Lebermoosen, falls man ihnen keinen Vegetationspunkt gelassen hat, regelmäßig durch Adventivsprosse neue Thalli aus sich hervorgehen.

¹⁾ Hierzu kommt auch noch: Je näher die Lichtquelle (wie eben bei den Farbversuchen), desto schräger ist im Mittel der Lichteinfall und damit desto höher der Verlust an Reflexion. Dieser Fehler kann aber höchstens einige Prozent ausmachen, was im vorliegenden Falle belanglos ist.

Ich ließ diese Regenerate aus größeren Thallusabschnitten, die in Petrischalen auf einer dünnen, mit Leitungswasser naß gehaltenen Wattelage ruhten, sich entwickeln. Die Schalen standen in den Farbkästen und 35 cm von einer 600kerzigen Lampe entfernt, die dauernd brannte. Die Be-

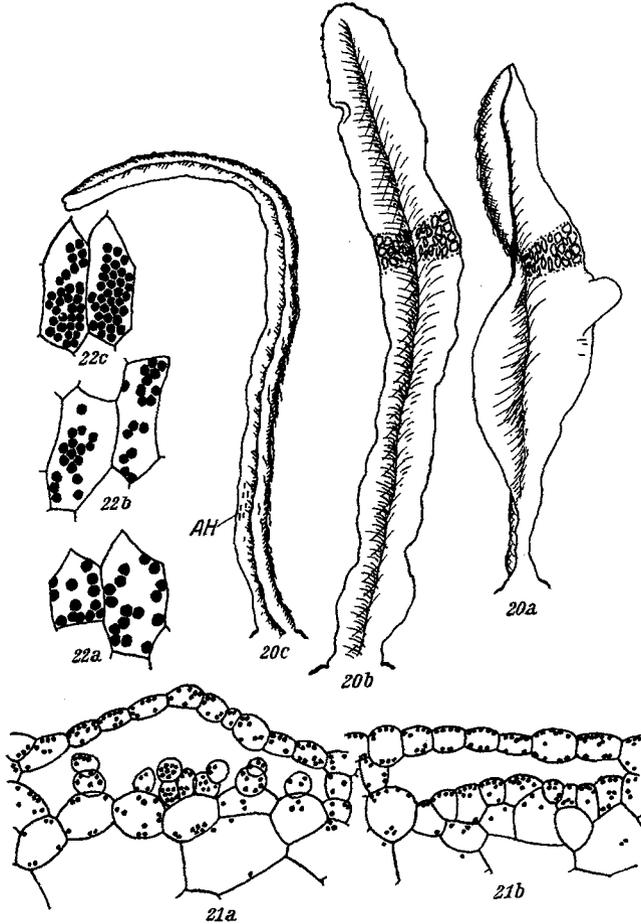


Abb. 20—22. Wirkungen verschiedenfarbigen Lichtes. Abb. 20. Regenerate aus Rot (a), Blau (b), Grün (c). Bei den ersteren zwei sind die Atemhöhlen nur auf einem kleinen Ausschnitt eingezeichnet; bei c nur vereinzelte Atemhöhlen (AH). Vergr. 3×. — Abb. 21. Atemhöhlen vom Querschnitt des Thallus aus Rot (a) und Blau (b). Vergr. 175×. — Abb. 22. Epidermiszellen, auf die Außenwände eingestellt, aus Grün (c), Blau (b), Rot (a). Vergr. 300×.

dingungen waren also dieselben wie in Versuch 1—3 des vorigen Kapitels, mit denen sie auch zugleich angesetzt wurden. Wie immer, so entwickeln sich auch hier die Regenerate viel günstiger als Brutknospenkeimlinge, offenbar weil ihnen ein reicher Vorrat von Nährstoffen im Mutterthallus zur Verfügung steht. Dadurch bieten sie natürlich dem

Lichte mehr Gelegenheit, seinen gestaltenden Einfluß geltend zu machen. Dieser Versuch wurde dreimal und stets mit demselben Erfolg angestellt.

In grünem Licht bilden sich schmale, stark rinnig mit den Rändern aufgebogene Sprosse. Die aus Rot sind erheblich breiter und im Querschnitt nur wenig gewölbt. Die Sprosse aus blauem Licht sind etwas ungünstiger als die aus rotem. Die Länge der Regenerate zeigte keine auffallenden Verschiedenheiten, doch habe ich leider genaue Feststellungen unterlassen, da sich mein Interesse auf die Struktureigentümlichkeiten zur Ergänzung der Versuche mit Brutkörpern richtete. Die Sprosse aus Grün besitzen nur vereinzelte Atemhöhlen; diese sind langgestreckt, sehr schmal und es fehlen ihnen die Assimilationszellen. In rotem und blauem Licht sind die Thalli, wie jede normale *Marchantia*, völlig mit Atemhöhlen bedeckt. Die drei Typen sind in Abb. 20 a—c nebeneinandergestellt. Die Atemhöhlen aus rotem und blauem Licht unterscheiden sich jedoch dadurch in sehr auffälliger Weise, daß erstere stets reichlich Assimilationszellen in ihrem Innern entwickeln, während den letzteren diese stets fehlen. Dementsprechend sind in blauem Licht die Atemhöhlen auch flacher. Auch diese Unterschiede sind sehr kennzeichnend und traten bei jeder Kultur auf (Abb. 21). Die Regenerate aus rotem Licht waren unterseits oft violett gefärbt (vgl. S. 338, Vers. 3).

Um einen Beitrag zu der zu Beginn dieses Kapitels (S. 342) aufgeworfenen Frage zu liefern, ob die Quantität oder die Qualität des Lichtes von größerem Einfluß auf die Ausbildung des Thallus sei, wurden einmal Regenerate in rotem Licht in größerer Entfernung von der Lichtquelle angesetzt. Ihr Lichtgenuß betrug nur ein Drittel der sonst angewandten Menge. Trotzdem war ihre Ausbildung (gute Breitenentwicklung, Thallus voller Atemhöhlen mit reichlichen Füllzellen) die gleiche wie die der Rotpflanzen von dreifacher Lichtmenge. Danach ist mit KLEBS die obige Frage zugunsten der Qualität des Lichtes zu entscheiden. Das ist nicht ohne Bedeutung mit Rücksicht auf eine Menge älterer Untersucher, die die verschiedensten Pflanzen unter der Wirkung farbigen Lichtes *verschiedener Intensitäten* studiert haben, und die beobachteten Unterschiede trotzdem nur auf die *Qualität* des Lichtes zurückführen wollen.

c) Die Chloroplasten in farbigem Licht. — Literatur.

Beobachtungen über das Verhalten der Chloroplasten wurden an keimenden Brutkörpern, ausgewachsenen Thallusstücken, die die Regenerate lieferten, und schließlich den Regeneraten selbst vorgenommen.

Zuerst wurden an jungen Thallis aus verschiedenfarbigem Licht erhebliche Größenunterschiede der Chloroplasten beobachtet. Z. B. maß ich am 1. XII. 1925 als durchschnittlichen Durchmesser in Rot 4,5 μ , in Blau 3,0 μ , in Grün 2,5 μ . An einer anderen Kultur fand ich am 8. XII. in Rot 5,4 μ , in Blau 4,8 μ , in Grün 3,9 μ . Man sieht solchen Chloroplasten deutlich an, daß hier *Volum*unterschiede bestehen. Man vermutet sofort, daß die Qualität des Lichtes die unmittelbare Ursache ist; in Wirklichkeit ist sie aber nur *mittelbar* die Ursache: Auch bei

Marchantia sind nämlich die Chloroplasten in dem embryonalen Gewebe der Vegetationszone winzig klein; sie teilen sich auch in dieser Kleinheit und wachsen erst in den älteren Zellen zur normalen Größe heran. In dem Brutkörper sind dieselben Unterschiede zu bemerken: in der Mitte sind die Chloroplasten von normaler Größe, in zwei weiten Zonen um die Vegetationspunkte herum sehr klein. Da nun die Brutkörper in grünem Licht ganz langsam treiben, in rotem viel rascher, sind die Zellen im Grün noch embryonal, wenn die im Rot bereits ausgewachsen sind. Jene haben daher noch die embryonalen Chloroplasten, diese die bereits in die Normalform übergegangenen. Brutkörperkeimlinge sind also kein geeignetes Material, um die Wirkung der Lichtqualität auf die Chloroplastengröße festzustellen.

Später wurden daher alte Thallusstücke und neugebildete Regenerate untersucht. Bei diesen fanden sich ganz gleichsinnige Unterschiede in den Chloroplastenmaßen, die freilich weniger groß waren als bei treibenden Brutkörpern. Nebenstehende Tabelle bringt Ergebnisse von sechs Messungen an verschiedenen Tagen und verschiedenen Objekten. Die Zahlen geben den Durchmesser von Chloroplasten an, die sich in der Aufsicht darbieten. Etwa an solchen, die den Seitenwänden der Zellen anliegen, also in Seitenansicht gesehen werden, die dritte Dimensionen zu messen, um daraus das Volum zu berechnen, wäre ein äußerst unsicheres Unternehmen, denn die körperliche Form, mit der der Chloroplast die gemessenen drei Dimensionen ausfüllt, kann sehr verschieden sein. Auch sind die Messungen von Chloroplasten, die sich

Angesetzt am:	a			b		
	28. XI. 25	21. XII. 25	21. XII. 25	28. XI. 25	28. XI. 25	21. XII. 25
Untersucht am:	4. XII. 25	8. I. 26	9. I. 26	8. XII. 25	19. XII. 25	14. I. 26
im Rot	4,2 μ	4,2 μ	4,2 μ	4,9 μ	4,2 μ	—
„ Blau	3,7 „	3,8 „	3,8 „	3,8 „	3,7 „	3,7 μ
„ Grün	3,4 „	3,3 „	—	3,5 „	(2,1 „)	3,2 „

Durchmesser von Chloroplasten in verschiedenfarbigem Licht (nach Aufsichtsbildern). Mittelwerte aus je 20 Messungen: a) In großen Thallusabschnitten, die in ausgewachsenem Zustand in farbiges Licht gebracht wurden; b) in Regeneraten, die in farbigem Licht gebildet wurden.

in Flächenansicht und in Seitenansicht bieten, nicht immer vergleichbar; ich beobachtete öfters, daß letztere einen größeren längsten Durchmesser haben als unmittelbar benachbarte, die in Flächenansicht gemessen wurden; es waren dann offenbar die den Seitenwänden anliegenden Chloroplasten flacher als die anderen. Im Durchschnitt sind in allen drei Lichtarten die Chlorophyllkörner etwa 2 μ dick; die aus Rot sind also zweifellos flacher, die aus Grün rundlicher. Ich bin jedoch der Ansicht, daß das *Volum* der Chloroplasten trotzdem gleich ist, also

lediglich *Form*unterschiede bestehen. Wenn auch, wie bemerkt, eine sichere Bestimmung der Volumina kaum möglich ist, lassen sich doch zwei Tatsachen zugunsten dieser Ansicht aufführen. Einmal kann nämlich durch Kneten eines Wachskügelchens, dem man etwa zunächst einen Durchmesser proportional dem eines Chloroplasten aus grünem Licht gibt und dann zu den Dimensionen eines aus Rot umformt, sich leicht überzeugen, daß *bei gleichem Volum* die oben festgestellten Formverschiedenheiten sich leicht modellieren lassen, ohne daß dabei unwahrscheinlich wirkende Gestalten entstehen. Zweitens wurde folgendes Experiment ausgeführt: Am 10. und 11. Februar 1926 bestimmte ich auf Grund von 160 Messungen, die untereinander sehr gut übereinstimmten, die Chloroplastenmaße einer *Marchantia*-Gewächshauskultur und fand als durchschnittlichen Durchmesser $4,0 \mu$. Ich brachte die Pflanzen am 11. Februar 12 Uhr mittags unter die Lichtfilter und maß die Chloroplasten wieder nach 5 Stunden. Dabei ergaben sich folgende Werte:

Rot $4,2 \mu$ Blau $3,8 \mu$ Grün $3,6 \mu$.

Die Kulturen hatten also bereits nach 5 Stunden nahezu dieselben Unterschiede erreicht, wie sie oben von Material beschrieben wurden, das sich schon viele Tage in den verschiedenen Farben befunden hatte. Es ist aber kaum anzunehmen, daß bereits nach so kurzer Zeit so wesentliche *Größen*unterschiede auftreten sollten; es ist also auch hiernach zu vermuten, daß (abgesehen von dem Sonderfall, den die Brutkörper boten) überall nur Formverschiedenheiten vorlagen.

Ich habe diese Frage der Chloroplastengröße und -form aus zwei Gründen hier ziemlich ausführlich besprochen. Erstens weil neuerdings die Möglichkeit erheblicher Größenunterschiede von Chloroplasten derselben Pflanze lebhaft umstritten worden ist. Zweitens aber auch, weil der Schluß, daß im roten Licht ein Flachwerden der Chloroplasten erfolgt, in grünem Licht eine Abrundung in Widerspruch zu SENN steht. Nach SENN (1908, S. 8) bewirkt nämlich gerade rotes Licht „Kontraktion“ der Chloroplasten, die blauvioletten Strahlen dagegen wirken wie Tageslicht, d. h. veranlassen Abflachung. Allerdings hat er nur wenige Objekte untersucht (*Mesocarpus*, *Horridium flaccidum* und *Funaria*). Bei Tageslicht zeigt *Marchantia* übrigens ganz normal eine mittlere Abflachung, schwächer als im Rot, stärker als im Blau oder gar Grün, wie die soeben mitgeteilten Durchmesser vom 10. und 11. Februar lehren.

Was die *Stellung der Chlorophyllkörner* anlangt, so zeigte sich bei Untersuchung alter Thallusstücke wie neugebildeter Regenerate stets: in *grünem* Licht liegen die Chloroplasten in der Mehrzahl den Außenwänden an; in *blauem* Licht verteilen sie sich auf die dem Lichte zu-

und abgewandten Seiten, bevorzugen aber die ersteren; in *rotem* Licht schließlich sind die Chloroplasten nahezu gleichmäßig auf alle Zellwände verteilt. Stellt man daher bei mikroskopischer Betrachtung mit starker Vergrößerung auf die Außenwände der Zellen ein, so erblickt man in den drei Farben ganz verschiedene Bilder: im Grün einen dicht gedrängten Belag mehrseitig gegeneinander abgeplatteter Chromatophoren, im Blau eine geringere Zahl und im Rot nochmals weniger, die sich sehr zerstreut auf die ganze Fläche verteilen. Dazu kommen noch die schon beschriebenen wesentlichen Formunterschiede, so daß sich sehr kennzeichnende Bilder ergeben (Abb. 22). Auch in den abgebildeten Schnitten (Abb. 21) sind die verschiedenen Lageverhältnisse deutlich zu erkennen. Nach der üblichen Terminologie herrscht also im grünen Licht Antistrophe (Vorderlage), im blauen Diastrophe (Vorrücklage), im roten Peristrophe (Allseitlage).

Das Ergebnis stimmt im wesentlichen mit einigen Beobachtungen SCHMIDTS (1870, S. 33 f.) an *Marchantia* überein, die er jedoch unzureichend beschreibt.

Die Stellung im Blau und Grün ist typische Lichtlage, die auch bei gutem Licht, aber nicht zu greller Besonnung eingenommen wird. Die Lageverhältnisse bei verschiedenem Lichtgenuß sind schon mehrfach untersucht worden, und als erster hat STAHL beobachtet, daß bei gutem Licht die Chloroplasten an den Wänden liegen, die parallel der Laubfläche verlaufen (STAHL 1880, Sp. 873 und 1883, S. 173 f.; SENN 1908, S. 115). Dagegen entspricht die Stellung im Rot der Schattenlage.

Literatur. Über Anzuchten in farbigem Licht liegen nur ganz wenige Ergebnisse vor. Nach DACHNOWSKI fördern rotes und blaues Licht das Auftreten von Sexualorganen. Nach WEINERT wirken rotes und blaues Licht wie schwaches weißes Licht, und zwar ist Blau ungünstiger. Doch hat dieser Autor nur wenige, unzureichende Versuche angestellt.

4. Wassergehalt des Substrates.

Die Brutkörper wuchsen auf Agar verschiedener Konzentration in Petrischalen, die offen und benachbart in einer feuchten Kammer standen. Die verschiedenen Gele enthielten gleiche Mengen Nährsalze (meist etwa 0,1 vH). Als wasserreichstes Substrat wurde oft reine Nährlösung (Agar 0 vH) verwendet.

Daß Konzentrationsunterschiede der Agargele starken Einfluß auf die Entwicklung haben, und daß bei zunehmender Konzentration ihre Wirkung zunehmender Trockenheit des Bodens gleichkommt, lehrt der Augenschein. Überraschenderweise ist jedoch der Dampfdruck der Gele bis zu weit höheren Konzentrationen, als sie hier angewandt worden sind, gleich dem reinen Wassers (KATZ). Dementsprechend ist auch der Quellungsdruk in diesem Bereich ganz unbedeutend (REINKE, POSNJAK). Deshalb braucht aber keineswegs die Wasserversorgung der Pflanze überall maximal zu sein. Zweifellos spielt auch *die Beweglichkeit des Wassers im Substrat* eine bedeutsame Rolle, „da in einem Boden,

der reichlich Wasser zu enthalten scheint, doch eine Pflanze Wassermangel haben kann, indem die ihrer Wurzel benachbarten Bodenmassen entwässert sein können, ohne daß hinreichend schnell für Wassernachschub gesorgt werden könnte“ (BENECKE 1924, S. 50; daselbst weitere Lit.). Leider ist Agar hieraufhin noch nicht untersucht worden (Über die Diffusionsgeschwindigkeit in Agar-gelen, die durch zunehmende Konzentration derselben merklich herabgesetzt wird, vgl. BECHHOLD und ZIEGLER 1906). Um einen gewissen Anhalt für die bei Agar bestehenden Unterschiede zu gewinnen, wurde folgender grobe Versuch ausgeführt: In erkaltete, feste Gele verschiedener Konzentration wurden Spalten eingeschnitten und Löschblattstreifen von etwa 3 cm Breite eingesteckt. Agar und Löschblatt berührten sich vollkommen; störende Luftspalten zwischen beiden traten nicht auf; die Gele selbst waren zu starr, um etwa mit aufgesaugt zu werden und das Löschblatt zu verstopfen. Die Höhe, bis zu der aus dem Agar Wasser aufgesaugt wurde, nahm mit zunehmender Konzentration des Gels stark ab, und diese Werte dürften der Beweglichkeit des Wassers im Substrat etwa proportional sein. Die Unterschiede der Steighöhe traten vom ersten Augenblick an auf und blieben auch noch erhalten, als nach einigen Stunden die Verdunstung auf dem Steigwege dem weiteren Anstieg ein Ende setzte. (Die Versuchsgefäße standen benachbart in einem trockenen, zugfreien Raum.)

Steighöhe des Wassers in Löschpapier, das in Agargelen verschiedener Konzentration steckt, in cm.

Zeit	Konzentration des Agar			
	3 vH	2 vH	1 vH	0 vH
5 Min.	0,8	1,1	1,4	3,4
15 „	1,5	1,8	2,6	6,6
30 „	1,7	2,1	3,1	—
45 „	1,9	2,4	3,5	9,7
60 „	2,1	2,7	3,9	11,9
Maxim.	—	3,6	5,1	—

Man sieht aus diesem Versuch, dessen genaue Ergebnisse obenstehende Tabelle bringt, daß in der Tat durch zunehmende Konzentration des Agar die Wasseraufnahme sehr erschwert wird. Und zwar scheint, wie die Tabelle lehrt, bei sehr feuchtem Gel eine Konzentrationszunahme die Wasseraufnahme mehr zu erschweren als eine gleichgroße Konzentrationszunahme bei trockenem Gel. Bei den Tabellen und der graphischen Darstellung (Abb. 23) ist jedoch die Konzentration des Agar als Maßstab der Wasserversorgung aufgetragen, da die oben erhaltenen Zahlen nicht exakt genug sind. Eigentlich müßten also die Kurven in ihrem linken Teil, der die niederen Konzentrationen betrifft, mehr in die Breite ausgezogen sein. Ihre charakteristische Form bliebe dabei natürlich erhalten.

Es sind bereits bei den Lichtversuchen einige Vergleiche verschieden konzentrierten Agars aufgeführt, deren Ausdeutung kurz nachgeholt sei.

Versuch 1 = Kap. 2, Versuch 1 (S. 334 ff.). Wie die Tabelle C auf S. 333 lehrt, ist der Wassergehalt des Substrates von deutlichem Einfluß auf die Gestaltung. In allen Fällen ist die Länge auf 2 proz. Agar geringer als auf 1 proz.; die Breitenentwicklung ($B : L$) erweist sich dagegen durch die größere Trockenheit des Substrates gefördert. Ebenso treten die Atemhöhlen im 2 proz. Agar etwas früher auf. Die Schlußtablette (S. 336) bestätigt die Längendifferenz sehr deutlich.

Versuch 2 = Kap. 2, Versuch 2 (S. 336f.) zeigt dasselbe.

Wesentlichere Aufschlüsse sind jedoch erst beim Arbeiten mit mehr Abstufungen der Bodenfeuchtigkeit zu erwarten, wie sie die folgenden Versuche bringen.

Versuch 3. 16.—26. Juni 1925. Standort: Sonniger Raum. Vgl. Abb. 23.

Konzentr. des Agar vH	L	V	V : L vH	B	B : L vH	Allen Zahl
0,2	263 ± 26	17	7	146 ± 14	56	13
0,5	348 ± 8	28	8	173 ± 18	(49) ¹⁾	27
1,0	263 ± 30	39	15	196 ± 29	75	23
2,4	218 ± 15	34	16	190 ± 32	90	23

Das Längenwachstum erreicht also bei einem mittleren Wassergehalt des Substrates den größten Wert und fällt nach der größeren und geringeren Feuchtigkeit hin ab. Betrachtet man die Breite, absolut genommen, so sieht man sie weit über das L-Optimum hinaus immer ansteigen und erst bei sehr starkem Zurückbleiben der Länge (2,4 vH) nimmt sie ganz unbedeutend ab. Lehrreich ist ein Vergleich der Pflanzen aus 0,2 und 1,0 vH. Beide haben zufällig dieselbe Länge, aber die Breite ist auf feuchtem Substrat 146, auf trockenem 196! Dementsprechend steigt auch B : L von 56 vH

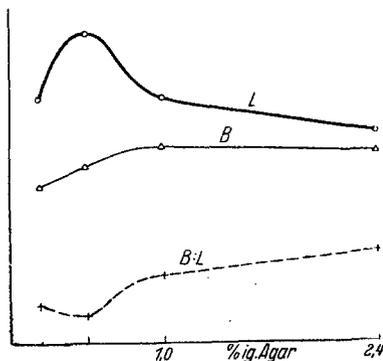


Abb. 23. Typisches Verhalten von Länge (L), Breite (B) und Flügelentwicklung (B:L) bei zunehmender Trockenheit des Substrates. L und B im selben Maßstab gezeichnet.

auf 90 vH an. Nach den Ausführungen in der Einleitung (S. 327f.) ist also eine morphogenetische Wirkung der zunehmenden Trockenheit des Substrates, und zwar im Sinne einer Breitenförderung, nachgewiesen. Der Vorstoß der Thalluslappen über den Vegetationspunkt ändert sich gleichsinnig.

Einige Pflänzchen wurden bis zum 8. Juli weitergezogen und wiesen dann noch dieselben auffälligen Unterschiede auf. Inzwischen waren auch Verzweigungen eingetreten, und zwar auf 0,2proz. Agar bei $\frac{1}{3}$ der Pflanzen, auf 1,0- und 2,4proz. bei allen. Es läuft also die Häufigkeit der Verzweigungen parallel der Flügelentwicklung.

Versuch 4. 12.—20. Mai 1926. Standort: Nordraum. Es erschien wünschenswert, auch eine Gewichtsbestimmung der Pflänzchen auszuführen. Nach den vorigen Befunden über Längen- und Breitenentwicklung war zu erwarten, daß bei einer mittleren Konzentration

¹⁾ Vgl. S. 367.

des Agar die Pflanzenmasse am größten wäre. Das zeigte sich denn auch mit voller Sicherheit, wie nebenstehende Tabelle lehrt. Über die Ausführung der Wägung und ihre Fehler wurde bereits in der Einleitung

Konzentr. des Agar vH	Frischgewicht	Trockengewicht	Anteil der Trockensubstanz am Frischgew. vH
0	0,508	0,030	5,9
0,2	0,708	0,040	5,7
1,2	0,863	0,060	7,0
2,4	0,671	0,054	8,0

Gewicht in Milligramm pro Pflänzchen.

das Nötige gesagt (S. 326). Der Anstieg der Prozentzahlen des Trockengewichtes (die nach der Einleitung als ungenau gelten müssen) von 5,9 auf 8,0 vH dürfte zufällig sein, da er sich nirgends wiederholte.

Versuch 5. 20.—30. Mai 1926. Standort: Nordraum. Messung und Wägung ergaben:

Konzentr. des Agar vH	<i>L</i>	<i>r</i>	<i>V : L</i> vH	<i>B</i>	<i>B : L</i> vH	Frischgewicht mg	Trockengewicht mg	Trockensubst. vH
0	278 ± 24	52	19	217	78	1,59	0,067	4,2
0,2	296 ± 16	45	(15) ¹⁾	(202) ¹⁾	(68) ¹⁾	2,75	0,107	3,9
0,6	299 ± 31	49	(16) ¹⁾	238	80	3,51	0,127	3,6
1,2	273	54	20	233	85	2,53	0,130	5,1
1,8	260	49	(19)	229	88			
2,4	238	50	21	218	92			
3,0	213	47	22	201	94			

Der Längenanstieg zwischen 0 und 0,6 vH ist hier weniger deutlich als beim vorletzten Versuch. Die zunehmende Tendenz zur Breitenentwicklung ist wiederum einwandfrei nachzuweisen, wenn man etwa die Pflanzen aus reiner Nährlösung ($L = 278$, $B = 217$) und die aus 1,2 vH ($L = 273$, aber $B = 233$) oder die aus 0 vH ($B = 217$, $L = 278$) mit denen aus 2,4 vH ($B = 218$, aber $L = 238$) vergleicht.

Ganz auffallende Unterschiede zeigen auch wieder die Gewichtsbestimmungen; *bei einem mittleren Wassergehalt des Substrates wird ungefähr das Doppelte an Substanz erzielt als auf feuchtestem Substrat.*

Weitere Versuche mit verschiedenem Wassergehalt des Substrates finden sich im folgenden Kapitel, wo die kombinierte Wirkung von Boden- und Luftfeuchtigkeit dargestellt wird.

¹⁾ Vgl. S. 368.

5. Wassergehalt der Atmosphäre.

Um auf einwandfreie Weise verschiedene Grade von relativer Luftfeuchtigkeit zu erzielen, haben schon mehrere Experimentatoren Salzlösungen von verschiedenem Dampfdruck verwendet, die in offenen Gefäßen in dem abgeschlossenen Versuchsraum standen. Eingehende Angaben hierüber gibt RENNER (1915). Bei den vorliegenden Versuchen wurden die Kulturen in Kristallisierschalen mit gut gedichtetem Deckel angesetzt, deren Boden mit NaCl-Lösungen verschiedener Konzentration erfüllt war. Da die Pflanzen auf Wasserdampf abgebenden Medien — Agar, selten Nährlösung — wuchsen, hat man freilich mit einem Anwachsen der Dampfsättigung nach ihnen hin zu rechnen. Auch sind Temperaturschwankungen nicht völlig zu vermeiden, die vorübergehend die relative Luftfeuchtigkeit stark verändern, in feuchtester Atmosphäre (über destilliertem Wasser) es sogar zu Taubildung an den Gefäßwänden kommen lassen. Doch wird man immerhin annehmen können, daß das Dampfdruckgefälle vom Objekt zur Salzlösung dem Dampfdruckunterschied der verschieden konzentrierten Lösungen (bzw. der Dampfdruckerniedrigung) im Durchschnitt annähernd proportional war. Ich arbeitete mit verschiedenen Konzentrationen einer gesättigten NaCl-Stammlösung, deren in Betracht kommende Werte hier (nach LANDOLD-BÖRNSTEIN, Physik.-chem. Tabellen, 5. Aufl., 1923, S. 1382) zitiert seien:

Konzentr. Stammlsg. verd. auf	0	$\frac{1}{5}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{1}$
g NaCl zu 100 g H ₂ O . .	0,0	7,1	11,9	17,9	23,8	26,9	35,8
Dampfdruckerniedrigung bei 0° C (mm Hg) . .	0,00	0,17	0,31	0,49	0,68	0,78	(1,12)
Dampfdruck (mm Hg) . .	4,579	4,41	4,27	4,09	3,90	3,80	(3,46)
Konzentration	—	42	38	37	36	34	32
Dampfdruckerniedrigung	—	42	38	37	36	34	32
Saugkraft in Atmosph. .	—	54	96	153	220	257	368

Die Werte sind zum Teil inter- (und extra-)poliert. Die Gefrierpunktserniedrigungen, die Dampfdruckdifferenzen und die Saugkräfte (letztere sind ja nach VAN 'T HOFF der Dampfdruckerniedrigungen proportional) zeigen bei Zunahme der Konzentration untereinander *proportionale* Veränderungen; sie können also alle drei als Maßstab der Wirksamkeit der Lösung gewählt werden. Dagegen verändern sie sich nicht (linear) proportional der Konzentration, wie sich bei Errechnung des Verhältnisses z. B. $\frac{\text{Konzentration}}{\text{Dampfdruckerniedrigung}}$ zeigt.

Um ein zu starkes Austrocknen des Agar in trockener Atmosphäre zu vermeiden, wurden stets hohe Kulturgefäße mit kleiner freier Oberfläche verwandt, öfters sogar weithalsige Flaschen, die bis zum Rande gefüllt wurden.

Versuch 1. 22. April bis 6. Mai 1925. Auf 0,3proz. Agar. Standort: sonniger Raum. Nachfolgende Tabelle lehrt: In dem Maße wie die Luft-

	<i>L</i>	<i>V</i>	<i>V</i> : <i>L</i> vH	<i>B</i>	<i>B</i> : <i>L</i> vH	<i>AH</i> en bei
Dest. W.	80 ± 9	17	21	84	105	0/16
1/5 ges. NaCl	90 ± 17	22	24	100	111	2/16
1/3 „ „	98 ± 11	27	(28)	112	114	8/18
1/2 „ „	107 ± 8	30	26	129	121	10/16

trockenheit steigt, nehmen Thalluslänge und Breitenentwicklung deutlich zu. Die Atemhöhlen treten bei den am lebhaftesten gewachsenen Kulturen zuerst auf. Abb. 24 gibt die Werte für *L* und *B* graphisch wieder. Man sieht hier auch nochmals deutlich, daß *B* stärker ansteigt als *L*, ein Beweis (siehe S. 327f.), daß eine morphogenetische Wirkung der Lufttrockenheit (im Sinne einer Breitenförderung) vorliegt.

Versuch 2. 16. Juni bis 1. Juli 1925. Auf 0,6proz. Agar. Standort: sonniger Raum. Vgl. Tabelle. Die Breite nimmt hier wie beim vorigen Versuch sehr stark zu, die Länge dagegen sinkt von Anfang an. Dieses Ergebnis weicht von dem vorigen durchaus ab. Eine einheitliche Erklärung wäre jedoch zu geben, wenn der verschiedene Wassergehalt der Atmosphäre im gleichen Sinne wie der der Unterlage wirkt: In Versuch 1 ist das Substrat ziemlich feucht; die Länge läßt sich daher durch

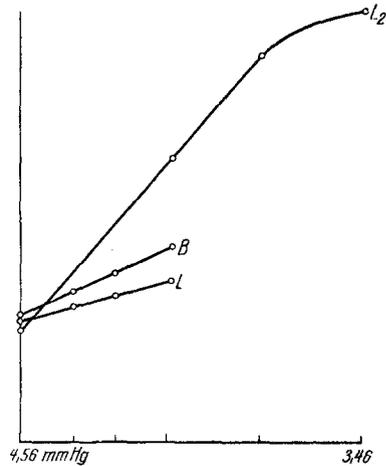


Abb. 24. Länge (*L*) und Breite (*B*) bei zunehmender Trockenheit der Atmosphäre (auf feuchtem Substrat). *L* und *B* zu Vers. 1, *L*₂ zu Vers. 3. *L* und *B* einerseits, *L*₂ andererseits in verschiedenem Maßstabe.

die Länge läßt sich daher durch Trockenheit in der Luft noch steigern. In Versuch 2 ist die Unterlage selbst schon sehr trocken (0,6 gegen 0,3 vH); kommt noch Trockenheit

	<i>L</i>	<i>V</i>	<i>V</i> : <i>L</i> vH	<i>B</i>	<i>B</i> : <i>L</i> vH	<i>AH</i> en Zahl
Dest. W.	253	22	9	134	54	16
1/2 ges.	252	22	9	196	78	17
1/1 „	201	28	14	185	92	9

der Luft hinzu, so wird die Länge eingeschränkt. Für die Breite dagegen ist die größte Gesamttrockenheit immer am günstigsten. — Alle noch aufzuführenden Ergebnisse werden diese Vermutung bestätigen.

Versuch 3. 29. Mai bis 9. Juni 1925. Standort: Nordraum. Ausnahmsweise wurden hier die Brutkörper in Schalen mit 0,17proz. Nährlösung auf Fließpapier (das durch ein Gitterwerk von Paraffinleisten

	L	V	$\frac{V:L}{vH}$	B	$\frac{B:L}{vH}$	Abb.
Dest. W.	274	6	2	101	37	Abb. 25 a
$\frac{1}{2}$ ges.	387	11	3	140	36	
$\frac{3}{4}$ „	454	11	(2) ¹⁾	140	(31) ¹⁾	
$\frac{1}{1}$ „	483	28	6	229	48	„ 25 b

schwimmend erhalten wurde) kultiviert. Der Boden hatte also maximale Feuchtigkeit. Dementsprechend zeigte sich auch mit steigender Lufttrockenheit das Längenwachstum mächtig gefördert. Ebenso erweist sich über

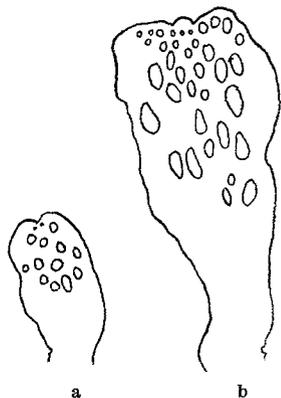


Abb. 25. 11 Tage alte Thalli aus 0,17proz. Nährlösung und gewachsen über a dest. Wasser, b ges. NaCl-Lösung. Vergr. 8×.

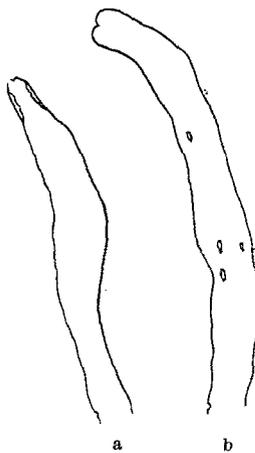


Abb. 26. 22 Tage alte Thalli aus 0,09proz. Nährlösung u. ungünstigem Licht, gewachsen a über dest. Wasser, b ges. NaCl-Lösung. Vergr. 8×.

ges. NaCl-Lösung auch die relative Breite als erhöht, ein sicherer Beweis für eine morphogenetische Einwirkung. Atemhöhlen waren in allen Kulturen bereits entwickelt. Abb. 24 (L_2) stellt das Ergebnis graphisch dar.

Die verschiedenen Kulturen dieses Versuchs zeigten bemerkenswerte Unterschiede in der Porusweite der Atemhöhlen. Die Besichtigung der Pflanzen lehrte auf den ersten Blick, daß in feuchter Atmosphäre die Atemöffnungen sehr weit waren, in trockener sehr eng. Genaue Bestimmungen, bei denen eine größere Zahl AHen mit ihrem Porus abgezeichnet und die Bilder ausgeschnitten und gewogen wurden, ergaben als Verhältnis des Porus zur Gesamtfläche über dest. W. 10 vH, über $\frac{3}{4}$ ges. NaCl 7 vH, über ges. NaCl 0,2 vH. Hierin schien eine transpirationsregulierende direkte Anpassung vorzuliegen. Doch hat sich die Beobachtung nie wiederholt; die Poren sind sonst immer sehr eng. Das war

¹⁾ Vgl. S. 367f.

auch bei einer Kultur der Fall, die zur speziellen Nachprüfung dieser Frage unter besonderen Vorsichtsmaßregeln so aufgestellt war, daß die täglichen Temperaturschwankungen nur 1° betruhen und ganz langsam verliefen. Hier herrschte sicher eine maximale Luftfeuchtigkeit, und trotzdem waren die Poren ganz eng. Dagegen zeigten ein anderes Mal Thalli, die in 30 cm Entfernung von einer künstlichen Lichtquelle und Erwärmung auf 30° gewachsen waren (Versuch 3, S. 337) recht weite Atemöffnungen (3,2 vH der Atemhöhle). Es sind danach offenbar andere Faktoren als die Luftfeuchtigkeit mit im Spiel; sicher aber auch nicht das Licht, denn bei den Versuchen mit abgestuftem Lichtgenuß waren niemals Unterschiede in der Porusweite zu bemerken.

Versuch 4. Wiederholung des vorigen. 3.—25. Juli 1925. Die Pflanzen standen unter ungünstigeren Lichtverhältnissen (weiter vom Fenster entfernt)

	NL 0,08 vH				NL 0,017 vH		
	L	AHen		Abb.	L	AHen	
		bei	Zahl			bei	Zahl
Dest. W.	275 ± 49	10 vH	2	Abb. 26 a	313 ± 39	70 vH	3
1/2 ges.	297 ± 48	40 „	5		392 ± 53	(30 „)	3
1/1 „	343 ± 47	70 „	10	„ 26 b			

und sind dementsprechend langsam gewachsen, sehr schmal, und ihre Maße schwanken stark. Die Brutkörper schwammen hier unmittelbar auf der Nährlösung. Breite und Thallusvorstoß waren in der trockneren Atmosphäre zwar merklich gesteigert — wie auch die Abbildungen lehren —, aber doch so unbedeutend, daß von einer Messung abgesehen wurde. Die Befunde bestätigen durchaus den vorigen Versuch.

Versuch 5. 16.—25. Februar 1926. Standort: Thermostat (26° C). Beleuchtung: 2 × 100 Kerzen dauernd.

	Agar 1 2 vH					Agar 2,4 vH				
	L	V	V:L vH	B	B:L vH	L	V	V:L vH	B	B:L vH
Dest. W.	152 ± 20	25	16	135	82	138 ± 15	25	18	142	103
1/2 ges.	136 ± 12	23	17	146	107	114 ± 14	18	(16)	143	126

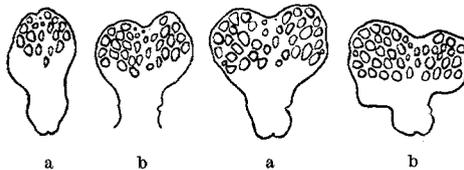


Abb. 27.

Abb. 28.

Abb. 27 und 28. Pflanzen aus trockenem Substrat und verschiedenem Dampfdruck, 9 Tage alt. — Abb. 27 von 1,2proz. Agar, über a dest. Wasser, b 1/2ges. NaCl-Lösung. — Abb. 28 von 2,4proz. Agar, a und b wie vor. Vergr. 8×.

Da das Substrat hier ziemlich trocken ist, bewirkt Erniedrigung des Dampfdruckes Verminderung des Längenwachstums, während die Breitenentwicklung stark zunimmt (Abb. 27, 28). Besonders schön

lehrt der Vergleich der Kulturen aus NaCl $\frac{1}{2}$ + Agar 1,2 vH ($L = 136$, $B = 146$) und aus dest. Wasser + Agar 2,4 vH ($L = 138$, $B = 142$), wie Bodenfeuchtigkeit und Luftfeuchtigkeit gleichsinnig wirken: Es

kommen hier durch feuchtes Substrat + trockene Atmosphäre einerseits, feuchte Atmosphäre + trockenes Substrat andererseits ganz ähnliche Gebilde zustande.

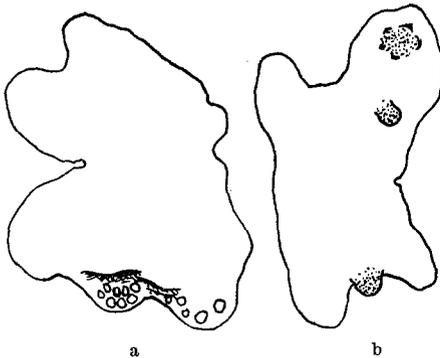


Abb. 29. Zwei Pflanzen aus extremer Trockenheit; von der Unterseite dargestellt. Adventivspresse gepunktelt. Vergr. 35 \times .

Kulturen aus 2,4proz. Agar und über ges. NaCl-Lösung, also bei ganz extremer Trockenheit, waren in der Länge völlig zurückgeblieben. Einige Thalli ließen noch eine starke Tendenz zur Breitenentwicklung erkennen und trugen auch einige Atemhöhlen (Abb. 29a),

bei anderen war das Wachstum gestört, indem sie sich in der Bildung zahlreicher Adventivspresse aufbrauchten, die durchweg aus der Unterseite hervorbrachen, besonders häufig unmittelbar unter dem Vegetationspunkt (Abb. 29b).

Versuch 6. Wiederholung des vorigen mit anderen Konzentrationen.

	Agar 0,3 vH					Agar 1,2 vH				
	L	V	$V:L$ vH	B	$B:L$ vH	L	V	$V:L$ vH	B	$B:L$ vH
NaCl 0	146 \pm 21	20	14	87	60	130 \pm 26	23	18	121	93
„ $\frac{1}{3}$	166 \pm 18	23	14	94	(56) ¹⁾	119 \pm 11	24	20	102	(86) ¹⁾
„ $\frac{2}{3}$	73	13	18	77	105	67	20	30	84	125

Hier ist in dem einen Falle das Substrat ziemlich feucht (0,3 vH); daher zunächst ein Ansteigen der Länge mit zunehmender Lufttrockenheit und erst, wo diese sehr hoch wird, ein Abfall. Beim trockenen Substrat dagegen fällt die Länge von Anfang an deutlich ab. Die Breitenentwicklung dagegen erweist sich in allen Fällen durch die zunehmende Trockenheit gefördert.

Versuch 7. Kann auch aus den bereits mitgeteilten Größenmessungen auf eine erhebliche Vermehrung der Pflanzenmasse bei sehr feuchtem Substrat durch zunehmende Lufttrockenheit sicher geschlossen werden (Versuch 1, 3, 4), so mag doch auch noch eine Gewichtsbestimmung als Beweis hierfür vorgelegt werden:

¹⁾ Vgl. S. 367.

11. September bis 5. November 1925. Standort: Nordraun. Auf Agar 0,3 vH. Die Thalli waren infolge der durch Raum und Jahreszeit bedingten ungünstigen Beleuchtung langsam gewachsen, hatten aber bei der langen Versuchsdauer eine ansehnliche Größe erreicht. Nachstehende Tabelle zeigt deutlich den Substanzgewinn pro Pflanze in trockener Luft.

	1/4 ges.	1/2 ges.	3/4 ges. NaCl
Frischgewicht	9,6	13,9	14,3 mg
Trockengewicht	0,38	0,56	0,53 „
Trockensubstanz.	3,95	4,0	3,7 vH d. Frischgewichtes

Literatur. Verwertbare Literaturangaben liegen nur sehr wenige vor, weil die Autoren gewöhnlich keine genauen Mitteilungen über alle Versuchsbedingungen machen und zudem fast durchweg Feuchtigkeit mit schlechter Beleuchtung, Trockenheit mit guter Beleuchtung kombiniert haben.

Daher sei nur eine knappe Zusammenstellung gegeben. KAMERLING (1897, S. 53ff.) gibt als Kennzeichen von Pflanzen aus feuchter Atmosphäre an: starkes Längenwachstum (offenbar war das Substrat relativ trocken!), *Schmalheit*, wenig Verzweigungen, keine Brutbecher. Nach BUCH (1921) sind Pflanzen aus trockener Atmosphäre kurz, *breit*, reichlich verzweigt. WANN (1925) beschreibt Pflanzen aus feuchter Atmosphäre als lebhaft gewachsen (s. o.); solche aus trockener Luft erscheinen gegen sie zurückgeblieben. BEAUVERI (1898) bemerkt, daß bei Kulturen unter Feuchtigkeit und mäßigem Licht die Pflänzchen nur ein Viertel der normalen Breite hatten; er hat bei ihnen oft Adventivprosse beobachtet. In Kulturen, die in Wasser eintauchen, kommt es zu ganz ähnlichen Erscheinungen wie im gedämpften Licht und in Feuchtigkeit. Die Literatur hierüber ist sehr zahlreich (KAMERLING, a. a. O.; BENECKE 1903, S. 34; GOEBEL 1915).

Ausbildung der Atemhöhlen.

Aus allen Protokollen über Versuche mit verschiedenem Wassergehalt des Substrates oder der Luft (wie auch verschieden konzentrierter Nährlösung, siehe Kap. 6) geht hervor, daß auf die Ausgestaltung der Atemhöhlen der Wassergehalt der Umgebung ohne Einfluß ist. Zahl der Assimilationszellen und Struktur des Porus wiesen niemals bei den Vergleichskulturen von der größten Trockenheit bis zur größten Feuchtigkeit Unterschiede auf (über die Porusweite vgl. S. 358f.). In der Literatur herrscht hierüber Unsicherheit, weil eben nie Lichtgenuß und Feuchtigkeit rein getrennt wurden. Z. B. zog BEAUVERI, der die genauesten Angaben macht, seine Pflanzen bei großer Feuchtigkeit und geringer Lichtintensität. Die Reduktion der Atemhöhlen ist dabei nur dem letztgenannten Faktor zuzuschreiben und nicht beiden, wie er (so auch KÜSTER 1925, S. 283) meint. Nur bei Unterwasserkulturen (Literatur siehe oben) zeigt sich auch bei reichem Licht völlige Rückbildung der Atemhöhlen. Über den Einfluß des Lichtes vgl. S. 340 f. und 347 ff.

6. Osmotischer Wert der Nährlösung.

a) *Typische Fälle.*

Schon früher haben Untersucher Brutkörper auf Nährlösung schwimmend sich entwickeln lassen, ohne aber weitere Beobachtungen hieran zu knüpfen. Die Brutkörper sind fast unbenetzbar und lassen sich daher ohne Schwierigkeit mit Pinsel oder Lanzett-nadel auf die Flüssigkeitsoberfläche übertragen. Erst wenn die Pflänzchen einige Millimeter lang geworden sind, werden sie leichter vom Wasser überflutet; solche wurden dann von der Messung ausgeschlossen. Die Nährlösung befand sich in Zylindergläsern von etwa 40 ccm Inhalt. Diese waren bis zum Rande gefüllt und standen offen und unmittelbar benachbart gemeinsam unter einer feuchten Glocke, um möglichste Gleichheit der Außenbedingungen zu erreichen.

1. *Versuch.* Anges. 20. April 1925. Standort: sonniger Raum. Verwendete Konzentrationen 0,06, 0,22 und 0,55 vH.

Schon in den ersten Tagen zeigten sich die Pflänzchen in Länge und in Breitenentwicklung außerordentlich verschieden. Am 30. April hatten die von 0,06 vH bei einer Länge von 70 einen Lappenvorstoß (V) von 6 und die Breite 60; die aus 0,55 vH dagegen waren etwas kürzer geblieben ($L = 65$), aber stark in die Fläche gewachsen ($V = 28$, $B = 100$). Am 17. Mai maß ich folgende Längen:

Konzentration	0,06	0,22	0,55 vH
L	471 ± 102	560 ± 38	442 ± 35

Die Längenstreckung ist also bei einer mittleren Konzentration am beträchtlichsten. Der Abfall nach 0,55 vH war in Wirklichkeit noch größer als es die Tabelle ausdrückt, denn hier wurde eine erhebliche Anzahl Pflänzchen von der Messung ausgeschlossen, bei denen die Länge ganz gering war und der Thallus sich sozusagen in der Bildung verschiedener Abnormitäten aufbrauchte, nämlich: lappen- oder wulstartigen Vorbuchtungen der Oberfläche, stark geschweiftem Rand und schließlich Adventivsprossen auf der Oberfläche (Abb. 34 a, b). Offenbar haben hier die extremen Bedingungen so stark zur Längenrückbildung und Breitenausdehnung gedrängt, daß eine normale Organisation nicht mehr gewährleistet war.

2. *Versuch.* 24. Juni bis 4. Juli 1925. Standort: sonniger Raum. Ganz allgemein überrascht wohl *die äußerst empfindliche Reaktion der Pflanze* auf Schwankungen der Konzentration; bereits Änderungen von wenigen Gewichtsprozente sind von bedeutender morphogenetischer Wirkung. Ferner aber fällt auf, *daß bei steigender Konzentration die auftretenden Änderungen dieselben sind wie bei zunehmender Trockenheit der Unterlage*: Die Länge nimmt erst zu und fällt dann ab; die Breite nimmt dauernd, absolut wie relativ, sehr deutlich zu. Das legt die Vermutung nahe, die erzielten Änderungen könnten auch hier durch die Erschwerung der Wasseraufnahme, und zwar als Folge des erhöhten osmotischen Wertes der Nährlösung, bedingt sein. Als zweite Möglichkeit wäre auch mit einer günstigeren Ernährung in den konzentrierteren

Lösungen zu rechnen. Freilich ist das bei der Kleinheit der Objekte und der großen Menge der zur Verfügung stehenden Nährlösung von vornherein wenig wahrscheinlich. Ferner spricht auch die schädigende

Konzentr. vH	L	V	V : L vH	B	B : L vH
0,08	240 ± 32	21	9	96 ± 11	40
0,17	273 ± 43	21	8	125 ± 10	46
0,35	253 ± 44	26	10	140 ± 11	56

Wirkung von Lösungen von etwa 0,5 vH Nährsalzgehalt und weniger (siehe vorigen Versuch) für eine große osmotische Empfindlichkeit der Pflanze. Um aber die Frage mit Sicherheit zu entscheiden, wurde später von einer bestimmten *Grundkonzentration* der Nährlösung ausgegangen und die Steigerung der Konzentration einmal zum Vergleich wie bisher durch entsprechende Vermehrung der Nährsalzzugabe erzielt, zum andern durch *Zugabe äquimolekularer Mengen eines nur osmotisch, nicht nährend wirkenden Salzes*, wofür Kochsalz am geeignetsten schien. Ein wohl geringer Fehler der Methode liegt darin, daß die Salze der Nährlösung und das NaCl in verschiedener Weise dissoziiert sein werden. Da einzelne Salze der Nährlösung in drei und mehr Ionen zerfallen können, würde sich ihr osmotischer Wert etwas höher stellen, als der einer äquimolekularen NaCl-Lösung.

Der osmotische Wert der Lösungen, mit denen bei diesen Versuchen gearbeitet wurde, ist ihrer Konzentration nahezu proportional. In der folgenden Tabelle sind als Beispiel für mehrere Konzentrationen von NaCl die Gefrierpunktserniedrigungen (nach LANDOLD-BÖRNSTEIN, Phys.-chem. Tabellen, 5. Aufl. 1923, II, S. 1452) zusammengestellt und daraus die osmotischen Werte errechnet¹⁾.

g NaCl auf 100 g H ₂ O	0,0105	0,0205	0,0374	0,0560	0,1208	0,2406	0,4887 g
Gefrierp.-Erniedr.	0,0064	0,0127	0,0234	0,0347	0,0736	0,1453	0,2897° C
Osmot. Druck	0,077	0,152	0,28	0,42	0,88	1,74	3,48 Atm.

Es haben also osmotische Unterschiede von Bruchteilen einer Atmosphäre²⁾ bereits bedeutende morphogenetische Wirkungen.

3. Versuch. 15.—27. Februar 1926. Standort: sonniger Raum. Grundkonzentration (siehe oben) 0,02 vH. Nährlösung.

¹⁾ Ein osmotischer Druck von 22,4 Atm. (bei undissoziierten Substanzen durch 1 Mol. bewirkt) hat eine Gefrierpunktserniedrigung von 1,85° zur Folge; also entspricht einer Erniedrigung von 0,001° ein osmot. Druck von 0,012 Atm. (vgl. z. B. HÖBER 1926, S. 23).

²⁾ Nach Untersuchungen vom Juni 1926, nachmittags (Tageslichtkulturen) liegt der osmotische Wert der Thalluszellen (geprüft durch Grenzplasmolyse gegenüber KNO₃ und Traubenzucker) etwa bei 6,2 Atm.

Nährlös. vH	Verwend. der NL in den angeg. Konz.					Zugabe äquimolarer Mengen NaCl				
	L	V	V : L vH	B	B : L vH	L	V	V : L vH	B	B : L vH
0,02	132 ± 13	16	12	73	55	132 ± 13	16	12	73	55
0,04	147 ± 12	18	12	78	54	146 ± 17	25	17	103	69
0,09	166 ± 11	20	12	94	57					
0,17	140 ± 16	23	16	103	74	127 ± 16	24	19	106	82
0,34	123 ± 16	24	19	102	85					

Das Ergebnis für Nährlösung allein geben auch Abb. 30 und 31 wieder. Man sieht deutlich die Länge erst ansteigen und dann abfallen; jedoch liegt das Optimum hier bei einer niedrigeren Konzentration als bei den vorigen zwei Versuchen. Die Breitenentwicklung erweist sich durch gesteigerte Konzentration durchweg als gefördert; bemerkenswert ist in diesem Sinne ein Vergleich der

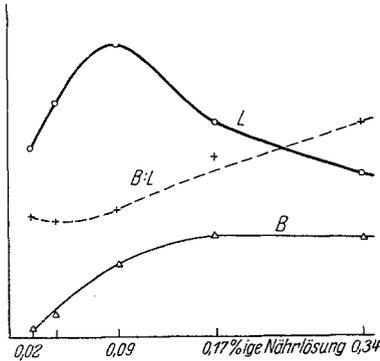


Abb. 30. Typisches Verhalten von Länge (L), Breite (B) und Flügelentwicklung (B:L) bei steigendem osmotischen Wert der Nährlösung. L und B sind im gleichen Maßstabe gezeichnet.

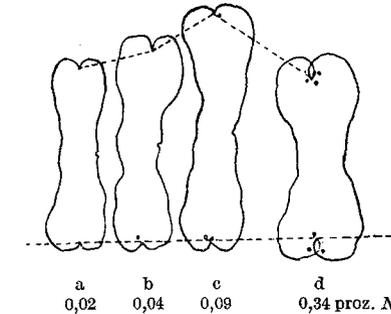


Abb. 31. 12 Tage alte Thalli aus Nährlösung verschiedener Konzentration. Vergr. 8×.

Pflanzen aus 0,02 vH (NL) mit $L = 132$, $V = 16$, $B = 73$ etwa mit denen aus 0,17 (NL) mit $L = 140$, $V = 23$, $B = 103$ oder aus 0,17 (äquimol. NaCl) mit $L = 127$, $V = 24$, $B = 106$. Von Atemhöhlen traten eben die ersten auf, und zwar sichtlich häufiger nach den 0,32-Pflänzchen zu, also denen mit der größeren Fläche (Abb. 31). Es entspricht das der Beobachtung, daß auf konzentrierterem Agar die Atemhöhlen etwas früher ausgebildet werden als auf wasserhaltigerem (S. 354).

Daß sich aber Nährsalz- und NaCl-Kurve in alledem gleich verhalten, beweist, daß tatsächlich nur die Steigerung des osmotischen Wertes für die formativen Wirkungen verschieden konzentrierter Lösungen die Ursache ist.

4. Versuch. 5.—22. Februar 1926. Standort: sonniger Raum. Temp. 11° C (teilweise übereinstimmend mit Kap. 1, Versuch 2, S. 331). Grundk.: 0,02 vH.

Die erst zunehmende, dann abnehmende Länge und die starke Zunahme von Vorstoß und Breite zeigt auch dieser Versuch sehr gut.

Nährlösg. vH	Nährlösung					Äquimolekulare NaCl-Gaben				
	L	V	V:L vH	B	B:L vH	L	V	V:L vH	B	B:L vH
0,02	134 ± 14	22	16	127	95	134 ± 14	22	16	127	95
0,04	160 ± 14	29	18	155	97	169 ± 23	30	18	158	94
0,08	154 ± 28	32	21	156	101	152 ± 24	35	23	165	109

5. Versuch. 27. November bis 9. Dezember 1925. Standort: sonniger Raum. Grundk.: 0,04 vH. Nährlösung. Vergleich von NaCl-Zusatz und KNO₃-Zusatz.

Äquimol. Nährlösung vH	Zusatz von NaCl					Zusatz von KNO ₃				
	L	V	V:L vH	B	B:L vH	L	V	V:L vH	B	B:L vH
0,04	134 ± 18	17	13	75	58	134 ± 18	17	13	75	58
0,08	152	20	13	89	59	149 ± 18	22	15	90	60
0,17	154 ± 9	21	14	89	59	136	20	15	85	63
0,34	118	24	20	93	78					
0,51	65	14	21	65	100					

Beide Salze zeigen übereinstimmende Wirkungen.

In beiden Fällen zeigen sich wieder die auf-, dann absteigende L-Kurve und die Förderung der Breitenentwicklung durch zunehmende Konzentration. Es darf nicht verschwiegen werden, daß ein angesetzter Parallelversuch mit Steigerung der Konzentration durch Nährsalze allein abweichend verlief, indem die Längen von 0,04 bis zu 0,51 vH dauernd fielen, nämlich: 134, 122, 112, 101, 96, während die Breite sich normal verhielt (anwuchs). Auf dieses Ergebnis wird im Abschnitt b) zurückgekommen.

b) *Atypische Fälle.*

Bei den bisher mitgeteilten Beobachtungen über die Wirkung des osmotischen Wertes der Nährlösung zeigte sich überall mit Sicherheit ein Optimum für die Länge bei einem mittleren osmotischen Wert. Allerdings schwankte die Lage dieses Optimums innerhalb verhältnismäßig weiter Grenzen, nämlich zwischen 0,04 vH (Versuch 4) und 0,17 vH (Versuch 2). Andere Versuche ergaben jedoch innerhalb des untersuchten Konzentrationsanstieges überhaupt keinen Gipfelpunkt, sondern von der schwächsten Konzentration an sofort einen Abfall.

1. Versuch. 8. bis 15. Mai. Standort: sonniger Raum.

Konzentr. d. NL	0,01	0,02	0,04	0,09	0,17	0,34 vH
L	230	225	221	215	212	198
B	185	199	190	216	202	248
B:L	80	(88)	86	100	(95)	126 vH
Frischgewicht . .	0,988	—	—	—	1,420 m. NaCl 1,320	1,300 mg
Trockengewicht. .	0,032	—	—	—	0,065 m. NaCl 0,060	0,044 „
Trockengewicht in vH des Frischgew.	3,24	—	—	—	4,58 m. NaCl 4,55	3,38 vH

Wie vorausgeschickt, nimmt hier die Länge von Anfang an ab (Abb. 32, L_1). In der (relativen) Breite überraschen einige Unregelmäßigkeiten; sie vermögen jedoch das Gesamtergebnis: starke Förderung der Breitenentwicklung durch steigende Konzentration, nicht zu trüben, das sich auch sehr deutlich in der zunehmenden absoluten Breite (trotz abnehmender Länge!) ausprägt. Bemerkenswert sind die Gewichtsbestimmungen. Sie zeigen eine deutliche Zunahme der Pflanzenmasse in konzentrierteren Lösungen selbst bei abnehmender Länge. Diese Ertragssteigerung zeigte auch eine zugleich mit angesetzte Vergleichslösung von NaCl äquim. 0,17 vH NL. Dieses Ergebnis der Gewichtsbestimmung ist nach den früheren Versuchen nicht überraschend. Die Zunahme der Breite ist immer so stark, daß sicher der Gesamtzuwachs der Pflanze über das Längen-

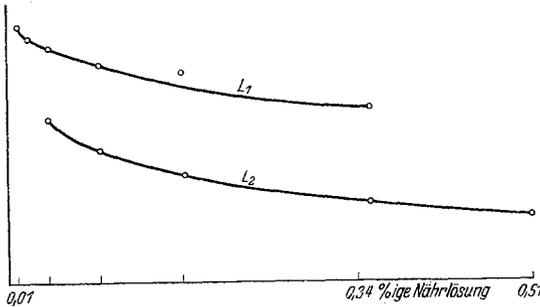


Abb. 32. Abnehmende Länge bei steigendem osmotischen Wert der Nährlösung. L_1 und L_2 in verschiedenem Maßstab gezeichnet.

optimum hinaus zunimmt. Das macht auch Abb. 31 (d gegen a, b, c) augenscheinlich.

Eine ähnliche Kurve, wie sie nach den Zahlen des eben besprochenen Versuches in Abb. 32, L_1 dargestellt ist, ergibt auch die in Versuch 5 vom vorigen Abschnitt (s. vor. Seite) anhangsweise erwähnte Kultur. Dort wurde bei Konzentrationen auf Nährlösung zwischen 0,04 und 0,51 vH ebenfalls von vornherein ein Längenabfall beobachtet (Abb. 32, L_2). In beiden Fällen sehen wir einen anfangs steileren, dann sich abflachenden Abfall nach dem höchsten osmotischen Wert zu. Dasselbe lassen die nach rechts abfallenden Schenkel der Kurven Abb. 23 und 30 erkennen; diese ebenfalls für steigende Konzentration der Nährlösung, jene für zunehmende Trockenheit des Substrates. Vielleicht liegt hier eine allgemeine Regelmäßigkeit vor.

Da auch im normalen Falle die Lage des Längenoptimums stark schwankt, so liegt die Vermutung nahe, daß bei den zuletzt beschriebenen Versuchen

Konzentr. d. NL	Konz. der NL selbst gesteigert					Zusatz von NaCl äquimolekular					
	L	V	V : L vH	B	B : L vH	L	V	V : L vH	B	B : L vH	AH Zahl
0,001	130 ± 11	22	17	120	92	130 ± 11	22	17	120	92	—
0,04	160 ± 14	33	21	146	(91) ¹⁾	143 ± 15	23	16	137	96	1
0,09	155 ± 12	34	22	139	(90) ¹⁾	145 ± 24	23	16	124	(86) ¹⁾	3
0,34	128 ± 12	40	31	166	124	128 ± 11	29	23	124	97	1

¹⁾ Vgl. S. 368.

wohl auch ein Optimum vorhanden war, aber so weit „links“ lag, daß es durch die untersuchten Konzentrationen nicht mehr erfaßt wurde. Hierfür spricht der Ausfall von einem

2. *Versuch*. 15. bis 21. Mai 1926. Standort: sonniger Raum. Grundkonz. (S. 363): 0,001 vH *NL*. (Siehe nebenstehende Tabelle, S. 366.)

In der Tat zeigt sich hier zwischen 0,001 und 0,04 ein einwandfreier Anstieg. *B* und *V* verhalten sich wie zu erwarten. Z. B. sind die Thalli in 0,001 und 0,34 gleichlang, aber jene sind 120 breit, diese 166. Selbst der Vergleichsversuch mit NaCl ist geglückt, obwohl zu befürchten war, daß sich bei so geringer Anwesenheit von nährenden Salzen leicht die schädigende Wirkung des Kochsalzes zeigen würde. Immerhin ist ihr wohl der nicht sehr starke Anstieg von *L* in den mittleren Konzentrationen und der sehr kleine Wert von *B* : *L* in den hohen Konzentrationen bereits zuzuschreiben.

Ist auf Grund dieses Versuches auch eine einheitliche Betrachtung aller früheren möglich, so verlangt doch immerhin die starke Verschiebung des Längenmaximums nach den schwächsten Konzentrationen hin eine Erklärung. Leider kann eine solche auf Grund meiner Erfahrungen nicht gegeben werden; im Auftreten der geschilderten Erscheinungen zeigt sich keine Gesetzmäßigkeit. *Wichtig ist jedoch, daß nach den Wägungen zu Versuch 1 (S. 365) die anfängliche Gewichtszunahme bei steigender Konzentration der Nährlösung auch in diesen Fällen sehr deutlich ist.*

c) Gegenseitige Beeinflussung von Längen- und Breitenwachstum.

Bei allen bisherigen Versuchen konnte als Regel abgeleitet werden, daß zunehmende Trockenheit des Substrates oder Steigerung des osmotischen Wertes der Nährlösung die Breitenentwicklung mächtig fördert. Doch mußte dabei einige Male auf eine kleine Unstimmigkeit hingewiesen werden, die jetzt, nachdem das Material hierfür vollständig vorliegt, zur Besprechung kommen soll. Es war mehrfach festzustellen, daß gerade dort, wo das Optimum der Länge liegt, die Breitenentwicklung (und entsprechend auch meist der Wert *V* : *L*) eine Unregelmäßigkeit zeigt. Es sind dabei zwei Fälle möglich:

1. *Fall*. Die Länge steigt an und erreicht das Maximum; die absolute Breite (*B*) steigt auch an, aber mäßiger; daher fällt der Wert *B* : *L* ein wenig ab (vgl. Kurven Abb. 23, 30).

Z. B. Kap. 4, Vers. 3 (S. 354). Die Länge steigt: 263 → 348, die Breite steigt ebenfalls beträchtlich: 146 → 173, trotzdem fällt die relative Breite von 56 vH auf 49 vH und erst dann steigt sie wieder → 75 → 90, während *L* absinkt. Entsprechendes liegt vor bei Kap. 5, Vers. 6 (S. 360) und Kap. 6a, Versuch 3 und 4 (S. 364 und 365). Hier ist die Erklärung naheliegend: Indem die *L* so mächtig zunimmt, macht sich das Gesetz der normalen Entwicklung geltend, daß längere Thalli geringere relative Breite haben (S. 327). In dem auf S. 327 wiedergegebenen Entwicklungsgang eines Pflänzchens ist der *L*-Anstieg von 145 auf 227 mit einem Abfall der relativen Breite von 112 vH auf 85 vH verbunden. Wenn also im obigen Beispiel *L* von 263 auf 348 steigt und die relative Breite trotzdem nur von 56 auf 49 vH fällt, so wird man im Gegenteil die Mitwirkung breitenfördernder Faktoren annehmen müssen, die eben durch die größere Trockenheit des Substrates bei *L* = 348 gegeben sind.

2. Fall. In drei Versuchen ist allerdings nicht bloß ein Abfall der relativen Breite festzustellen, sondern es nimmt auch die absolute Breite vorübergehend ab.

In Kap. 4, Vers. 5 (S. 355) steigt L 278 \rightarrow 296 \rightarrow 299, B dagegen verläuft 217 \rightarrow 202 \rightarrow 238; in Kap. 6 b, Vers. 2 (S. 366) verläuft für reine NL der Wert L : 130 \rightarrow 160 \rightarrow 155, B dagegen 120 \leftarrow 146 \rightarrow 139 und für NaCl-Beigabe der Wert L : 143 \rightarrow 145, aber B 137 \rightarrow 124. Im letzteren Falle ist jedoch eine Schädigung durch das Kochsalz möglich (vgl. Beschreibung des Versuchs). Also sind doch wohl L und B nicht vollständig unabhängig voneinander, sondern starke Längsstreckungstendenz kann sich in geringem Maße auf Kosten der Breitenentwicklung durchsetzen.

Somit kann als gesichert gelten, daß zunehmende Trockenheit des Substrates (= zunehmende Konzentration der Nährlösung) als stets breitenfördernd bezeichnet werden kann und die besprochene Abweichung nur mittelbar von ihr abhängt, jedoch unmittelbar durch extreme Längsstreckung veranlaßt wird. Sonst wäre übrigens auch das stets genaue Zusammenfallen dieses Breitenabfalles mit dem Gipfelpunkt des Längenwachstums kaum zu erklären. Schließlich darf nicht unberücksichtigt bleiben, daß auch die Versuche mit verschiedenem Wassergehalt der Atmosphäre nicht den geringsten Anhalt dafür geben, daß irgendwann durch zunehmende Trockenheit allein die gleichmäßige Breitenzunahme gestört wird. — In schwachem Maße zeigt sich übrigens die gegenwärtige Beeinflussung von Länge und Breite auch bei Kulturen von verschiedenem Lichtgenuß (z. B. Abb. 15: der Knick von B : L dort, wo das L -Maximum liegt).

7. Nachwirkung von Plasmolyse.

Im Anschluß an die Versuche mit verschieden konzentrierter Nährlösung schien eine Untersuchung über die Nachwirkungen von Konzentrationen, die plasmolisierend wirken, erwünscht. Als Plasmolytika dienten KNO_3 und Traubenzucker. Nach der Plasmolyse wurden die Brutkörper in Wasser abgespült und in Petrischalen auf feuchtem Agar (etwa 0,5 vH) mit Nährlösung ausgebreitet. Die Schalen standen unter einer feuchten Glocke in einem sonnigen Raum.

Versuch 1. Plasmolysiert am 20., untersucht am 28. August 1925. Zwei Gruppen, die mit 3 molarer KNO_3 -Lösung 2 und 4 Stunden lang plasmolysiert worden waren, zeigten gegenüber den unplasmolysierten Vergleichskulturen Zurückbleiben der Länge und Auftreten der verschiedensten Bildungsabweichungen.

Beschreibung der beobachteten Abnormitäten¹⁾.

Der Thallusrand ist stark verbogen. Auch über die Oberfläche ziehen mehr oder minder steile Leisten faltenartig hinweg (Abb. 35 b oben rechts), oder es nehmen die Vorbuchtungen die Gestalt von Lappen oder Spitzen an (Abb. 35 a

¹⁾ Nur die Abb. 35 a und b beziehen sich auf Pflanzen des Versuches 1.

und b an den linken Rändern, Abb. 33 b rechts). Alle diese Gebilde sind scharf zu scheiden von *Adventivsprossen*. Während jene Auswüchse aus großzelligem Dauergewebe bestehen, sind Adventivsprosse Neubildungen von embryonalem, also sehr kleinzelligem Gewebe (Abb. 36) und besitzen stets einen Vegetationspunkt, sehr bald auch Ventralanschuppen. Sie gehen aus einer kleinen Gruppe von Epidermiszellen durch lebhaftes Zellteilung hervor; bilden erst einen Höcker (Abb. 29, 36) und dann ein zylindrisches Gebilde (Abb. 34 a, b), das sich schließlich zur normalen *Marchantia*-Gestalt abflacht (Abb. 35 a, b). Diese Adventivsprosse bildeten sich bei den plasmolysierten Kulturen — das gilt auch für die späteren Versuche — auf der Oberseite des Thallus.

Die 2 und 4 Stunden lang plasmolysierten Objekte zeigten untereinander keine Verschiedenheiten.

Zwei weitere Gruppen waren mit 2,5 mol. Traubenzuckerlösung 2 und 4 Stunden lang plasmolysiert worden; sie entwickelten sich nicht anders als die unplasmolysierten.

Versuch 2. Plasm.: 26. Aug., unters. 7. Sept. 1925. 3 Stunden plasmolysiert mit 4,5 mol. KNO_3 , 5,5 mol. Traubenzucker.

In den mit Salpeter plasmolysierten Kulturen waren Individuen von zurückgebliebenem Längenwachstum und mit zahlreichen Bildungsabweichungen außerordentlich häufig; die aus Traubenzucker hatten sich normal entwickelt.

Einige besonders mißgestaltete Thalli zeigen Ab-

bild. 33 a u. b. Die erste Pflanze zeigt eine Thalluseinbuchtung (*v*), wie man sie häufig sieht, besonders ausgeprägt; sie erinnert an einen Vegetationspunkt, hat

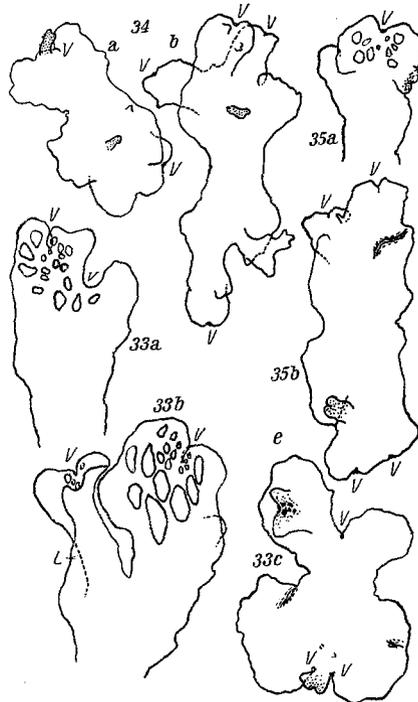


Abb. 33—35. *Monströse Ausbildung des Thallus.* Abb. 34 bei Pflänzchen aus sehr konzentrierter Nährlösung (0,5 vH), zu S. 362; Abb. 33 und 35 als Nachwirkung von Plasmolyse mit KNO_3 , zu S. 368 ff. *v* = Vegetationspunkt. Näheres s. Text. Neugebildetes embryonales Gewebe gepunktelt. Vergr. 8×.

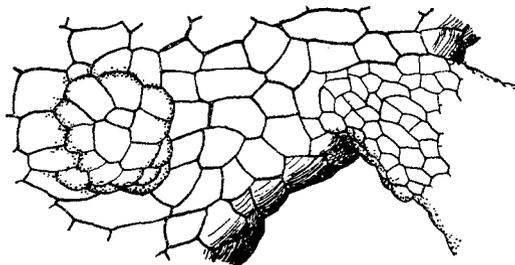


Abb. 36. Entstehung eines Adventivsprosses aus der Epidermis nahe dem Rand eines Brutkörpers, rechts der basale Teil eines älteren Adventivsprosses. Vergr. 200×.

aber nicht den anatomischen Charakter eines solchen und wächst auch nicht weiter. Doch ist es auffällig, daß man bei Betrachtung von der Unterseite den Ventralschuppenzug, der die Mittelrippe begleitet, sich nach diesem Schein-Vegetationspunkt hin verzweigen sieht; vielleicht handelt es sich also doch um Teile des Vegetationspunktes, die unter den abnormen Umständen in Dauerzellen übergegangen sind. Bei der zweiten Pflanze (Abb. 33 b) scheint die Regel, daß Ober- und Unterseite bei *Marchantia* fest fixiert sind, durchbrochen; in Wirklichkeit ist die Seite, auf der links die Atemhöhlen sitzen, morphologisch dieselbe, auf der rechts die Atemhöhlen sich befinden, und es hat sich nur ein breiter Thalluslappen (*L*) von der Mitte her darübergeschlagen.

Versuch 3. Plasm.: 11. Mai, unters.: 16. Mai 1926. Die Befunde waren: 3 mol. KNO_3 1^h Thalli normal. 2,5^h Verzerrungen, Adventivsprosse.

4 „ „ 1, 2, 5^h Verzerrungen, Adventivsprosse in stärkerem Maße.

5 „ „ 1, 2^h sehr kurz, viele Adventivspr. 5^h fast gar nicht ausgetrieben, aber Adventivspr. auf der Brutknospenfläche.

2 mol. Traubenz. 1, 2, 5^h normal,

5 „ „ 1, 2, 5^h einzelne zurückgeblieben und verzerrt,

8 „ „ 1, 2^h wie vor. 5^h alle zurückgeblieben, verzerrt.

Versuch 4. 8. bis 14. Juni 1926.

5,5 mol. Traubenz. 1^h, 6^h: einzelne zurückgeblieben,

11 „ „ 1^h, 6^h: die meisten zurückgebl., verzerrt, mit Adventivspr.,

16,5 „ „ 1^h, 6^h: kurz und verzerrt oder ganz zurückgebl., mit Adventivsprossen und abgestorbenen Teilen.

Die beiden letzten Protokolle zeigen, daß auch Plasmolyse mit Traubenzucker Entwicklungsstörungen im Gefolge haben kann. Nach PFEFFER (1897, S. 128f.) ist der isosmotische Koeffizient des Traubenzuckers 1,88; also hat eine Salpeterlösung etwa denselben osmotischen Wert wie eine doppelt so hoch molare Traubenzuckerlösung. Betrachtet man hiernach obige Angaben, so zeigt sich, daß isosmotische Lösungen von Salpeter und Traubenzucker etwa die gleiche Wirkung haben: die ersten Schädigungen treten ein bei 3 mol KNO_3 bzw. 5,5 mol Traubenzucker.

An Brutkörpern von *Lunularia* ist KARZEL jüngst (1926, S. 560ff.) zu abweichenden Ergebnissen gekommen, die sich wohl durch größere Empfindlichkeit seines Objektes erklären. Er hat eine spezifische Giftwirkung des KNO_3 gefunden, die sich schon bei halbstündiger Plasmolyse mit 0,5 molarer Lösung bemerkbar machte. Wesentliche morphogenetische Erfolge sind nicht aufgetreten.

Wie vor. Seite bemerkt wurde, entwickeln sich die Adventivsprosse, die nach Plasmolyse auftreten, stets aus mehreren Oberflächenzellen. Einen Fall wirklicher physiologischer Isolierung einzelner Zellen brachte dagegen ein Zufall. Bei einer Kultur vom 7. März 1925 waren Brutkörper auf feuchtem, mit Nährlösung getränktem Fliesspapier ausgelegt worden. Am 17. III. erwies sich unter den ganz normal entwickelten jungen Pflanzen ein einzelner Brutkörper als größtenteils abgestorben; nur am Rand lebten noch einzelne Zellen und kleinere Zellkomplexe. Viele dieser Zellen waren zu langen Schläuchen mit spärlichen Chlorophyllkörnern ausgewachsen, die am Ende eine oder mehrere Zellen abgliedert hatten, die reich mit Chloroplasten angefüllt waren. In einigen Fällen

waren statt der einen schlauchförmigen Zelle auch eine Reihe gedrungener Zellen als Träger des Zellkörpers entwickelt (Abb. 37 bei *b* und *c*). Einige Zellen des keulenförmigen Endes wuchsen sodann zu Rhizoiden aus, lebhaftere Teilungen fanden weiterhin statt, und in einem Falle war z. B. im Verlauf von 9 Tagen ein achtzelliger Körper zu dem fertigen kleinen Thallus mit Scheitelkante und kleinen, embryonalen Zellen um diese herum angewachsen, der bei *d* sichtbar ist. Die Entwicklung der physiologisch isolierten Zellen hatte somit sämtliche Stadien der Sporenkeimung durchlaufen (vgl. LEITGEB 1876; 1881, S. 121; GOEBEL 1897, S. 450; HANSEL 1876, S. 95 für *Preissia*). Bei *e* ist übrigens eine Wiederholung des beschriebenen Vorganges zu bemerken. Man vermag diesen auch experimentell durch Verdunkelung zu veranlassen (GOEBEL, a. a. O.). Wie in diesem Falle, so waren auch bei meinem Objekt wohl ungünstige Lebensverhältnisse als Ursache anzunehmen, da der ganze Brutkörper, damit er dauernd beobachtet werden konnte, unter Wasser als mikroskopisches Präparat aufbewahrt wurde.

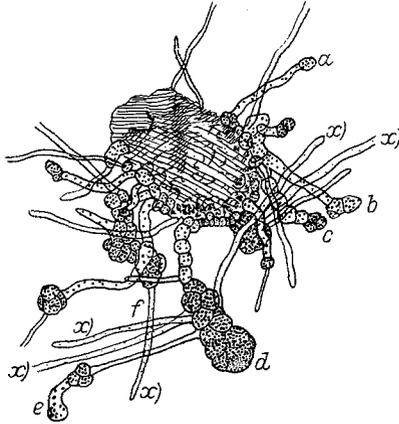


Abb. 37. Regenerate aus einem absterbenden Brutkörper, die je aus einer Zelle hervorgehen und die Stadien der Sporenkeimung wiederholen. Vgl. Text. In den Keimschläuchen und isodiametrischen Zellen *Chloroplasten*; die Rhizoiden z. T. (die mit *x*) bezeichneten) getüpfelt. Vergr. 100×.

Regeneration aus *einer* Zelle ist an sich nicht neu, sondern schon mehrfach bei Marchantiaceen beobachtet worden. Jedoch führt die Entwicklung dabei meist *unmittelbar* zur Bildung eines Sprosses oder zeigt nur Zwischenstufen zur Sporenkeimung (CAVERS 1904, S. 97, SCHOSTAKOWITSCH 1894, S. 634ff.). Typische Sporenborkstadien wie im eben beschriebenen Falle finden sich erwähnt für *Neesiella*, selten für *Marchantia* und *Reboulia*, meist aber nur für regenerierende Sporenkeimlinge selbst (also wie Abb. 38 *e*: KREH 1909, S. 292f.; GOEBEL 1889, S. 17), und nur einmal für Zellen von ausgewachsenen Thallis (KREH a. a. O. für *Preissia*), für Brutkörperzellen noch niemals.

Ähnlich ist an Farnprothallien Auswachsen einzelner Randzellen, die unter ungünstigen Außenbedingungen ebenfalls die Sporenkeimung wiederholen, beobachtet worden (ISABURO-NAGAI 1914, KLEBS 1916/17, LINSBAUR 1925).

III. Allgemein-entwicklungsphysiologische Betrachtung der Ergebnisse.

Dem Vergleich der bei *Marchantia* erzielten Erfolge mit denen von Kormophyten bereitet die verschiedene morphologische Natur dieser Objekte Schwierigkeiten. Man könnte *Marchantia* mit einem einzelnen Laubblatt oder mit einer ganzen Pflanze vergleichen. Freilich ist das erstere schon deswegen kaum durchzuführen, weil über morphogenetische Einwirkungen der Außenbedingungen auf Blätter nur vereinzelte Angaben vorliegen. Auch scheint mir die andere Gegenüberstellung allein

der Natur der Sache zu entsprechen. Hierbei wird die Mittelrippe des Thallus mit der Achse eines Kormus und die Flügelentwicklung mit der Ausbildung der Laubblätter verglichen. Im ersteren Fall handelt es sich um die typischen Träger der assimilierenden Organe mit theoretisch unbegrenztem Wachstum und der Vegetationszone an der Spitze, im zweiten Falle um die Organe, die hauptsächlich der Assimilation dienen, und daher auch in ihrem Bau viel Ähnlichkeit zeigen (flache Gestalt, Besitz eines eigenen Assimilationssystems). Der besagte Vergleich hat bereits den früheren Untersuchern zweifellos vorgeschwebt. Wenn sie etwa von einer „etiolierten“ *Marchantia* sprechen, so setzen sie den relativ langen Thallus von geringer Flügelentwicklung einem Kormus von langgestreckter Achse und wenig ausgebildeten Blättern gleich.

1. Wirkung der verschiedenen Außenbedingungen.

Licht und Wachstumsbeginn.

Samen verhalten sich bekanntlich in bezug auf die Bedeutung des Lichtes für die Keimung ganz verschieden. Doch handelt es sich dort, wo Licht zur Keimung nötig ist, sicher um keine nährnde Wirkung desselben; ob nun um eine katalytische, eine Reizwirkung oder um Aufhebung einer Hemmung, muß wohl unentschieden bleiben (vgl. GASSNER 1915, S. 560ff.). Gleich verschiedenes Verhalten zeigen nach KLEBS (1916/17) auch Farnsporen. Die *Marchantia*-Brutkörper sind ausgesprochene Licht„keimer“, doch kann nicht sicher entschieden werden, ob für das Treiben eine nährnde oder eine andersartige Wirkung des Lichtes bestimmend ist. Es erscheint durchaus nicht unwahrscheinlich, daß sie sich hierin anders verhalten als Samen. Während in diesen Speichergewebe den Hauptanteil ausmacht, besteht ein Brutkörper nur aus embryonalen Zellen, voll von ebenfalls embryonalen Chloroplasten; er ist nur darauf eingerichtet, die junge Pflanze von vornherein ernährungsphysiologisch selbständig zu machen. Danach wäre es verständlich, wenn bei ihm — im Gegensatz zu den Samen der höheren Pflanze — der assimilationsfördernde Einfluß des Lichtes das Bestimmende für den Eintritt des Wachstums wäre, doch soll das nur als Möglichkeit ausgesprochen sein. Vorsicht ist um so mehr am Platze, als auch ein ausgewachsener, nährstoffreicher Thallus im Dunkeln kein Wachstum zeigt, obwohl für ihn die eben vorgebrachte Erwägung keinesfalls gilt.

Farbiges Licht veranlaßt die Brutkörper stets zum Austreiben, wirkt also in jedem Falle besser als völliger Lichtmangel. Im Gegensatz dazu kann bei manchen Farnsporen, die im Dunkeln schwach keimen, blaues Licht stärker hemmend wirken als Dunkelheit (KLEBS a. a. O.). Auch auf die Keimung der Samen (und zwar der Licht- wie der Dunkelkeimer) wirkt blaues Licht oft hemmend, doch ist gelegentlich auch eine fördernde Wirkung festzustellen (Literatur bei LEHMANN 1909, 1913).

Über die Wirkung des Lichtes auf das Austreiben ruhender Knospen von höheren Pflanzen liegen erst wenige Beobachtungen vor (Literatur bei MOLISCH 1922, S. 187). Bei mehreren Objekten wirkt es zweifellos entwicklungsanregend, und zwar offenbar nicht durch seine assimilatorische Wirkung, da ja bekanntlich ganz andersartige Stimulantia denselben Erfolg haben. Danach würden sich diese Pflanzen an die „Lichtkeimer“ unter den Samen eng anschließen. Da bei einer typischen Dikotyle, wenn sie einmal wächst, das Licht die Längsstreckung hemmt, wirkt bei ihr in diesem Falle Licht als Wachstumsanstöß und als Wachstumsfaktor gerade entgegengesetzt: im ersten Fall fördernd, im zweiten Fall hemmend. Bei *Marchantia* und den Dikotylen, deren Samen Dunkelkeimer sind, wirkt Licht in beiden Fällen gleichsinnig, nämlich fördernd bei *Marchantia*, hemmend bei den Dikotylen.

Quantität des Lichtes und Wachstum.

Die Längsstreckung hat bei *Marchantia* ihr Optimum bei einer sehr hohen Beleuchtungsstärke, und jede Zu- oder Abnahme des Lichtes hat ein Nachlassen des Längenwachstums zur Folge (Abb. 15b). Das weicht von dem üblichen Verhalten der Kormophyten völlig ab, wo bekanntlich das Licht hemmend auf die Längsstreckung der Achse wirkt und diese in absoluter Dunkelheit am größten ist. Am auffallendsten zeigen das die Dikotylen, doch fehlt es hier auch nicht an Ausnahmen: die Überverlängerung des Stengels im Dunkeln kann unterbleiben (*Humulus*, manche *Oxalis*-Arten), ja bei vielen Kakteen sind die Sprosse im Dunkeln verkürzt (Literatur bei JOST 1923, S. 52). Keine auffallende Überverlängerung zeigen auch die meisten Monokotylen sprosse, doch scheint eine geringe Längenzunahme im Dunkeln die Regel zu sein (für Mais WIESNER 1893, S. 341, für Hafer MOLISCH 1922, S. 131). Einige chlorophyllfreie Objekte (Hyphen von *Mucor* und Pollenschläuche) wachsen im Licht gleichschnell wie im Dunkeln (STAMEROFF 1897); an Sporangienträgern von *Phycomyces* hat BLAAUW (1918, zitiert bei JOST 1923, S. 45) das Wachstumsoptimum bei 8—64 MK gefunden.

Die große Verschiedenheit im Verhalten der Pflanzen bringt es mit sich, daß wir uns wenig klar darüber sind, auf welche Weise das Licht die Streckung der Sprosse beeinflusst. So viel scheint nur sicher, daß es nicht über Ernährungseinflüsse hinweg wirkt, sondern vielleicht als unmittelbarer formativer Reiz (FITTING 1908, S. 121ff.). Auch für *Marchantia* kann keine entscheidende Antwort gegeben werden. Immerhin sei darauf hingewiesen, daß sich anscheinend bei ihr das Längenwachstum in verschiedener Beleuchtungsstärke proportional der Assimilation ändert. Zwar ist die Abhängigkeit der Assimilation vom Licht bei *Marchantia* selbst noch nicht untersucht worden, doch darf man die Befunde an anderen Pflanzen in ihren Hauptzügen wohl verallgemeinern.

Danach ist die Assimilation im Dunkeln gleich Null, sie steigt sodann proportional dem Lichte an (soweit keine „begrenzenden Faktoren“ oder ähnliches mitspielen) und läßt schließlich in überstarkem Licht (hierüber Literatur bei BENECKE 1924, S. 215f., KOSTYTSCHEW 1926, S. 169f.) wieder nach. Ganz gleich verhält sich aber das Längenwachstum von *Marchantia*; somit scheint es nicht ausgeschlossen, daß bei ihr das Längenwachstum in verschiedener Beleuchtungsstärke — im Gegensatz zu den höheren Pflanzen — abhängig von der assimilatorischen Wirkung der Strahlen wäre, daß es sich also um eine Ernährungswirkung handle. Ob sich das Verhalten der Kormophyten hiervon ableiten ließe, ob es etwa als ein „Versuch der Pflanze, der Dunkelheit zu entfliehen“ (JOST 1923, S. 54), mit anderen Worten eine Anpassung zu deuten wäre, was z. B. KÜSTER (1925, S. 504f.) bestreitet, sei dahingestellt.

Die *Flügelentwicklung* wird durch zunehmendes Licht stets gefördert. Vergleicht man mit ihr, wie oben dargelegt, die Entwicklung der Blätter der höheren Pflanze, so findet man bei den Dikotylen etwas ganz Entsprechendes: je kräftiger das Licht ist, desto größer wird die Blattfläche. Nur vereinzelte Arten bilden im Dunkeln normal gestaltete Blätter (z. B. *Beta* nach SACHS, zitiert bei WIESNER 1893, S. 318; *Calla* nach MAC DOUGAL, zitiert bei FITTING 1908, S. 125; wohl auch *Mandevillea* nach TEODORESCU 1925, S. 31). Auch bei Monokotylen, deren Blätter bekanntlich im Etiolement meist überlang, aber schmal sind, scheint ihre Flächengröße im Dunkeln am geringsten zu sein; z. B. gibt WIESNER (1893, S. 342) für Länge \times Breite bei Maisblättern einmal folgende Zahlen: im Licht 77×18 , im Dunkeln 91×13 . Hieraus dürfte sich eine geringere Größe der Dunkelblätter ergeben; doch hat WIESNER am selben Objekt (a. a. O.) auch einmal größte Breite bei Dunkelblättern beobachtet. Bei der Haferkoleoptile wird nach VOGT (1915) und SIERP (1918) die Wachstumsgeschwindigkeit durch das Licht zwar anfangs gesteigert; da sie aber viel rascher als im Dunkeln nachläßt, ist die endgültige Länge des Organs im intensivsten Licht am geringsten. Nach mehreren Beobachtern können Dikotylenblätter aus *sehr* kräftigem Licht wieder kleiner sein als solche von mittlerem Lichtgenuß. Einstweilen wird noch mit der Möglichkeit gerechnet, daß hierbei die veränderte Transpiration mitgespielt hat (vgl. die Ergebnisse KOHLS, zitiert S. 380; PFEFFER 1904, S. 99; JOST 1923, S. 54). Sollten sich die Angaben bestätigen, so ergäbe *Marchantia* insofern eine Parallele hierzu, als das Verhältnis Breite : Länge zwar mit dem Lichte dauernd steigt, der *absolute* Betrag der Breite zuletzt aber wieder abnimmt.

Auch hier erhebt sich die Frage, auf welche Weise das Licht seinen Einfluß bewirkt. Für die Ausbildung der Blätter bei den Kormophyten scheint dem Licht ebenfalls eine „Reizwirkung“ zuzukommen, jedenfalls sicher keine Ernährungswirkung (FITTING 1908, S. 122ff.; HOMMER

1926). Für *Marchantia* läßt sich etwas Entsprechendes wahrscheinlich machen (S. 378).

So verschieden auch die Kormophyten mit ihrer Gestalt auf Beleuchtungsverschiedenheiten „reagieren“, so scheint bei ihnen doch eine *allgemeine* Form der Abhängigkeit vom Licht zu bestehen: Mit zunehmendem Licht wird sein Einfluß auf die Gestalt immer geringer. Der Erfolg zeigt dann, graphisch dargestellt, die Form einer logarithmischen Kurve. Die anderen Wachstumsfaktoren wirken anscheinend im selben Sinne. Diese Regelmäßigkeit ist bekanntlich als „Ertragsgesetz“ formuliert worden, weil sie zuerst, namentlich durch MITSCHERLICH (1912, 1921 u. a., zusammengefaßt 1922), am Gesamtertrag (Gewichtsbestimmung) untersucht wurde (vgl. auch WIESENBERG 1920). Die Literatur hierüber findet sich in einer zusammenfassenden Arbeit RIPPERS (1925) gesichtet. Doch ist dort auf die Untersuchungen weniger zurückgegriffen, die dieses „Ertragsgesetz“ am Wachstum einzelner Organe bestätigen. Bereits die Arbeiten WIESNERS (1893, 1907) bringen eine Fülle von Belegen durch Wachstumsmessungen von Stengeln, Blättern usw. Graphisch dargestellt ergeben seine Zahlen oft sehr schöne logarithmische Kurven; doch weist WIESNER hierauf nur ganz allgemein qualitativ darauf hin, indem er bemerkt, daß innerhalb des normalen Lichtgenusses der Pflanze die Änderungen bei Lichtabschwächung gering sind und erst nach Überschreiten einer bestimmten Grenze auffällig werden. Logarithmische Kurven für die Abhängigkeit des Wachstums einzelner Organe vom Licht ergeben auch Zahlen, die VOGT (1915, S. 199), SIERP (1920) und TRUMPF (1924, S. 391) mitteilen (Abb. 38). — Wie bemerkt, gilt das „Ertragsgesetz“ nicht nur für den Einfluß des Lichtes, sondern auch für die anderen Wachstumsfaktoren.

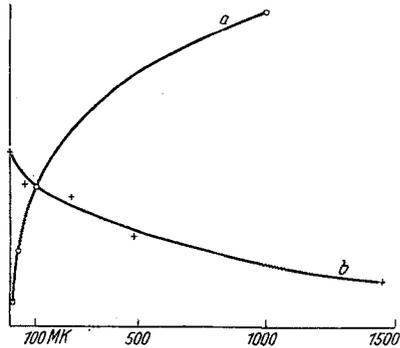


Abb. 38. Einwirkung zunehmender Beleuchtungsstärke auf a die Länge der Haferkoleoptile nach VOGT (1915, S. 199), b die Epikotylänge von *Phaseolus* nach TRUMPF (1924, S. 391). (TRUMPF hat mit verschiedener Beleuchtungsdauer bei gleicher Lichtintensität gearbeitet. Zur besseren Vergleichbarkeit sind seine Werte in durchschnittliche Beleuchtungsstärke bei Dauerbeleuchtung umgerechnet, da TRUMPF a. a. O. die Gültigkeit des Mengengesetzes nachweisen konnte.)

Bei *Marchantia* finden sich zu dem „Ertragsgesetz“ gewisse Parallelen. Z. B.

steigen bei zunehmender Lichtintensität das Längen- und Breitenwachstum steil an und fallen dann wesentlich flacher ab (Abb. 15 b). Also sind auch hier gleichstarke Änderungen innerhalb niedriger Lichtintensitäten von größerem Einfluß auf die Gestalt als innerhalb hoher Intensitäten. Ähnliches zeigen auch die anderen Wachstumskurven (Wirkung der Trockenheit des Substrates und der Konzentration der Nährlösung), worauf schon S. 366 hingewiesen wurde; doch ist oft auch ein lange Zeit geradliniger Verlauf nicht zu verkennen (Abb. 15 a, 24). Der größte Unterschied ist jedoch, daß bei den Kormophyten die Änderungen des Wachstums bei Zunahme des Lichtes stets gleichsinnig bleiben, während *Marchantia* in Längsstreckung wie Flügelentwicklung *typische Optimumkurven* zeigt. Nun sind wir allerdings bei höheren Pflanzen noch nicht genau über die Wirkung sehr hoher Lichtintensitäten unterrichtet. Es wäre möglich, daß wenigstens in den Fällen, wo Lichtzunahme wachstumsfördernd wirkt (Abb. 38 a), sich bei sehr starkem Licht wieder ein hemmender Einfluß geltend macht. Doch kann

erst die Zukunft lehren, ob dies zutrifft und ob die Übereinstimmung mit *Marchantia*, die sich damit ergäbe, ein einheitliches Verständnis aller Erscheinungen anbahnen kann.

Qualität des Lichtes und Wachstum.

Die Versuche über die Wirkung der verschiedenen Spektralbezirke, bei denen der tatsächliche Energiegehalt der verwendeten Farben mit berücksichtigt wurde (Näheres siehe Exp. T.), ergaben günstige Entwicklung im roten Licht; es waren hier sowohl Länge wie Flügelentwicklung am beträchtlichsten. *Das deckt sich, rein als Tatsache genommen, mit dem, was die zahlreichen Untersucher an höheren Pflanzen gefunden haben* (Literatur z. B. bei TRUMPF 1924): Rotes Licht fördert im Verhältnis zum blauen das Längenwachstum und die Ausbildung der Blattfläche. Sobald man aber, wie üblich, rotes und blaues Licht mit verschiedenen Abstufungen gemischten Lichtes vergleicht, muß nach den Darlegungen des vorigen Abschnittes diese Übereinstimmung fallen. Denn dann wirken bei der höheren Pflanze die roten Strahlen auf den Stengel wie Dunkelheit (wachstumsfördernd), auf das Blatt wie Licht (die Ausbildung der Blätter ist günstiger als im Blau). Bei *Marchantia* dagegen wirkt Rot im Vergleich zum Blau stets wie Licht gegenüber Dunkelheit. Abweichend sind KLEBS' Ergebnisse (1916/17) mit Farnprothallien, die allerdings infolge der anderen morphologischen Natur seiner Objekte, insbesondere ihres begrenzten Wachstums, mit *Marchantia* schwer vergleichbar sind; KLEBS fand im Rot auch starke Streckung, im Blau dagegen Einschränkung der Länge und Steigerung des Flächenwachstums.

Mit grünem Licht ist bisher auffallend wenig experimentiert worden, doch stimmen die Befunde alle gut überein. *Marchantia* zeigt im Grün ganz unzureichende Entwicklung. TEODORESCU (1899) gibt an, daß es fast wie Dunkelheit wirkt. KLUGH (1925) fand bei *Volvox* und *Closterium* im grünen Licht eine ganz geringe Vermehrungsrate; sie war besser im Blau und am höchsten im Rot. Es sei bemerkt, daß KLUGH diese Unterschiede als Maßstab der Assimilation ansieht.

Die Ergebnisse mit den untersuchten Spektralbezirken legen hier, wie schon im vorigen Abschnitt (S. 373), den Gedanken nahe, daß das Wachstum von der assimilatorischen Kraft der Strahlen abhängen könnte. Die Übereinstimmung dieses Teiles der Arbeit mit den erwähnten Untersuchungen KLUGHS ist auffällig. Im Rot ist die Assimilation am beträchtlichsten und hier erreichen auch die Thalli die größte Länge, während im Grün Assimilation wie Entwicklung ihr Minimum haben. Es könnte nur befremden, daß im Blau die Entwicklung wesentlich ungünstiger ist als im Rot¹⁾; allerdings sind gerade über die Wirkung

¹⁾ Nur zu einem kleinen Teil wird sich das daraus erklären, daß das verwendete Blaufilter grünstichig war (Näheres S. 344). Wichtiger muß die Tat-

des Blau in der Literatur noch Unstimmigkeiten vorhanden. Die Versuche WARBURGS (1923) über die assimilatorische Wirkung verschiedener Spektralbezirke sind leider insofern nicht vergleichbar, als in der WARBURGSchen Versuchsanordnung sämtliche einfallende Lichtenergie von den Objekten absorbiert wurde. Das ist aber bei lange dauernden Kulturversuchen wie den vorliegenden nicht durchführbar, andererseits läßt sich aber auch die Absorption der verwendeten Spektralbezirke durch *Marchantia*, weil unbekannt, nicht in Rechnung zu setzen. Durch diesen Mangel gleichen die Untersuchungen eher den Assimilationsversuchen von KNIEP und MINDER (1909) sowie URSPRUNG (1918). Erstere aber fanden bekanntlich im Blau nahezu gleichstarke Assimilation wie im Rot, während bei URSPRUNG sie im Blau wesentlich geringer war.

Im Sinne der Annahme, daß die zunehmend günstigere Ausbildung der Pflanzen in Grün, Blau, Rot proportional der assimilatorischen Wirkung der Spektralbezirke erfolgt sei, ließe sich auch die Tatsache deuten, daß in *derselben Reihenfolge* die Strahlen auch auf die Ausbildung des Assimilationssystems fördernd wirken (S. 347ff.): bei der untersuchten Intensität wurden an Regeneraten in Grün keine „Atemhöhlen“ ausgebildet, im Blau führten sie keine Assimilationszellen, und im Rot waren sie normal mit diesen angefüllt. Es ist wohl möglich, daß die verschiedene Gestaltung des assimilierenden Gewebes ein Maßstab der Assimilation ist, wie man ihn offenbar bei den Kormophyten in den Unterschieden des Assimilationssystems von Licht- und Schattenblättern hat.

Auf das überraschende Ergebnis, daß *anscheinend* rotes Licht so wirkt wie Weiß von etwas geringerer Intensität (S. 346f.), soll hier nicht nochmals eingegangen werden, da Erfahrungen, die jene Beobachtungen bestätigen oder erklären könnten, anscheinend noch nicht gemacht worden sind. Wenn sich diese vorerst noch mit Vorsicht auszusprechende Beobachtung bestätigen sollte, so würde das lehren, daß offenbar auch die grünen und blauen Spektralbezirke nicht ohne weiteres durch andere ersetzbar sind; nur dürfte ihre Bedeutung auf anderem Gebiete als dem der Kohlenstoffassimilation liegen.

Temperatur.

Die *verzögernde Wirkung niederer Temperatur auf das Wachstum* ist eine allgemeine Erscheinung. Summarisch hat MITSCHERLICH (1912, S. 649) die fördernde Wirkung von Temperaturerhöhung auf das Wachstum des Senfes am Ertrag an Trockensubstanz bestimmt. Bei Versuchen SIERPS (1920) erreichten Haferkoleoptilen größte Endlänge bei sache erscheinen, daß die Pflanze *nur sehr kurzwelliges Blau* absorbiert (und assimilatorisch ausnutzt), während die Transparenz des Blaufilters sich über *den gesamten Bereich* des Blau erstreckt. Wenn man dies beachtet, fügt sich der Ausfall der Kulturen im Blau besonders leicht der oben aufgestellten Hypothese.

etwa 15°; Erniedrigung (und Erhöhung) der Temperatur wirkten hemmend. Ähnliche Erfahrungen hat LAMBERG (1922) gemacht.

Auch das Ergebnis, daß bei *Marchantia* Erniedrigung der Temperatur die Flügelentwicklung im Verhältnis zur Längsstreckung fördert, steht nicht allein da. Es ist vielmehr eine häufige Erfahrung, daß in der Wärme die Pflanzen leicht vergeilen, in der Kälte dagegen „gedrungen“ wachsen (PFEFFER 1904, S. 93). Doch scheinen Messungen hierüber wie die für *Marchantia* gegebenen Tabellen (s. Exp. T.) noch nicht vorzuliegen.

Allerdings erhalten sich wenigstens bei *Marchantia* Wärmepflanzen zu Kältepflanzen nicht in jeder Hinsicht wie Schattenpflanzen zu Lichtpflanzen; ob es bei Kormophyten etwas Entsprechendes gibt, dürfte noch festzustellen sein. Thalli aus hoher Temperatur oder aus geringem Licht sind zwar beide sehr schmal, aber die Wärmepflanzen sind länger als Kälteformen und *entwickeln eher Atemhöhlen*, während bei verschiedenem Lichtgenuß¹⁾ mutatis mutandis gerade das Umgekehrte der Fall ist. *In der Kälte (11° C) ist ferner die Herausbildung der Atemhöhlen sehr verzögert*, obwohl die Thalli dem Habitus nach wie solche aus günstigstem Licht, die schon lange Atemhöhlen haben müßten, erscheinen (vgl. Abb. 2—4). Ein Unterschied ist jedoch, daß die Kälteformen sehr langsam gewachsen sind. Also muß, wie auch nach unseren Kenntnissen über die Einwirkung der Temperatur auf die Kohlenstoffassimilation nicht anders zu erwarten ist (vgl. BENECKE 1924, S. 211ff.), ihre Assimilation ziemlich träge verlaufen sein, und darin gleichen sie Formen aus ungünstigem Licht. So dürfte sich das Fehlen der Atemhöhlen erklären. Daß die Kälteformen mit ihrer günstigen Flügelentwicklung den Habitus von Sonnenpflanzen haben, ist somit eine von der Assimilationsintensität unabhängige Wirkung der niederen Temperatur. Dann liegt die Vermutung sehr nahe, daß auch die günstige Flügelentwicklung der *Sonnenpflanzen* keine Folge der erhöhten Assimilationsintensität ist, sondern auf eine andersartige Wirkung des Lichtes zurückgeht. Auf diese Möglichkeit sei deswegen hingewiesen, weil sicher auch die Blattentwicklung der Kormophyten keine Ernährungswirkung ist; lassen sich doch z. B. durch intermittierende Belichtung normal gestaltete, aber chlorophyllfreie Blätter erzeugen (Literatur bei FITTING 1908, S. 122ff.; aus neuerer Zeit TRUMPF 1924). *Damit ergeben die beiden Pflanzengruppen eine bemerkenswerte Parallele.*

Feuchtigkeit.

WALTER hat in einer zusammenfassenden Studie (1925, S. 84) auf Grund der Literatur den Schluß gezogen: „Je mehr Wasser unter sonst

¹⁾ Innerhalb der Grenzen, wo es zu einer normalen Formbildung kommt. Thalli aus *extrem* starkem Licht (vgl. Abb. 14), die kürzer als normale Lichtpflanzen sind, sind mit den Kälteformen nicht zu vergleichen.

gleichen Bedingungen der Pflanze zur Verfügung steht, desto intensiver ist das Wachstum.“ Hiermit stimmen die Ergebnisse an *Marchantia* nicht überein. WALTERS Satz läßt sich schon deshalb angreifen, weil bisher die *gemeinsame Wirkung* von Boden- und Luftfeuchtigkeit noch nicht im Zusammenhang am selben Objekt untersucht worden ist. Für *Marchantia* ergab sich, daß beide in demselben Sinne auf die Pflanze einwirken, d. h. sich addieren. Und zwar ist ihre Wirkung so, daß *bei einer mittleren Feuchtigkeit*¹⁾ die Gesamtmasse der Pflanzen am *beträchtlichsten* ist; Frisch- wie Trockengewicht der Thalli können etwa doppelt so groß sein wie bei Kultur in extremer Feuchtigkeit.

Es ist besonders darauf hinzuweisen, daß bei den angewandten Kulturmethoden etwa eine Herabsetzung der Atmung der Rhizoiden im wasserreichsten Substrat ausgeschlossen ist. Bei Kulturen im Erdboden wird sich dieser Fehler stark geltend machen, weil hier die Größe der Lufträume im Boden von dessen Wassergehalt abhängt. In der Tat haben neuerdings FRANK und WEAVER (1924) bei extremer Bodenfeuchtigkeit Schädigung an verschiedenen Kulturpflanzen beobachtet. Bei Kulturen auf Agar ist zwar die Luftversorgung des Bodens, weil in ihm Gasräume fehlen, überhaupt ungünstig (was bei einem so flach „wurzelnden“ Objekt wie *Marchantia* wohl nicht viel ausmacht), dafür aber dieser Fehler sicher vermieden. Hier könnte man im Gegenteil beim wasserreichsten Substrat, weil da die Diffusion am raschesten erfolgt (vgl. S. 353) die beste Sauerstoffversorgung der Rhizoiden annehmen. Noch geringer sind sicher die Unterschiede bei Kulturen in verschieden konzentrierter Nährlösung, die sich ja wie solche aus verschieden wasserhaltigem Substrat verhalten (vgl. S. 356 ff.). — Bei Kulturen im dampfgesättigten Raum wurde niemals Bildung von Kondenswasser auf den Thallis und Injektion der Interzellularen beobachtet, die eine Schädigung hätten bedingen können.

Die *formativen* Wirkungen verschiedenen Wassergenusses sind: Bei Pflanzen aus mittlerer Feuchtigkeit ist die Länge am größten, während zunehmende Trockenheit stets die Flügelentwicklung fördert.

Wie bemerkt, liegen bisher nur *getrennte* Untersuchungen über Luft- und Bodenfeuchtigkeit vor. Sie alle scheinen mit den Befunden an *Marchantia* vereinbar zu sein; freilich wäre es auch nicht überraschend, wenn sich die Kormophyten anders verhielten als ein thallöses Lebermoos. Ist doch z. B. schon im Besitz bzw. Fehlen der regulierbaren Spaltöffnungen ein gerade für den Wasserhaushalt bedeutsamer Unterschied gegeben, ein anderer in der weiten Entfernung bzw. großen Nähe von wasseraufnehmenden und -abgebenden Teilen.

RIPPEL (1919) hat *Sinapsis alba* in Erde gezogen, die er einerseits bei 25 vH, andererseits bei 50 vH Bodenfeuchtigkeit hielt. Er fand

¹⁾ Der Ausdruck „mittlere Feuchtigkeit“ soll nur besagen, daß der Wassergehalt von Boden oder Luft *nicht maximal* ist (und nicht minimal), im übrigen jedoch keine quantitative Festlegung enthalten. Über die genauen Werte vergleiche Exp. T.; hier mag nur noch angefügt sein, daß für die gärtnerische und landwirtschaftliche *Praxis* diese „mittlere Feuchtigkeit“ wohl mit „größter Feuchtigkeit“ zusammenfallen dürfte.

Trockengewicht und Größe der Pflanzen in Feuchtkultur dreimal so groß als in Trockenkultur. Schon früher hatte MITSCHERLICH (1912) mit ähnlicher Methodik Ertragsteigerung bei Erhöhung der Bodenfeuchtigkeit festgestellt. Ein Vergleich dieser Befunde mit denen von *Marchantia* ist kaum möglich, solange nicht größere Bodenfeuchtigkeit und verschiedene Luftfeuchtigkeiten durchprobiert sind. Von einem Widerspruch kann so lange keine Rede sein, als nicht größte Bodenfeuchtigkeit bei streng gleichbleibender Dampfsättigung der Luft untersucht ist; vielleicht würde sich in diesem Falle wieder eine Abnahme des Ertrages ergeben. — Dasselbe wäre zu ganz ähnlichen Ergebnissen von HUME, LOOMIS und HUTTON (1920) sowie MAXIMOW und FREY (1921) zu sagen.

Im Exp. Teil konnte gezeigt werden, daß zunehmende Konzentration der Nährlösung den gleichen Erfolg hat wie zunehmende Trockenheit des Substrates und daß die Übereinstimmung keine zufällige ist (etwa durch reichere Ernährung bedingt), sondern daß die verschieden konzentrierten Lösungen durch ihren wechselnden osmotischen Wert wirken, indem sie offenbar die Wasserversorgung der Pflanze beeinflussen. Denn auch wenn man die Konzentration der Nährlösung durch nicht nährend wirkendes Chlornatrium steigert, bekommt man die angegebenen Erfolge. — Nur das Längenoptimum ist bei diesen Versuchen oft nach der schwächsten Konzentration zu verschoben.

Schon andere Autoren haben Pflanzen auf Nährlösung verschiedener Konzentration gezogen, da sie aber stets nur mit wirklichen Nährsalzen gearbeitet haben, muß leider unentschieden bleiben, ob die erzielten Erfolge nur auf Änderung der osmotischen Kraft des Mediums beruhen. So fand PRINGSHEIM (1921, S. 508ff) bei *Leptobryum* in Konzentrationen von 0,035 und 0,07 vH schwaches Wachstum, optimales in 0,17 und in höheren Konzentrationen wieder eine Hemmung. Dieses Ergebnis erinnert sehr an die Befunde bei *Marchantia*.

Bei Untersuchung höherer Pflanzen in verschiedenen dampfgesättigter Atmosphäre ist fast allgemein größte Streckung der Internodien in feuchtester Luft angegeben worden (EBERHARDT 1903, S. 61). Da wohl in allen diesen Fällen die Bodenfeuchtigkeit nicht extrem hoch war, stimmt dieser Befund mit den Ergebnissen an *Marchantia* überein. Bei einigen Kormophyten scheint jedoch im dampfgesättigten Raum die Überverlängerung der Sprosse auszubleiben (WIESNER 1891).

Als Wirkung zunehmender Luftfeuchtigkeit auf die Blattfläche ist bisher meist eine Förderung angegeben worden. KOHL fand z. B. (1886, S. 94ff.) schwach transpirierende Blätter von *Tropaeolum* fünfmal so groß wie die aus trockener Atmosphäre. Ähnliches hat RIPPEL (a. a. O.) festgestellt. Dagegen waren bei *Sempervivum*, die BRENNER (1900) im feuchten Raume zog, die Blattflächen verkleinert, ohne daß etwa eine größere Zahl den Flächenverlust wettgemacht hätte. — Auch diese Tatsachen lassen die Möglichkeit offen, daß den Ergebnissen mit *Marchantia* Allgemeingültigkeit zukommt.

Auf welchem Wege nun aber der verschiedene Wassergehalt von Luft und Boden auf Wachstum und Gestalt der Pflänzchen einwirkt,

ist nach den Versuchen nicht zu entscheiden. Daß einerseits große Feuchtigkeit des Bodens wie der Luft oder andererseits große Trockenheit beider sich addieren, ist leicht verständlich. Daß aber auch trockener Boden + feuchte Luft oder umgekehrt feuchter Boden + trockene Luft sich addieren, d. h. denselben Erfolg hervorbringen, nämlich den wie eine mittlere Feuchtigkeit beider, das ist schwerer zu verstehen. So viel scheint nur sicher, daß das Wachstum nicht der Transpiration proportional ist, denn in den eben aufgeführten zwei Gegenständen dürfte sie einmal groß und einmal klein sein. Dieses Ergebnis ist nicht überraschend; auch bei höheren Pflanzen kann von einer Proportionalität zwischen Transpiration und Substanzgewinn nicht die Rede sein (vgl. WALTER 1925, S. 81).

Pflanzen aus größerer Trockenheit könnten einen geringeren Wassergehalt haben als solche aus größerer Feuchtigkeit. Damit wäre nach den Untersuchungen von WILLSTÄTTER und STOLL (1918), BRILLIANT (1924) sowie DASTUR (1925) möglicherweise eine gesteigerte Assimilation verbunden. Nach meinen Gewichtsbestimmungen unterscheiden sich allerdings die *Marchantia*-Kulturen aus verschiedener Feuchtigkeit im Wassergehalt keinesfalls wesentlich. Vor allem aber läßt bei vielen Pflanzen sicher die Assimilation bereits bei geringem Wasserverlust nach (BRILLIANT, a. a. O.), und es könnte *Marchantia* auch zu diesem Typus gehören. — So läßt sich in dieser Frage noch keine Entscheidung fällen.

Vergleich der Wirkung von Lichtmenge, Feuchtigkeit und Temperatur.

Ein Vergleich der bisherigen Ausführungen lehrt, daß auf die Gestalt der Thalli Zunahme der Lichtintensität, Zunahme der Trockenheit und Abnahme der Temperatur teilweise im gleichen Sinne wirken. In allen drei Fällen wird die Flügelentwicklung gefördert: Thalli aus schwachem Licht, großer Feuchtigkeit, hoher Temperatur sind schmal, solche aus Helligkeit, Trockenheit, Kälte breit. Die Länge zeigt für Licht- und Wassergenuß eine Optimumkurve. Das Vorhandensein eines ausgezeichneten Punktes einer solchen Kurve gestattet es, in gewissem Sinne Licht und Trockenheit in ihrer Bedeutung für das Wachstum quantitativ zu vergleichen: Das Längenoptimum liegt bei *sehr intensivem Licht* (etwa 2000 MK. Dauerbeleuchtung), und diesem ist eine *mäßige Trockenheit des Agar* (etwa 0,5 vH, siehe S. 354, 355) gleichwertig. Für die Temperaturabnahme war in dem untersuchten Bereich von vornherein ein Längenabfall festzustellen; erst in sehr hoher Temperatur wird wohl die Länge auch wieder abnehmen, da schließlich ein Maximum erreicht wird, wo überhaupt kein Wachstum stattfindet. Also ist auch hier eine Optimumkurve sicher zu erwarten.

Eine ganz entsprechende Übereinstimmung ist auch bei höheren Pflanzen festzustellen: Xeromorphe Merkmale treten nicht bloß bei

Trockenheit auf, sondern auch bei intensivem Licht und niederer Temperatur (WALTER 1926, S. 83). Doch war man sich bisher wenig klar, ob daneben auch *Unterschiede* in der Wirkung der genannten Bedingungen festzustellen wären. RIPPEL (1919, S. 245) sagt: „Nach den bisher gemachten Beobachtungen käme hierbei nur die verschiedenartige histologische Ausbildung an Palisaden in Betracht, wenn sich das wirklich als ein Unterschied von Sonnen- und Trockenblatt herausstellen sollte. Was weitere Einzelheiten betrifft, so liegen leider noch keine weiteren Beobachtungen über die Wirkung der Bodentrockenheit vor.“ Bei *Marchantia* ist die oben festgestellte Übereinstimmung sicher keine durchgängige, wie Auftreten und Ausbildung der Atemhöhlen lehren: Schwankungen der Trockenheit sind ohne wesentlichen Einfluß auf die *Ausbildung* der Atemhöhlen. Von größter Bedeutung ist hierfür aber das Licht (S. 361 f.). Bei niederer Temperatur konnte eine wesentliche Verzögerung im *Auftreten* der Atemhöhlen festgestellt werden, zu der es in der Wirkung des Licht- oder Wassergenusses keine Parallele gibt (S. 330 ff.).

Einflüsse, die zu Entwicklungsstörungen führen.

Die drei Faktoren, die eben verglichen wurden, zeigen noch eine weitere Übereinstimmung. Wenn sie nämlich sehr extrem wirken, treten bei den Kulturen Bildungsabweichungen auf. Die beobachteten Fälle waren folgende:

1. Bei *gekühlten* Pflanzen wurden auf der Thallusoberseite lappenartige Auswüchse beobachtet. (S. 331, Versuch 3). Adventivsprosse traten jedoch nicht auf.
2. Pflanzen aus *sehr intensivem Licht* (13 000 MK) waren teilweise zurückgeblieben, verzerrt und trugen Adventivsprosse. (S. 339). — Eine ähnliche Kultur enthielt Thalli mit Auslappungen auf der Oberfläche, die sogar Atemhöhlen trugen. (S. 340, Abb. 16.)
3. Kulturen aus *großer Trockenheit* in Luft und Boden waren ganz zurückgeblieben und bildeten viele Adventivsprosse. (S. 359, Versuch 5; Abb. 29.)
4. Auf *sehr konzentrierter Nährlösung* (0,5 Proz.) traten ebensolche Formen auf. (S. 362, Versuch 1; Abb. 34.)

Gemeinsam ist allen diesen Fällen, daß die normale Entwicklung der Vegetationszone gehemmt ist und Dauerzellen eine abnorme Gestaltbildung einschlagen; diese wurde auf S. 368 genauer beschrieben. Auffallenderweise traten die gleichen Störungen nach *Plasmolyse* auf. *Es wirkt also ein vorübergehender stärkster Wasserentzug ähnlich auf die Pflanze ein wie dauernd unzureichende Feuchtigkeit oder zu intensives Licht* (niedere Temperatur wirkt schwächer, s. oben). *Es liegt danach kein Grund vor, die Entwicklungsstörungen nach Plasmolyse auf physiologische Isolierung von Zellen (Zerreißen von Plasmodesmen) zurückzuführen.* Hierfür spricht auch, daß die Bildungsabweichungen *vielzellige Lappen, Wülste* usw. sind und auch die Adventivsprosse stets aus *mehreren Zellen*

entstehen (S. 369); man müßte, um dies zu erklären, ein ungleichmäßiges Zerreißen der Plasmodesmen annehmen, was sehr unwahrscheinlich ist. Der von LINSBAUR (1926) vertretene hypothetische „Prothalliumtypus“ der Regeneration kann also für *Marchantia* nicht in Frage kommen. Bei Farnprothallien sollen die Dauerzellen teilungsfördernde Stoffe nach den Meristemen liefern; durch Plasmolyse kommt es zu einer Isolierung der Zellen und Anreicherung der Stoffe in ihnen, wodurch sich ihre neu einsetzende Teilungsfähigkeit erklärt. Auch wenn man im GOEBELschen Sinne den Begriff „teilungsfördernde Stoffe“ durch „Nährstoffe“ ersetzt, bekommt diese Ansicht keine größere Wahrscheinlichkeit. Denkt man im HABERLANDTischen Sinne, daß es durch die Plasmolyse zu vorübergehender, stimulierend wirkender Konzentrationszunahme gewisser unbekannter Stoffe in den Dauerzellen selbst kommt, so bereitet es ebenfalls Schwierigkeiten, daß die gleichen Bildungsstörungen wie nach Plasmolyse auch bei Dauerwirkung gewisser Bedingungen auftreten. Erklärungsversuche ließen sich ferner an die gehemmte Tätigkeit der Vegetationszone anknüpfen. Es könnten von ihr „Wundhormone“ im Sinne von HABERLANDT oder andere Stoffe ausgehen, oder umgekehrt könnte eine hemmende Wirkung, die normalerweise von ihr auf die morphogenetischen Potenzen der Dauerzellen ausgeübt wird, unterbleiben. Das Vorhandensein so vieler Möglichkeiten — und sie alle sind schon für andere Objekte verfochten worden — lehrt, auf wie hypothetischem Gebiet sich solche Betrachtungen bewegen. Die Versuche mit *Marchantia* scheinen für keine derselben mit größerer Sicherheit zu sprechen. Doch sind nach dem Befund, daß Dauerwirkung gewisser Faktoren (insbesondere Trockenheit) die gleichen Erfolge wie Plasmolyse hat, wenigstens die Theorien abzuweisen, die mit einer zu groben und plötzlichen Schädigung als Ursache einer neu eintretenden Teilungsfähigkeit rechnen, wie bereits oben bemerkt wurde.

Manche der Gestaltungsabweichungen sind morphologisch als Hyperplasien zu bezeichnen. Die lappenartigen Auswüchse, wie sie etwa Abb. 3a und 17 darstellen, erinnern z. B. sehr an manche „Enationen“ an Blättern höherer Pflanzen (vgl. KÜSTER 1925, S. 346f), deren Entstehungsursache nicht geklärt ist. Andere Gebilde (z. B. Abb. 34) gleichen Intumeszenzen; sie treten jedoch im Gegensatz zu diesen bei Trockenheit und günstigem Lichtgenuß auf. Allerdings hat BEAUVERI (1898) bei Pflanzen, die in Feuchtigkeit und mäßigem Licht etioliert waren, häufig Adventivsprosse beobachtet, doch ist hierzu weder in der Literatur, noch bei den vorliegenden Versuchen eine Bestätigung zu finden (vgl. S. 361).

2. Innere Beziehungen in der Gestaltung.

Zellgröße. In neuerer Zeit ist mehrfach die Fragestellung aufgetaucht, inwiefern Größenänderungen der ganzen Pflanze mit Änderungen der Zellgröße

zusammenhängen. Dieser Frage konnte ich nicht nachgehen, weil es sich bei meinen Versuchen fast durchweg um sehr jugendliche Pflanzen handelte, deren Zellen noch nicht völlig ausgewachsen waren. Oft sind daher Unterschiede in der Zellgröße festzustellen, die sich lediglich dadurch erklären, daß die einen Thalli langsamer gewachsen und ihre Zellen daher noch jünger sind als bei einer Vergleichskultur. Ganz Entsprechendes wurde S. 349f. für die Chloroplasten erörtert.

Länge und Breite.

Wie bei der höheren Pflanze Internodienlänge und Blattgröße in erster Linie den Habitus bestimmen, so bei den thallösen Lebermoosen Länge und Breite. In allen Fällen ließ sich bisher die Wirkung verschiedener Außenfaktoren auf Länge und relative Breite *getrennt* feststellen, und beide bilden sich völlig unabhängig voneinander aus. Beispielsweise kann in zwei Vergleichskulturen bei zunehmender Länge die relative Breite bei der einen zunehmen (Abb. 31 a—c), bei der anderen aber abnehmen (Abb. 4 a—b); *es können sich also Breite und Länge beliebig gegeneinander verschieben*¹⁾. Diese Unabhängigkeit erinnert an das Verhalten höherer Pflanzen, wo sich Internodienlänge und Blattgröße auch unabhängig voneinander ausbilden, indem z. B. die Internodien etioliert sein können und die Blätter normal oder umgekehrt (TRUMPF 1924, S. 408; ältere Literatur bei FITTING 1908, S. 126). Nur bei einer Gruppe von Fällen war bei *Marchantia* zu beobachten, daß in geringem Maße die Länge dort, wo sie ihr Optimum hat, auf Kosten der Breite zunehmen kann, worauf S. 367f. hingewiesen wurde; in diesem Falle also kann man über die Breite nichts Gewisses aussagen, solange man die Kurve der Länge nicht kennt.

Auftreten der Atemhöhlen.

Bei Kulturen von demselben Lichtgenuß, wo also etwa der Wasserhaushalt variiert wurde, treten im allgemeinen die Atemhöhlen gleichzeitig, aber doch mit einem kleinen Vorsprung bei den Thallis mit der größten Flächenentwicklung auf. Z. B. erscheinen in Versuch 1, S. 334 und Versuch 2, S. 336 in jeder Entfernung von der Lichtquelle die Atemhöhlen auf konzentrierterem Agar etwas eher als auf dem feuchteren; Abb. 26 und 31 zeigen dasselbe. Andererseits werden bei zunehmender Entfernung von der Lichtquelle die Thalli immer schmaler, müssen dafür aber immer länger werden, ehe die ersten Atemhöhlen auftreten. Diese Tatsachen scheinen für eine Korrelation zwischen *Größe der Thallusfläche* und Erscheinen der Atemhöhlen zu sprechen. Daß aber in Wirklichkeit keine derartige feste Bindung vorliegt, zeigen zwei Versuchsgruppen:

1. Bei farbigem Licht traten im Rot zuerst Atemhöhlen auf. Ins-

¹⁾ Eine gewisse Korrelation zwischen Länge und Breite besteht nur insofern, als der Wert $B : L$ einen gesetzmäßigen Verlauf zeigt.

besondere bei den ersten Versuchen, wo das Licht ganz unzureichend war (S. 344f.), waren die Thalli dann noch winzig klein und *äußerst schmal*. Das lehrt z. B. ein Vergleich von Abb. 18a mit anderen, wo auch eben die ersten Atemhöhlen auftreten (Abb. 3, 5, 9, 31) oder noch keine entwickelt sind (Abb. 2, 4, 26). Auch erwiesen sich besagte Pflänzchen als sehr kraftlos; sie hatten lange zur Entwicklung gebraucht und gingen bald zugrunde.

2. Die Pflanzen bei nur 11° C brauchen sehr lange zur Entwicklung, werden dann aber üppig breit wie Kulturen aus sehr günstigem Licht. Trotzdem entwickeln sie noch keine Atemhöhlen, wenn Pflanzen aus höherer Temperatur von gleicher Länge und sogar geringerer Breite diese schon längst gebildet haben (Abb. 3).

Diese Temperaturversuche lehren zugleich, daß nicht etwa in einem bestimmten *Alter* die Ausbildung der Atemhöhlen zwangsläufig eintritt, denn von den verglichenen Thallis sind die aus 11° ja sogar bedeutend älter als die aus 22°. Dasselbe geht aus den Versuchen mit wechselnder Beleuchtungsstärke hervor. Pflänzchen von geringem Lichtgenuß werden viel älter als besser beleuchtete, ehe sie Atemhöhlen bilden. CZAPPEK (1898, S. 261) zog bei ganz schwachem Licht *Marchantia* nahezu drei Monate, ohne daß sie Atemhöhlen entwickelte.

Es hat also — wenigstens innerhalb weiter Grenzen — *das Auftreten von Atemhöhlen keine Beziehung zum Alter der Pflanzen und zu ihrer Flächengröße*. (Daß sich nun *beliebig* große, insbesondere breite Thalli ohne Atemhöhlen ziehen ließen, soll damit nicht behauptet sein.) Dieses Ergebnis erinnert an die schon S. 378 erwähnten Erfolge einiger Untersucher bei höheren Pflanzen, die Merkmale: Blattgröße und Vorhandensein von Chlorophyll zu trennen und chlorophyllfreie Pflanzen von normaler Gestalt zu ziehen.

In erster Linie sind also äußere Faktoren *unmittelbar* bestimmend für das Erscheinen der Atemhöhlen. Nach den oben mitgeteilten Ergebnissen ist in erster Linie die Beleuchtungsstärke maßgebend. Durch verschiedenen Wassergenuß werden nur geringfügige Unterschiede in der Zeit des ersten Auftretens erzielt; jedoch kann niedere Temperatur sie sehr hinausschieben. — Für die Kormophyten besteht das entsprechende Problem nicht, da ihre Blätter von Jugend auf mit dem Assimilationsgewebe ausgerüstet sind.

Diese Arbeit entstand in den Jahren 1925 und 1926 im Botanischen Institut der Universität Leipzig. Herrn Professor Dr. RUHLAND sage ich für die Anregungen und sonstige Förderung, durch die er stets seinen Anteil an meinen Untersuchungen bewiesen hat, aufrichtigen Dank. Auch Herrn Privatdozenten Dr. BACHMANN bin ich für seine stets gern erteilten Ratschläge zu großem Danke verpflichtet.

Zusammenfassung der experimentellen Ergebnisse.

1. Treibende Brutkörper von *Marchantia* wurden dem Einfluß verschiedener Außenbedingungen ausgesetzt und nach Gewichtszunahme, sowie äußerer und innerer Gestaltbildung untersucht. Für die äußere Gestalt (Abb. 1) sind vor allem kennzeichnend die Länge und die Flügelentwicklung (insbesondere bestimmt durch das Verhältnis Breite:Länge).

2. *Niedere Temperatur* verlangsamt das Wachstum, fördert jedoch die Flügelentwicklung. Kältepflanzen erscheinen also relativ breit, ganz wie Lichtpflanzen. Auffallenderweise verzögert jedoch niedere Temperatur die Ausbildung der Atemhöhlen (Abb. 2—4).

3. Mit *zunehmendem Licht* nehmen Thalluslänge und Flügelentwicklung zu; erst bei sehr starkem Licht (etwa über 2000 MK bei Dauerbeleuchtung) sinkt die Länge wieder ab, während das Verhältnis Breite zu Länge weiter steigt (Abb. 15b). Pflanzen aus schwachem Licht sind also kurz und schmal (Abb. 11), aus mittlerem Licht lang und normal breit (Abb. 13), aus sehr starkem Licht kurz und abnorm breit (Abb. 14). — Auch ausgewachsene Thalli zeigen im Finstern keine Überverlängerung (S. 341).

Durch die Beleuchtungsstärke wird ferner die histologische Ausgestaltung der Atemhöhlen bestimmt, wie schon länger bekannt (S. 340).

4. Bei *farbigem Licht* von etwa gleicher Intensität ist die Entwicklung im Rot am besten, ungünstiger im Blau und noch mehr im Grün¹⁾, d. h. farbiges Licht wirkt in der Reihenfolge: Rot, Blau, Grün wie zunehmende Dunkelheit (Abb. 18, 19).

Dabei *scheint* rotes Licht so zu wirken wie weißes Licht von etwas geringerer Intensität, also bei schwachem Licht wesentlich „ungünstiger“ als gleich intensives Weiß, bei sehr starkem Licht dagegen (wo Weiß bereits zu abnormen Formen führt), „günstiger“. — Das Ultrarot scheint auf die Formbildung ohne Einfluß zu sein.

Bei Versuchen mit Regeneraten waren die Atemhöhlen im Rot normal gebaut, im Blau frei von Assimilationszellen; im Grün wurden fast gar keine gebildet (Abb. 20, 21)¹⁾.

Die Chloroplasten sind (im Unterschied zu anderen Objekten) im roten Licht *flach*, im blauen *rund* (Abb. 22). Sie liegen im Grün in Antistrophe, im Blau in Diastrophe, im Rot in Peristrophe.

5. Mittlerer *Wassergehalt des Substrates* (Agar) ist für den Gesamtzuwachs am günstigsten (Gewichtsbestimmung). Auch die Länge hat hier ihr Maximum und fällt nach der größeren und geringeren Feuchtigkeit hin ab; die Flügelentwicklung wird dagegen durch zunehmende Trockenheit stets gefördert (Abb. 23). — Die Wirkung zunehmender

¹⁾ Das verwendete blaue Licht enthält sehr viele, das grüne Licht fast nur Strahlen, die von der Pflanze nicht absorbiert werden. Vgl. S. 342 ff. u. 376 Anm.

Trockenheit zeigt also hierin Übereinstimmung mit der Wirkung zunehmenden Lichtes.

6. *Wassergehalt der Atmosphäre* und des Substrates wirken in gleichem Sinne, d. h. ihre Wirkungen addieren sich. Daher fördert bei feuchtem Substrat zunehmende Trockenheit der Luft Längen-, Flügelentwicklung und damit Gesamtzuwachs (Abb. 24, 25); bei trockenem Substrat dagegen wird die Streckung gehemmt (weil ihr zu große Trockenheit schadet), die Breite dagegen (weil ihr größte Trockenheit am günstigsten ist) weiter gefördert. Bei feuchtem Substrat + trockener Luft oder trockenem Substrat + feuchter Luft entstehen aus demselben Grunde ähnliche Gestalten (Abb. 27 b ~ 28 a).

7. Zunehmende *Konzentration der Nährlösung* wirkt wie zunehmende Trockenheit des Substrates (Abb. 30, 31). Allerdings ist ohne erkennbare Ursache das Längenoptimum oft weit nach der schwächsten Konzentration zu verschoben; aber die anfängliche *Gewichtszunahme* bei steigender Konzentration bleibt stets deutlich gewahrt. — Da die genannten Erfolge auch bei Steigerung der Konzentration durch NaCl eintreten, ist erwiesen, daß der Einfluß verschieden konzentrierter Lösungen nicht auf ihrer Nährkraft, sondern auf ihrem osmotischen Wert beruht. — Bereits osmotische Unterschiede von Bruchteilen einer Atmosphäre sind morphogenetisch wirksam.

8. Zunahme von Licht, Kälte und Trockenheit wirken in gleichem Sinne auf Längen- und Flügelentwicklung. Diese Übereinstimmung ist jedoch keine durchgängige, indem z. B. das Licht allein bestimmend ist für die *Ausgestaltung* der Atemhöhlen und niedere Temperatur ihr *Auftreten* weit hinausschiebt (Abb. 2—4) (vgl. S. 382). —

Bei extremer Wirkung der genannten Faktoren treten Bildungsabweichungen, insbesondere oft Adventivspore, auf (Abb. 17, 29, 34). Letztere entstehen aus mehreren Zellen (Abb. 36). — Dieselben Entwicklungsstörungen erscheinen als Nachwirkung von *Plasmolyse* (Abb. 33, 35).

9. An einer absterbenden Brutknospe wurde physiologische Isolierung einzelner Zellen beobachtet; diese lieferten neue Thalli, indem sie die Stadien der Sporenkeimung wiederholten (Abb. 37).

Literatur.

- Bachmann:** Die S. 343 mitgeteilten Ergebnisse sind noch nicht veröffentlicht. — **Beauveri:** Étude des modifications de thalles de *Marchantia* et de *Lunularia* obtenues expérimentalement. Ann. de la soc. Linn. de Lyon 44, 57—69. 1898. — **Bechhold u. Ziegler:** Die Beeinflußbarkeit der Diffusion in Gallerten. Zeitschr. f. physik. Chemie 56, 105—121. 1906. — **Cavers:** On asexual reproduction and regeneration on *Hepaticae*. New phytol. 1903. — **Benecke:** Über die Keimung der Brutknospen von *Lunularia*. Botan. Zeitg. 61, I. Abt., 19—46. 1903. — **Ders.:** Stoffwechsel. In: **BENECKE-JOST**, Pflanzenphysiologie. 1924. — **Bittner:**

Über Chlorophyllbildung im Finstern bei Kryptogamen. Österr. botan. Zeitschr. 1905. 302—312. — **Blaauw**: Licht und Wachstum II. Zeitschr. f. Botanik 7, 465—532. 1915. — **Bolleter**: *Fegatella conica*. Beih. z. Botan. Zentralbl. I. Abt. 18, 327—408. 1905. — **Brenner**: Untersuchungen an einigen Fettpflanzen. Flora 87, 387—439. 1900. — **Brilliant**: La teneur en eau dans les feuilles et l'énergie assimilatrice. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Paris 178, 21—22. 1924. — **Buch**: Photo- u. Hydrotropismus der Lebermoospflanze. Finska Vetensk. Forhđl. 64 A, 1—79. 1921. — **Czapek**: Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegung. Jahrb. f. wiss. Botanik 32, 175—308. 1898. — **Dachnowski**: Zur Kenntnis der Entwicklungsphysiologie von *Marchantia*. Ebenda 44, 254—286. 1907. — **Dastur**: Water content as a limiting factor in photosynthesis. Ann. of Botany 38, 779—784. 1924. — **Eberhard**: Influence de l'air sec et l'air humide sur la forme et la structure des plantes. Ann. sc. nat. bot. VIII., 18, 69. 1903. — **Fitting**: Lichtperzeption u. phototropische Empfindlichkeit, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Etiololements. Jahrb. f. wiss. Botanik 45, 83—136. 1908. — **Frank, C. J.**, and **Weaver, J. E.**: Root behaviour and crop yield under irrigation. Carnegie Inst. Washington. Publ. No. 357. 1924. Ref. Botan. Zentralbl. N. F. 8, 301f. 1926. — **Gassner**: Beiträge zur Frage der Lichtkeimung. Zeitschr. f. Botanik 7, 609—661. 1915. — **Goebel**: Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora 72, 1889. 17—45. — Ders.: Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzungsber. d. bayr. Akad., Mathem.-naturw. Kl. 26, 447—497. 1897. — Ders.: Organographie II, 1. 2. A. Jena 1915. — **Hansel**: Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. 73, I, 89—95. 1876. — **Höber**: Physikalische Chemie d. Zelle und der Gewebe. 6. A. 1926. — **Hübl**: Die Lichtfilter. Halle 1921. — **Hume, Loomis and Hutton**: Water as a limiting factor in the growth of *Melilotus*. South Dakota. Agric. Exp. Sta. Bull. 191. 1920. Ref.: Bot. Abstr. 13, 299f. 1924. — **Isaburo-Nagai**: Physiologische Untersuchungen über Farnprothallien. Flora N. F. 6, 281—330. 1914. — **Johannsen**: Elemente d. exakten Erblchkeitslehre. Jena 1913. — **Jost**: Formwechsel und Ortswechsel. In: **BENECKE-JOST**, Pflanzenphysiologie. 1923. — **Kamerling**: Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen. Flora, Erg.-Bd., 1—68. 1897. — **Karzel**: Über die Nachwirkungen der Plasmolyse. Zeitschr. f. wiss. Botanik 1926. 551—591. — **Katz**: Die Gesetze der Quellung. Kolloidchem. Beih. 9. 1918. — **Klebs**: Zur Entwicklungsphysiologie der Farnprothallien I—III. Sitzungsber. d. Heidelberg. Akad. d. Wiss., Mathem.-naturw. Kl. 1916/1917. — **Klugh**: The effect of light of different wavelenghts on the rate of reproduction etc. New Phytol. 1925. 186—189. — **Kniep und Minder**: Über den Einfluß verschiedenfarbigen Lichtes auf die Kohlensäure-Assimilation. Zeitschr. f. Botanik 1, 619—650. 1909. — **Kny**: Bau und Entwicklung von *Marchantia*. Sonderabdr. a. d. Text d. Bot. Wandtaf. VIII. Abt. 1890. — **Kohl**: Die Transpiration. Braunschweig 1886. — **Kostytsehew**: Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. 1. Berlin 1926. — **Kreh**: Über die Regeneration der Lebermoose. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 90, 213—302. 1909. — **Küster**: Pathologische Pflanzenanatomie. 3. A. Jena 1925. — **Lamberg**: Das Licht als Wachstumsfaktor. Botan. Arch. 2, 213—228. 1922. — **Lehmann**: Neuere Untersuchungen über Lichtkeimung (Sammelref.) Zeitschr. f. Botanik 1, 122—125. 1909. — Ders.: Einige neuere Keimungsarbeiten (Sammelref.). Ebenda 5, 365—377. 1913. — **Leitgeb**: Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Licht. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. 74, 425—436. 1876. — Ders.: Untersuchungen über die Lebermoose. VI. Marchantiaceen. Graz 1881. — **Linsbaur**: Über Regeneration von Farnprothallien und die Frage der „Teilungstoffe“. Biol. Zentralbl. 46, 80—96. 1926. — **Maximow u. Frei**: Einfluß der Bodenfeuch-

tigkeit auf die Transpiration der Pflanzen. Zeitschr. Russ. Bot. Kgr. 1, 88—89. 1921. Ref.: Botan. Abstr. 14, 287. 1925. — **Mirbel**: Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Marchantia polymorpha*. 1835. Dtsch. in NEES v. ESENBECK, Naturgeschichte d. europäischen Lebermoose 4, 445—484. 1838. — **Mitscherlich**: Über den Einfluß verschiedener Vegetationsfaktoren auf die Höhe des Pflanzenertrages usw. Landwirtschaftl. Jahrb. 43, 649—668. 1912. — Ders.: Das Wirkungsgesetz der Wachstumsfaktoren. Ebenda 56, 71—92. 1921. — Ders.: Das Wirkungsgesetz der Wachstumsfaktoren. Zeitschr. f. Pflanzenern. u. Düngg. Tl. A, 1, 49—84. 1922. (Zusammenfassung der früheren Arbeiten des Verf.) — **Molisch**: Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. 5. A. Jena 1922. — **Müller**: Über Anpassungen der Lebermoose an extremen Lichtgenuß. Ber. d. Dtsch. botan. Ges. 34, 142—152. 1916. — **Pfeffer**: Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen. Würzburger Arb. I, 77—98. 1871. — Ders.: Zur Kenntnis der Kontaktreize. Tübinger Arb. I, 483—535. 1885. — Ders.: Pflanzenphysiologie 2. A. 1. 1897. — Ders.: Ebenda 2. A. 2. 1905. — **Posnjak**: Über den Quellungsdruck. Kolloidchem. Beih. 3, 417—456. 1912. — **Pringsheim, Ernst G.**: Physiologische Studien an Moosen. I. Die Reinkultur von *Leptobryum piriforme*. Jahrb. f. wiss. Botanik 60, 493—530. 1921. — **Reinke**: Untersuchungen über Quellung. Hansteins botan. Abhandl. 4. 1879. — **Renner**: Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung. Jahrb. f. wiss. Botanik 56, 617—667. 1915. — **Ringel-Suessen-guth**: Ruheorgane bei einigen Wasserpflanzen und Lebermoosen. Flora N. F. 15, 27—58. 1922. — **Rippel**: Der Einfluß der Bodentrockenheit auf den anatomischen Bau der Pflanzen usw. Beih. z. Botan. Zentralbl. 36, 1919. 187—260. — Ders.: Wachstumsgesetze bei höheren und niederen Pflanzen. („Naturwiss. u. Landwirtschaft.“) Freising-München 1925. — **Schostakowitsch**: Über die Reproduktions- und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen. Flora 79, Erg.-Bd. 350—384. 1894. — **Sachs**: Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. Würzburger Arb. II, 1879. 226—284. — **Senn**: Gestalt- und Lageveränderungen der Pflanzenchromatophoren. Leipzig 1908. — **Sierp**: Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena*. Zeitschr. f. Botanik 10, 641—729. 1918. — Ders.: Untersuch. über die große Wachstumsperiode. Biol. Zentralbl. 40, 433—457. 1920. — **Stahl**: Über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. Botan. Zeitg. 38. 1880, Sp. 868—874. — Ders.: Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standorts auf die Ausbildung der Laubblätter. Jena'sche Zeitschr. f. Naturwiss. 16. 1883. — **Stameroff**: Zur Frage über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Pflanzen. Flora 83, 135—150. 1897. — **Tammes**: Über die Verbreitung des Carotins im Pflanzenreiche. Ebenda 87, 205—247. 1900. — **Teodorescu**: Influence de l'acide carbonique sur la forme et la structure des plantes. Rev. gén. de bot. 1899. 445—470. — Ders.: La volubilité à l'obscurité. Rev. gén. de bot. 37, 212. 1925. — **Trumpf**: Über den Einfluß intermittierender Belichtung auf das Etiolement. Botan. Arch. 5, 381—410. 1924. — **Ursprung**: Über die Bedeutung der Wellenlänge für die Stärkebildung. Ber. d. botan. Ges. 36, 26—99. 1918. — **Vogt**: Über den Einfluß des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena*. Zeitschr. f. Botanik 7, 193—270. 1915. — **Walter**: Der Wasserhaushalt der Pflanze in quantitativer Betrachtung („Naturwiss. u. Landw.“ H. 6). Freising-München 1925. — Ders.: Die Anpassungen der Pflanzen an Wassermangel. Ebenda H. 9. 1926. — **Wann**: Some of the factors involved in the sexual reproduction of *Marchantia*. Amerc. journ. of bot. 12, 307—318. 1925. — **Warburg und Negelein**: Über den Einfluß der Wellenlänge auf den Energieumsatz bei der Kohlensäure-Assimilation. Zeitschr. f. physikal.

Chem. 106, 191—218. 1923. — **Weinert**: Untersuchungen über Wachstum und tropistische Bewegungserscheinungen der Rhizoiden thallöser Lebermoose. *Botan. Zeitg.* 67, I. Abt. 201—231. 1909. — **Wiesner**: Formänderungen von Pflanzen bei Kultur im absolut feuchten Raume und im Dunkeln. *Ber. d. Dtsch. botan. Ges.* 9, 46—53. 1891. — **Ders.**: Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. *Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl.* 12, Abt. I, 291—350. 1893. — **Ders.**: *Der Lichtgenuß der Pflanzen.* Leipzig 1907. — **Wiesenberg**: Untersuchungen über d. Einfluß des Wassergehaltes des Bodens auf den Pflanzenertrag. *Botan. Arch.* 14, 261—283. 1926. — **Willstätter und Stoll**: Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. 1918. — **Zimmermann**: Über die Einwirkung des Lichtes auf den *Marchantia*-Thallus. *Würzburger Arb.* II, 665—669. 1882.
