Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme der Wasserpflanzen.

Von **Karl Snell.**

(Mit 2 Abbildungen im Text.)

Mehr aus praktischem als rein wissenschaftlichem Interesse hat Raymond Pond[18]) im Auftrage der biologischen Station der Great Lakes in einer jüngst erschienenen Arbeit die biologischen Beziehungen der Wasserpflanzen zum Substrat untersucht. Es kam darauf an festzustellen, welchen Nutzen die festgewurzelten Wasserpflanzen der Fischzucht gewähren, insbesondere inwieweit die Nahrungsverhältnisse für die Fische in diesen Seen durch solche Wasserpflanzen beeinflußt würden. Zu diesem Zwecke war eine Beantwortung der Frage von Wichtigkeit, ob die im Boden wurzelnden Wasserpflanzen ihre Nahrung mit der ganzen Oberfläche aus dem Wasser nehmen oder durch die Wurzeln dem Boden entziehen. Im ersteren Fall würden dem Wasser Nährstoffe entnommen, die beim Verfall der Pflanzen wieder frei würden, im zweiten Fall würden aber durch die Pflanzen die Bodensalze in wertvolle Nährstoffe umgewandelt und der Nährstoffgehalt des Wassers vermehrt. Pond konstatierte eine große Abhängigkeit der normal im Boden wurzelnden Wasserpflanzen vom Boden. Es zeigte sich, daß solche Pflanzen schlechter wuchsen, wenn sie über dem Boden verankert waren und ihre Wurzeln verhindert wurden, in den Boden einzudringen. Er glaubt, dieses Verhalten der verankerten Pflanzen darauf zurückführen zu können, daß in ihren Zellen ein Mangel an Phosphor und Kalium eintritt und infolgedessen eine Anreicherung von Stärke, wodurch pathologische Erscheinungen hervorgerufen werden.

Bezüglich der Frage nach der Nahrungsaufnahme der submersen Wasserpflanzen gehen die Ansichten der Forscher, die sich mit diesem Gegenstand beschäftigten, stark auseinander. Im allgemeinen findet man die Ansicht vertreten, daß die Nahrungsaufnahme durch die ganze Oberfläche mittelst Diffusion aus dem umgebenden Wasser stattfinde und diese Ansicht gründet sich auf die anatomische Beschaffenheit der Wasserpflanzen, bei denen sich mehr oder weniger stark reduzierte Leitungsbahnen vorfinden, auf die schwache Ausbildung der Epidermis und auf die Reduktion des Wurzelsystems. In diesem Falle käme der Wurzel nur die Bedeutung eines Haftorganes zu. Andererseits kann man schwer annehmen, daß die Leitungsbahnen, die trotz ihrer geringen Ausbildung doch einmal vorhanden sind, nur als ererbte Gebilde völlig zwecklos seien. Eine

große Reihe Autoren hat sich mit dieser Frage beschäftigt. Der eine Teil hat sich aber nur auf eine anatomische Untersuchung beschränkt, ohne auf experimentellem Wege Auskunft zu suchen. Gruppiert man die einzelnen Ansichten nach der Methode der Untersuchung, auf die sie sich gründen, so findet man, daß die anatomische Untersuchung zu der Ansicht geführt hat, die Wurzeln seien nur als Haftorgane zu betrachten und die Nahrungsaufnahme erfolge durch die ganze Oberfläche. Dieser Meinung sind z. B. Schenck[23]), Frank[5]), Ludwig[14]), Sachs[20]) usw. Die experimentelle Untersuchung hat aber alle Forscher, die sich damit beschäftigten, zu der Überzeugung geführt, daß die Wurzeln nicht nur als Haftorgane zu betrachten seien, sondern daß ihnen auch die Funktion der Nahrungsaufnahme zukommt, und daß ein aufsteigender Wasserstrom auch in Wasserpflanzen vorhanden sei. Als erster, der sich experimentell an diese Frage gewagt hat, ist Unger[25]) zu nennen, dessen Experimente keine allgemeine Anerkennung fanden. Unger brachte Exemplare von Potamogeton crispus und von Ranunculus fluitans so in zwei mit Wasser gefüllte Gefäße, daß beide Enden ins Wasser tauchten. Der mittlere Teil wurde durch ein gebogenes Glasrohr gegen Vertrocknen geschützt. Die Zunahme des Wassers auf Seiten der Blätter konnte an einer Skala abgelesen werden. Nach acht Tagen konstatierte Unger im ersten Fall eine Vermehrung des Wassers um 1,6 g, im zweiten Fall eine solche von 0,8 g. Dieses Wasser war nach Ungers Bericht durch die Blätter ausgeschieden und mußte folglich durch die Wurzeln aufgenommen sein. Wieler[28]) hat die Ungerschen Versuche nachgeprüft. Es war ihm aber nicht möglich, eine einwandsfreie Versuchsanordnung zu finden und er kam deshalb zu keinem sicheren Resultat. Ebenso hat auch Straßburger[24]) die Ungerschen Versuche nicht erfolgreich nachmachen können. Weiter haben sich Sauvageau[21]), Wieler[28]), Hochreutiner[10]), Forel[4]) und als letzter Pond[18]), auf dessen Arbeiten ich noch zurückkomme, für die Nahrungsaufnahme durch die Wurzeln ausgesprochen und diese Annahme durch experimentelle Beweise zu bestätigen gesucht.

Ludwig[14]) findet in dem Fehlen „der Wurzelhaare etc.“ einen Beweis für die Annahme, daß den Wurzeln der submersen Wasserpflanzen die Rolle der Nahrungsaufnahme verloren gegangen sei und die Wurzeln in der Hauptsache da, wo sie vorhanden sind, als Haftorgane dienen. Der Beweis ist aber nicht stichhaltig, da tatsächlich bei den meisten Wasserpflanzen Wurzelhaare vorhanden sind. Man kann sich leicht überzeugen, daß z. B. Elodea canadensis, wenn sie im Boden wurzelt, sehr schöne Wurzelhaare ausbildet. Will man also die Nahrungs-

aufnahme durch die Wurzeln mit dem Fehlen oder Vorhandensein von Wurzelhaaren beweisen, so muß auf Grund des wirklichen Vorhandenseins der Wurzelhaare den Wurzeln diese Funktion zukommen.

P. Weinrowsky[27]) und zu gleicher Zeit auch M. v. Minden[15]) unterwarfen die Apikalöffnungen und Wasserspalten der Wasserpflanzen einer eingehenden anatomischen und physiologischen Untersuchung und beschrieben für die allermeisten submersen und schwimmenden Wasserpflanzen solche Hydathoden. Sie konstatierten auch, daß eine Ausscheidung von Wassertropfen an den Stellen stattfindet, an denen die Hydathoden sich finden, sobald der betreffende Teil über Wasser gehalten und mit einer Glasglocke überdeckt wurde. Sowohl Weinrowsky als auch v. Minden betrachten die Apikalöffnungen als Ausflußstellen des in der Pflanze zirkulierenden Wasserstromes. Weinrowsky glaubt aber, daß „unter abnormen Verhältnissen Scheitelöffnung und Epidermis das zum Leben der Pflanze notwendige Wasser aus dem umgebenden Medium absorbieren können". Hier anschließend nimmt auch Burgerstein[3]) an, „daß, wie in Landpflanzen auch in submersen Wasserpflanzen ein Transpirationsstrom existiert, dessen Abflußstellen die Apikalöffnungen der Blätter sind". Er ist der Meinung, „daß diese Pflanzen stark transpirationsfähig sind. Daß sie in trockener Luft rasch welk werden, auch dann, wenn sie mit dem unteren Kaulomende oder mit den Wurzeln in Wasser stehen, erklärt sich eben aus der starken Transpirationsfähigkeit in Verbindung mit der sehr reduzierten Leitungsfähigkeit für Wasser".

Nach neueren anatomischen Untersuchungen von Géneau de Lamarlière[13]) ist auch in der Ausbildung der Epidermis den Landpflanzen gegenüber nur insofern ein Unterschied, als die Epidermis und die darüber liegende Cuticula bei Wasserpflanzen weniger dick sind.

Géneau de Lamarlière untersuchte: Ranunculus fluitans L., Caltha palustris L., Nymphaea alba L., Myriophyllum spicatum L., Hottonia palustris L., Elodea canadensis L., Potamogeton densus L., Glyceria spectabilis M. u. K. und Equisetum limosum L. und fand bei allen eine Cuticula von gleicher chemischer Beschaffenheit wie bei Landpflanzen. Obwohl diese Cuticula sehr dünn ist, so wird sie doch eine Aufnahme von Nährsalzlösung durch Diffusion erschweren, wenn auch nicht ausschließen.

Es war nun die Aufgabe der vorliegenden Arbeit, der Frage nach der Nährstoffaufnahme sowohl der submersen, festgewurzelten, als auch der schwimmenden Wasserpflanzen, soweit dieselben überhaupt Wurzeln ausbilden, nachzugehen. Die Untersuchungen wurden im pflanzen-physiologischen Institut in München unter Leitung des Herrn

Prof. Dr. Goebel ausgeführt. Für seine mir in liebenswürdigster Weise stets zuteil gewordene Unterstützung sage ich meinem hochverehrten Lehrer auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank.

I. Versuche über das Wachstum von festgewurzelten, submersen Wasserpflanzen unter verschiedenen Bedingungen.

In der oben angeführten Arbeit von Pond wurde die Frage nach der Abhängigkeit festgewurzelter, submerser Wasserpflanzen vom Bodensubstrat untersucht. Es fragte sich, ob eine Nahrungsaufnahme durch die Wurzeln erfolge und inwieweit diese Pflanzen auf eine Nahrungsaufnahme aus dem Boden angewiesen seien. Zu diesem Zwecke wurden verschiedene solcher Wasserpflanzen teilweise in sorgfältig gewaschenem Sand und reinem Leitungswasser kultiviert, teilweise zum Vergleich normal in guter Erde. Ein anderer Teil wurde verankert, sowohl in dem Wasser über Sand als auch in dem Wasser über Erde und die Wurzeln durch Unterstellen von Glasschalen verhindert in das feste Substrat einzudringen. Die Versuche wurden in zwei großen Glasaquarien ausgeführt. Pond fand nun, daß die Pflanzen, die in der Erde wurzelten, das weitaus größte Wachstum zeigten. Die in Sand wurzelnden Pflanzen waren bedeutend weniger gewachsen und die verankerten verhielten sich in beiden Fällen völlig gleich. Dieser letzte Satz erschien mir unwahrscheinlich, da im Wasser über nährstoffreicher Erde mehr Nährstoffe vorhanden sein müssen als in Wasser über gereinigtem Sand und die Bedingungen in beiden Fällen sonst völlig gleich waren. Es hätten somit die über Erde verankerten Pflanzen ein besseres Wachstum aufweisen müssen, ganz gleichgültig ob eine Nahrungsaufnahme durch die Wurzeln stattfindet oder durch die ganze Oberfläche. Es kann sich hier nur um die Menge der vorhandenen Nährstoffe handeln und nicht um die Art der Aufnahme, die in beiden Fällen die gleiche sein konnte. Ich habe eine Reihe dieser Versuche nachgeprüft und kam zu Resultaten, wie sie meiner Vermutung entsprachen.

Im folgenden seien einige meiner Untersuchungen mitgeteilt. Die Verankerung wurde in der Weise ausgeführt, daß an einem quer durch das Gefäß etwa 10 cm über dem Substrat befestigten Holzstäbchen Baststreifen wie die Haare an einem Geigenbogen aufgespannt waren. Zwischen Bast und Holzstäbchen wurden die Pflanzen ohne weitere Befestigung locker aufgehängt, der Auftrieb im Wasser bewirkte von selbst eine aufrechte Stellung der Pflanzen. Durch untergestellte Glasschalen wurde auch hier ein Eindringen der Wurzeln in den Boden

verhindert. Um mich nicht immer wiederholen zu müssen, seien die verschiedenen Bedingungen, unter denen die Pflanzen kultiviert wurden, in folgender Weise bezeichnet:

Es heißt:

a) = in Erde gesteckt;
b) = über der Erde im Wasser verankert;
c) = in Sand gesteckt;
d) über dem Sand im Wasser verankert.

Versuch 1. Der Versuch wurde in zwei Glasaquarien, die im Kulturhaus des pflanzenphysiologischen Instituts in München aufgestellt waren, ausgeführt. In dem einen Aquarium befand sich Quarzsand, der erst gut gewaschen, dann geglüht und danach mit verdünnter Schwefelsäure behandelt und wieder rein ausgewaschen war.

In dem anderen war passende Erde (Sand, Lehm, Humus). Beide Aquarien wurden mit Leitungswasser gefüllt, das häufig erneuert wurde.

Es wurden 40 möglichst gleichwertige, terminale Stücke von Elodea canadensis, jedes 6 cm lang, ohne Wurzeln und ohne Seitenzweige ausgewählt und je 10 unter den Bedingungen a), b), c) und d) kultiviert. Das Gewächshaus, in dem diese Kulturen standen, ist dem Institut angebaut und erhält nur von einer Seite ungeschwächtes Licht.

Nach wenigen Tagen zeigten sich die Pflanzen stark positiv heliotropisch gekrümmt. Nachdem das Aquarium umgedreht worden war, veränderten besonders rasch die Pflanzen des Versuches a) und b) ihre Lage, so daß sie nach 24 Stunden wieder völlig dem Lichte zugekehrt waren.

Nach Verlauf von 28 Tagen wurde der Versuch abgebrochen und die einzelnen Pflanzen genau gemessen. Das Resultat dieser Messung zeigt die umstehende Tabelle.

(Tabelle siehe nächste Seite.)

Das Ergebnis des Versuches läßt sich danach folgendermaßen zusammenfassen:

1. Die in Erde wurzelnden Pflanzen zeigen die weitaus größte Gesamtlänge von Sproß und Seitentrieben;

2. Sowohl die in Sand wurzelnden, wie die über dem Sand verankerten Pflanzen verhalten sich gleich. Daß die Zahlen genau gleich sind, ist wohl nur zufällig;

3. Die im Wasser über der Erde verankerten Pflanzen sind besser gewachsen als die im Wasser über Sand verankerten;

4. Die Wurzeln, die nicht in ein festes Substrat eingedrungen sind, haben keine Wurzelhaare ausgebildet;

Versuche über das Wachstum von Elodea canadensis.

Ursprüngliche Länge 6 cm. Versuchsdauer 28 Tage.

Bedingung	Länge des Hauptsprosses	Zahl der Seitentriebe	Gesamtlänge der Seitentriebe	Zahl der Wurzeln	Gesamtlänge der Wurzeln	Bemerkung	Gesamtlänge von Sproß + Seitentrieben
a) In Erde wurzelnd	16,0	2	10,0	3	10,0	Mit Wurzelhaaren. Längenangabe der Wurzeln unsicher, da einzelne Stücke abgerissen sind	209,5 + 98,5
	23,0	4	26,5	5	59,0		
	23,5	2	7,5	3	32,0		
	19,0	2	4,5	3	16,0		
	19,0	1	4,5	3	41,0		
	20,0	3	7,5	2	14,0		
	29,5	4	9,0	3	34,0		
	23,0	2	6,0	2	18,0		
	19,0	5	12,5	3	21,0		
	17,5	3	10,5	2	21,0		
	209,5	28	98,5	29	266,0		308,0
b) Im Wasser über der Erde verankert	14,5	2	3,0	3	49,0	Ohne Wurzelhaare	144,0 + 33,5
	13,5	—	—	2	24,0		
	12,0	1	3,0	2	20,0		
	11,5	2	4,0	3	27,0		
	18,5	1	3,5	3	39,0		
	16,0	3	8,0	3	32,0		
	13,0	—	—	2	25,0		
	14,0	2	4,5	2	27,0		
	17,0	1	1,5	3	44,0		
	14,0	2	6,0	3	48,0		
	144,0	14	33,5	26	335,0		177,5
c) In Sand wurzelnd	7,0	1	2,0	2	16,5	Die im Substrat befindlichen Teile der Wurzeln sind stark behaart	93,0 21,0
	8,0	—	—	2	10,0		
	11,0	1	1,0	3	17,0		
	8,0	—	—	1	13,5		
	12,5	2	3,0	4	29,5		
	10,5	2	3,5	3	19,0		
	7,0	2	4,0	3	10,0		
	11,5	2	5,0	4	25,0		
	6,5	1	1,5	2	15,0		
	11,0	1	1,0	2	19,0		
	93,0	12	21,0	26	174,5		114,0
d) Im Wasser über dem Sand verankert	10,0	—	—	2	20,0	Ohne Wurzelhaare	95,0 19,0
	10,0	2	1,5	2	27,0		
	12,0	1	3,5	4	42,0		
	6,5	2	2,5	2	23,0		
	7,0	—	—	1	9,5		
	8,5	1	2,5	2	11,0		
	9,0	—	—	3	5,5		
	11,0	1	1,0	3	22,0		
	12,0	2	2,0	4	36,0		
	9,0	3	6,0	4	40,0		
	95,0	12	19,0	27	236,0		114,0

5. Die Pflanzen des Versuches a) und b) waren kräftiger und reagierten stärker heliotropisch.

Versuch 2. Unter den vier angegebenen Bedingungen wurden nun je acht terminale Stücke von Potamogeton densus, jedes 15 cm lang, ohne Wurzeln und Seitentriebe, kultiviert. Versuch a) und b) wurden in einem Bassin des botanischen Gartens ausgeführt, c) und d) in einem Holzkübel, der im Garten eingegraben war und wie oben gereinigten Sand und Leitungswasser enthielt. Das Wasser des Kübels wurde häufig erneuert.

Nach Verlauf von 40 Tagen wurde der Versuch abgebrochen und nur die Länge von Sproß und Seitentrieben gemessen.

Die Gesamtlänge von Sproß und Seitentrieben betrug:

a) In Erde wurzelnd	3671,0 cm
b) Über der Erde verankert	819,0 „
c) Im Sand wurzelnd	1032,0 „
d) Über dem Sand verankert	718,0 „

Sämtliche Pflanzen haben geblüht.

Die in Sand wurzelnden Pflanzen waren dünn und nach dem Licht gestreckt. Das mag daher rühren, daß sie einen weiteren Weg bis zum Wasserspiegel hatten, als die höher hängenden verankerten Pflanzen. Es ist leider unterblieben die Trockensubstanz von c) und d) zu bestimmen, doch wäre sicher kein großer Unterschied vorhanden gewesen.

Auch hier zeigt sich wieder, daß die über Erde verankerten Pflanzen besser gewachsen sind, als die über Sand verankerten.

Es wäre nun zu denken, daß die Pflanzen mit dünnen, in schmale Zipfel aufgelösten Blättern ein anderes Verhalten zeigen, als solche mit breiten Blättern. Es liegt die Annahme nahe, daß hier die Nahrungsaufnahme weit mehr durch die ganze Oberfläche erfolge und für diese Funktion die Wurzeln ohne Bedeutung seien. Es wurden daher Versuche mit Myriophyllum Nitschei, Myr. scabratum und Ranunculus fluitans gemacht.

Versuch 3. Um hier einen Vergleich ziehen zu können zwischen Pflanzen, die im Boden wurzeln und solchen, die nicht mit den Wurzeln in den Boden eindringen können, wurden je fünf terminale Stücke von Myriophyllum Nitschei, jedes 10 cm lang, ohne Wurzeln, nur unter den Bedingungen a) und b) kultiviert. Der Versuch wurde in einem Holzkübel ausgeführt, der im botanischen Garten eingegraben war. Nach Verlauf von 21 Tagen waren die Größenverhältnisse folgende:

Länge der Sproßachse.

a) Wurzeln in Erde	b) verankert	Gesamtzuwachs		Zuwachs in Proz.		Versuchs-dauer
		a)	b)	a)	b)	
33,0	13,0					
19,0	13,5					
27,0	13,5	79,0	16,5	15,8	3,3	21 Tage
26,0	13,0					
24,0	13,5					
129,0	66,5					

Das Aussehen der Pflanzen in a) war grün und kräftig, in b) rotbraun und kümmerlich.

Das Resultat des Versuches deckt sich auffallend mit dem bei Elodea und Potamogeton erhaltenen. Der Versuch wurde im August 1906 angestellt und um nun ganz sicher zu gehen im April 1907 mit Myriophyllum scabratum wiederholt.

Versuch 4. In gleicher Weise wie in Versuch 3 wurden je 8 terminale Stücke von Myriophyllum scabratum, jedes 10 cm lang, unter den Bedingungen a) und b) in einem Bassin des Kulturhauses kultiviert.

Das Resultat war folgendes:

Länge der Sproßachse.

a) Wurzeln in Erde	b) verankert	Gesamtzuwachs		Zuwachs in Proz.		Versuchs-dauer
		a)	b)	a)	b)	
35,0	15,0					
34,0	15,0					
38,0	22,0					
37,0	17,0					
30,0	23,0	219,0	70,0	27,4	8,8	23 Tage
33,0	19,0					
46,0	22,0					
46,0	17,0					
299,0	150,0					

Auch hier zeigte sich dieselbe Verschiedenheit im Aussehen der Pflanzen. Während der Sproß im Fall a) ein grünes, gesundes Aussehen besaß, war er im Fall b) stark rötlich gefärbt. Die in der Erde zahlreich entwickelten Wurzeln waren weiß und hatten reichlich Nebenwurzeln entwickelt, während die wenigen im Wasser entwickelten Wurzeln der verankerten Pflanzen ein mehr grünes, teilweise rotbraunes Aus-

sehen hatten und nicht verzweigt waren. Die Entstehung der Wurzeln am Sproß war in einem Falle ausschließlich auf den in der Erde steckenden Teil beschränkt, bei den verankerten war diese Zone bedeutend länger. Nach Wacker[26]) findet in Erde ein kräftigeres Längenwachstum der Wurzeln der Landpflanzen statt als im Wasser. In Wasser gewachsene Wurzeln zeigten eine starke Retardation in dem Längenwachstum ihrer Hauptwurzel. Myriophyllum verhält sich danach, wie aus dem vorstehenden Versuch hervorgeht, in bezug auf das Wachstum ihrer Wurzeln wie eine Landpflanze.

Versuch 5. Je 5 terminale Stücke von Ranunculus fluitans, jedes 4 cm Sproßlänge, mit je zwei großen Wasserblättern wurden unter den vier angegebenen Bedingungen kultiviert. Der Versuch wurde, wie der vorige, in Holzkübeln im botanischen Garten angesetzt und vom 20. Juli bis 10. August stehen gelassen. Das Wasser wurde dabei häufig erneuert.

Nach Verlauf dieser Zeit waren die Pflanzen so groß geworden, daß die Kübel nicht mehr ausreichten. Ein Ausschlag in der Länge ist kaum zu bemerken, jedoch ist interessant, daß die Pflanzen des Versuches a) und b) entweder gar keine Wurzeln haben oder nur sehr geringe, dagegen die Pflanzen des Versuches c) und d) bedeutend mehr Wurzeln ausgebildet haben. In der folgenden Tabelle sind die Längenverhältnisse der Sproßachsen und Wurzeln angegeben:

Länge der Sproßachsen und Wurzeln von a) und b)		Länge der Sproßachsen und Wurzeln von c) und d)		Dauer des Versuches
Sprosse	Wurzeln	Sprosse	Wurzeln	
35,0	ohne Wurzeln	46,0	24,0	21 Tage
43,0		39,0	31,0	
55,0		45,0	8,0	
54,0		57,0	7,0	
41,0		35,0	16,0	
50,0		40,0	21,0	
45,0	1,5	41,0	22,0	
43,0	6,0	39,0	26,0	
50,0	30,0	35,0	4,0	
42,0	18,0	46,0	40,0	
458,0	55,5	423,0	199,0	

In den Versuchen a) und b) standen die Pflanzen in nährstoffreichem Wasser, während in c) und d) das Wasser arm an Nährstoffen war. Wenn nun auch zugegeben werden mag, daß das Wachstum bei sämtlichen Pflanzen zum Teil auf Kosten der vorhandenen Baustoffe vor sich ging, so muß doch bei einem Wachstum bis zum zehnfachen

der ursprünglichen Länge eine Aufnahme neuer Nährstoffe stattgefunden haben. Im Falle der wurzellosen muß dann diese Nährstoffaufnahme durch die ganze Oberfläche aus dem umgebenden Wasser vor sich gegangen sein. Es läßt sich dieses Verhalten leicht verstehen, wenn man bedenkt, daß Ranunculus fluitans in der Natur in stark fließendem Wasser steht; es werden ihm also beständig neue Nährstoffe zugeführt so daß eine Aufnahme durch die Wurzeln weniger erforderlich ist.

Im Fall des Versuches c) und d) wurden aber die Pflanzen, teleologisch ausgedrückt, durch den Mangel an Nährstoffen im Wasser veranlaßt Wurzeln auszubilden, um die Nährstoffe dem Boden zu entnehmen, eine Auffassung, die Paul Klemm[11]) in seiner Arbeit über Caulerpa prolifera bereits entwickelt hat. Er hält die Rhizoidbildung vom Standpunkt der lebendigen Pflanze aus für ein Bedürfnis an Nährsalzen. Auf die Faktoren, die hier in Betracht kommen, komme ich später zurück.

Die vorstehenden Versuche bestätigen im allgemeinen die Resultate Ponds und zeigen, daß eine Abhängigkeit der normal festgewurzelten Wasserpflanzen vom Substrat besteht und daß eine Aufnahme von Nährstoffen durch die Wurzeln stattfinden muß. Auch die Pflanzen, wie Myriophyllum, mit stark zerteilten Blättern verhalten sich ebenso wie die mit breiten Blättern.

Andererseits zeigen sie, im Gegensatz zu Pond, daß die Pflanzen, die im Wasser über nährstoffreicher Erde verankert waren, besser wachsen als solche im Wasser über gewaschenem Sand.

Bei c) und d) wurde grober Quarzsand verwandt, vielleicht hat Pond feinen Sand benutzt. Es wäre dann zu denken, daß der Unterschied im Wachstum der Pflanzen von c) und d) auf der Adsorbtion von Nährstoffen in dem feinen Sand hervorgerufen sei. Dem ist aber zu entgegnen, daß nach Angaben von Ramann[19]), die ich durch titrimetrische Untersuchungen nur bestätigen konnte, Quarz ohne adsorbierende Wirkung ist.

II. Versuche, Wasserpflanzen in Nährsalzlösungen zu kultivieren.

Veranlaßt durch das Resultat des Versuches 4, in welchem Ranunculus fluitans insofern ein abweichendes Verhalten zeigte, als er offenbar Nährstoffe durch die ganze Oberfläche aufgenommen hatte, versuchte ich nun Wasserpflanzen in Nährlösungen verschiedener Konzentration zu kultivieren. Findet eine Nahrungsaufnahme durch die ganze Oberfläche statt, so muß in Nährsalzlösungen ein kräftiges Wachstum eintreten und es war zu erwarten, daß unter diesen Umständen die

Wurzeln eine geringere Ausbildung erfahren würden. Ich führte diese Versuche zuerst im August 1906 aus. Es wurden dazu terminale, nicht bewurzelte Stücke von Elodea canadensis und Potamogeton densus in Holzkübeln mit je 16 l Lösung im botanischen Garten angesetzt. Als Nährlösung verwendete ich die v. d. Cronesche Lösung und zwar: 0.5‰, 1,0‰, 1,5‰, 2,5‰, 5,0‰ und 10,0‰, mußte aber nach kurzer Zeit konstatieren, daß sämtliche Pflanzen abfaulten und nicht weiter wuchsen. Ich glaubte diese Erscheinung einer schädlichen Wirkung des destillierten Wassers zuschreiben zu müssen und erneuerte die Versuche in einer Lösung, die mit Leitungswasser hergestellt war, wegen des Kalkgehalts aber ohne Calciumsalz. Die Zusammensetzung des Nährsalzes wurde in folgender Weise modifiziert:

KNO_3 1,0; K_2SO_4 0,5; NaCl 0,5;
$MgSO_4$ 0,5; $Fe_2(PO_4)_3$ 0,5.

Aber auch in dieser Lösung fand nur geringes Wachstum statt und die Pflanzen faulten von unten herauf ab. Als dann im Frühjahr des folgenden Jahres die Versuche mit mehr verdünnten Nährlösungen und bei niedrigerer Temperatur von Neuem angestellt wurden, war das Resultat wesentlich anders.

Versuch 6. Der erste derartige Versuch wurde schon Ende Februar im Kulturhaus begonnen, als das Wasser im Durchschnitt eine Temperatur von etwa 12° C hatte. Es wurden zu diesem Versuche je sechs möglichst gleichwertige, terminale Stücke von Ranunculus fluitans benutzt und dabei auf die Entwicklung der Wurzeln geachtet. Ein Teil a) wurde in einem Glasaquarium in Leitungswasser, der andere Teil b) in einem Holzkübel mit Leitungswasser + 0,1‰ Nährsalz ohne Calcium angesetzt. Die Bedingungen des Versuches waren insofern verschieden, als die Pflanzen im Glasaquarium von allen Seiten hell beleuchtet waren, im Holzkübel dagegen war nur schwache Beleuchtung, da die schrägen Lichtstrahlen bei der einseitigen Beleuchtung des Glashauses nur wenig in das Wasser eindringen konnten und deshalb die Bedingungen für die Entwicklung der Wurzeln weit günstiger waren. Nach Untersuchungen von L. Kny[12]) wird nämlich das Längenwachstum der Bodenwurzeln durch diffuses Tageslicht verzögert, durch Dunkelheit begünstigt. Trotzdem fand sich folgendes Resultat:

(Tabelle siehe nächste Seite oben.)

Ein weiterer Versuch mit Nährsalzlösung wurde Anfang März im Viktoriahaus angesetzt. Infolge der kalten Witterung in diesem Monat

	Anzahl der Wurzeln							Gesamtlänge der Wurzeln						
	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	Sa.	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	Sa.
a)	3	2	3	3	0	0	**11**	17,0	2,5	5,5	16,6	0	0	**41,6**
b)	3	0	0	1	1	3	**8**	1,1	0	0	0,5	0,1	11,0	**12,7**

war auch hier die Temperatur des Wassers im Durchschnitt die gleiche wie im vorigen Versuch, d. h. etwa 12° C.

Versuch 7. Je fünf ziemlich gleichwertige, 30 cm lange, terminale Stücke von Ranunculus fluitans wurden in Holzkübeln verankert. Zu dem Versuch wurde reines Leitungswasser verwendet, teilweise mit Nährsalzen die Stickstoff enthielten, einmal ohne Nährsalz und einmal nur mit Salpeter. Die Lösungen kamen in folgender Weise zur Verwendung:

I. Leitungswasser ohne Zusatz,
II. „ mit Erde,
III. „ + 0,3 ‰ KNO_3,
IV. „ + 0,1 ‰ Nährsalz v. d. Crone,
V. „ + 0,5 ‰ „ „ „

Das Resultat des Versuches gibt umstehende Tabelle.

(Tabelle siehe nächste Seite.)

Die Länge der Wurzeln weist bedeutende Unterschiede auf. Im Fall I findet sich die größte Länge, im Fall III die geringste. Im ersten Fall haben wir es mit reinem Leitungswasser zu tun, dem keinerlei Nährstoffe beigegeben sind, während im dritten Falle 0,3 ‰ Salpeter im Wasser gelöst waren. Berechnet man in den übrigen Fällen die Menge des gelösten Salpeters, so zeigt sich die auffallende Tatsache, daß je weniger Salpeter im Wasser vorhanden ist, je größer die Länge der Wurzeln ist. Sehen wir von Fall II ab, für den ich keine Stickstoffbestimmung gemacht habe, so ist der Zusatz an Salpeter für die einzelnen Lösungen von je 30 l folgender: Nr. I 0 g; Nr. IV 1,2 g; Nr. V 6,0 g; Nr. III 9,0 g.

Die in diesen Lösungen erreichte Wurzellänge: Nr. I 194,5; Nr. IV 160,0; Nr. V 110,0; Nr. III 61,0. Auch die Anzahl der Wurzeln wächst, wie aus der Tabelle hervorgeht, in gleicher Weise wie die Länge der Wurzeln.

Eine gleiche Erfahrung machte W. Benecke[1]) an den Rhizoiden der Brutknospen von Lunularia cruciata. In seiner Arbeit „Über die Keimung der Brutknospen von Lunularia cruciata“ widmet er ein Kapitel

Dauer des Versuches 21 Tage.

Die Zahlen in den Klammern geben die Anzahl der Wurzeln an.

		Gesamtlänge	
		der Wurzeln	der Sprosse
Nr. I.	1.	37,0 (4)	58,0
	2.	105,0 (8)	51,0
	3.	11,5 (2)	42,0
	4.	18,0 (3)	57,0
	5.	23,0 (4)	45,0
		194,5 (21)	253,0
Nr. II.	1.	17,0 (3)	45,0
	2.	14,0 (3)	55,0
	3.	7,5 (1)	44,0
	4.	4,0 (1)	45,0
	5.	51,0 (7)	40,0
		93,5 (15)	229,0
Nr. III.	1.	24,5 (2)	47,0
	2.	9,0 (3)	50,0
	3.	4,5 (3)	46,0
	4.	1,0 (1)	43,0
	5.	22,0 (5)	52,0
		61,0 (14)	238,0
Nr. IV.	1.	51,0 (6)	49,0
	2.	25,0 (3)	44,0
	3.	38,0 (5)	54,0
	4.	28,0 (3)	57,0
	5.	18,0 (2)	52,0
		160,0 (19)	256,0
Nr. V.	1.	30,5 (5)	55,0
	2.	27,5 (4)	60,0
	3.	23,0 (4)	52,0
	4.	23,5 (4)	56,0
	5.	5,5 (2)	46,0
		110,0 (19)	269,0

einem Ausblick auf höhere Pflanzen, in welchem die Literatur über die Frage der Einwirkung von Stickstoffverbindungen auf das Wachstum der Wurzeln angegeben ist. Er führt eine Reihe von Beobachtungen an Wurzeln höherer Pflanzen an, die mit seinen Erfahrungen an den Rhizoiden der Brutknospen von Lunularia übereinstimmen. Außer den dort als untersucht aufgeführten Pflanzen zeigt also nach meiner Be-

obachtung auch Ranunculus fluitans eine reichlichere Wurzelentwicklung bei Stickstoffmangel als in vollständiger Nährlösung.

Allerdings sind auch im Leitungswasser Stickstoffverbindungen enthalten, doch kommt es hier nur auf einen Vergleich verschiedener Mengen an. Benecke glaubt nun diese Wachstumserscheinung der Wurzeln besser so interpretieren zu können, „daß wir von einer Verkürzung der Wurzeln durch Nitratüberfütterung anstatt von einer Überverlängerung durch Nitratmangel sprechen".

Nehmen wir nun an, daß die Aufnahme von Nährstoffen durch die Wurzeln erfolgt, so müßte bei einer Verkürzung der Wurzeln eine geringere Ernährung der ganzen Pflanze eintreten und die Länge des Sprosses hinter der Länge normal ernährter Pflanzen zurückbleiben. Eine solche Beeinflussung des Sproßwachstums zeigte sich aber bei Ranunculus fluitans nicht. Wie aus der Tabelle hervorgeht, ist die Länge der Sprosse ziemlich gleichmäßig und nicht von der Länge der Wurzeln abhängig. So zeigt z. B. Nr. I bei einer Wurzellänge von 194,5 cm eine Stammlänge von 253,0 cm, während Nr. V nur 110,0 cm Wurzellänge aber 269,0 cm Stammlänge aufweist. Diese Unabhängigkeit des Sproßwachstums von der Größe der Wurzeln zeigte sich schon früher und ist nur möglich, wenn eine Nahrungsaufnahme durch die ganze Oberfläche der Pflanze erfolgt und die Nahrungsaufnahme durch die Wurzeln relativ gering ist.

Als dann ein neuer Versuch in ähnlicher Weise Ende März im Viktoriahaus angesetzt wurde, trat helles Wetter ein und durch die Sonnenwärme stieg die Temperatur im Viktoriahaus sehr schnell auf eine ungewöhnliche Höhe. Nach wenigen Tagen waren alle Versuchspflanzen abgefault. Ich glaube, das Faulen der Wasserpflanzen bei einer Kultur in Nährsalzlösungen hauptsächlich auf die Höhe der Temperatur zurückführen zu können, war doch auch bei den ersten Versuchen im August die Temperatur des Wassers in den Kübeln sehr hoch. Dieses Faulen der Pflanzen trat nicht ein, als dann der Versuch in gleicher Weise im Freien angesetzt wurde, wo die Temperatur des Wassers im Durchschnitt 10—12° C hatte und selbst bei andauerndem Sonnenschein sich nicht über 16° C an der Oberfläche erwärmte, während unterhalb die Temperatur geringer war. Die Wirkung der Salpeterlösung auf das Wachstum der Wurzeln war aber bei diesem Versuch nicht so regelmäßig und es scheint, daß trotz der günstigen Resultate der vorhergehenden Versuche hier wohl noch andere Faktoren in Betracht kommen. Natürlich wird das Resultat solcher Versuche auch dadurch beeinflußt, daß das Ausgangsmaterial nicht vollkommen

gleichwertig ist und individuelle Verschiedenheiten eine Rolle spielen. Wichtig war mir bei diesem Versuch, daß auch hier die Länge und das Gewicht der Sprosse ziemlich gleichmäßig war und eine Abhängigkeit von der Größe der Wurzeln nicht zu bemerken war. Aus diesem Verhalten von Ranunculus fluitans schließe ich, daß die Bedeutung seiner Wurzeln für die Nährstoffaufnahme vollkommen zurücktritt, sobald die Pflanze imstande ist, genügend Nährstoffe durch die ganze Oberfläche aufzunehmen. Damit ist aber nicht gesagt, daß den Wurzeln die Funktion der Nährstoffaufnahme vollständig abgeht. Jedenfalls hat sich aber Ranunculus fluitans in allen Versuchen weniger von der Nährstoffaufnahme durch die Wurzeln abhängig gezeigt, als die übrigen untersuchten Wasserpflanzen.

III. Weitere Versuche über das Wachstum von Wasserpflanzen unter verschiedenen Bedingungen.

Um die Nahrungsaufnahme einmal durch die Wurzeln und zum andern Male durch die Blätter zu verhindern, wurden diese Teile in destilliertes, d. h. nährstoffreies Wasser gebracht. Ich benutzte zu dem Versuche folgende Anordnung: In den durchbohrten und halbierten Korken einer weithalsigen Glasflasche wurden bewurzelte Exemplare von Elodea canadensis mit Hilfe von mit flüssigem Paraffin getränkter Watte so befestigt, daß der untere Teil mit den Wurzeln sich in der Flasche in destilliertem Wasser befand. Das Ganze stand in einem Glasaquarium, in dem eine Schicht Erde und darüber Leitungswasser war, so daß der obere Teil in nährstoffhaltendem Wasser stand. In einem anderen Aquarium war die Anordnung umgekehrt. Die Wurzeln waren in der Flasche in Berührung mit stark wasserhaltiger Erde, der Sproß befand sich in destilliertem Wasser. Der Versuch konnte aber nicht durchgeführt werden, da die Pflanzen, deren oberer Teil sich in destilliertem Wasser befand, bald bleich und schlaff herunterhingen und sich auch nach Einleiten von Kohlensäure in das destillierte Wasser nicht veränderten. Erst als das destillierte Wasser durch Leitungswasser ersetzt war, richteten sich die Pflanzen wieder auf und nahmen allmählich wieder grüne Farbe an, waren aber zu sehr erschöpft, um eine Fortsetzung des Versuches zu ermöglichen.

Versuch 8. Der Versuch wurde dann in folgender Abänderung erneuert: Statt des destillierten Wassers wurde reines Leitungswasser benutzt und der Versuch in Holzkübeln im botanischen Garten ausgeführt; als Versuchsobjekt wurde wieder Elodea canadensis benutzt. Die anfängliche Länge des Sprosses war nicht immer gleich, sie wurde

über der Insertionsstelle der Wurzel gemessen und der Zuwachs in Prozenten berechnet. In dem ersten Versuche war die Länge der Sprosse:

1. Wurzel in Erde, Sproß in reinem Leitungswasser: I. 5 cm, II. 5 cm, III. 10 cm, IV. 7 cm = Sa. **27,0 cm.**
2. Wurzeln in reinem Leitungswasser, Sproß in Leitungswasser über Erde: I. 12 cm, II. 7 cm, III. 5 cm, IV. 5 cm = Sa. **29,0 cm.**
3. Normale Bedingungen: Wurzeln in Erde, Sproß im Wasser über der Erde: I. 7 cm, II. 13 cm, III. 9 cm, IV. 9 cm = Sa. **38,0 cm.**

Nach Verlauf von 15 Tagen war bereits ein Ausschlag im Wachstum zu bemerken, so daß der Versuch abgebrochen werden konnte. Die Länge des Sprosses wurde in gleicher Weise gemessen wie zu Beginn des Versuches:

Bedingung	Länge des Sprosses	Zuwachs	Zuwachs in Proz.
1)	I. 27,0 II. 12,0 III. 14,5 IV. 8,0	61,5 — 27,0	127,78
	61,5	34,5	
2)	I. 15,5 II. 13,0 III. 12,0 IV. 9,0	49,5 — 29,0	70,69
	49,5	20,5	
3)	I. 41,0 II. 67,0 III. 43,0 IV. 47,5	198,5 — 38,0	422,37
	198,5	160,5	

Bei 1. waren die Wurzeln von II. und IV. nicht normal entwickelt.

Im Fall 1 konnten nur die Wurzeln Nahrung aufnehmen, im Fall 2 nur der Sproß und die Blätter, im Fall 3 sowohl Wurzel als Sproß und Blätter. Das Resultat des Versuches spricht dafür: 1. daß die Aufnahme durch die Wurzeln von größerer Bedeutung ist, als die Aufnahme durch Sproß und Blätter: 2. daß zu einem besten Wachstum die Aufnahme sowohl durch die Wurzeln als durch die Blätter erforderlich ist.

Versuch 9. Der vorstehende Versuch wurde in gleicher Anordnung mit Potamogeton densus wiederholt. Die anfängliche Länge von Sproß und Seitentrieben war:

1) I. 7,5 + 5,5; II. 4,0 + 5,0; III. 4,0 + 4,0; IV. 4,5 + 4,5 = Sa. **39,0 cm.**
2) I. 4,0 + 4,0; II. 2,0 + 2,0; III. 4,0 + 3,5; IV. 4,0 + 6,0 = Sa. **29,5 cm.**
3) I. 5,0 + 3,5; II. 5,0 + 6,0; III. 5,0 + 2,0; IV. 4,0 + 6,0 = Sa. **36,5 cm.**

Nach Verlauf von 15 Tagen waren nur die unter normalen Bedingungen wachsenden Pflanzen völlig intakt, während die übrigen teilweise über dem Kork abzufaulen begannen. Die Größe des Wachstums ist aus folgender Tabelle zu entnehmen:

Bedingung	Länge des Sprosses	Zuwachs	Zuwachs in Proz.
1)	I. 12,0 + 9,5 II. 7,0 + 8,5 III. 9,0 + 7,0 IV. 10,5 + 5,0	68,5 — 39,0	75,6
	68,5	29,5	
2)	I. 4,5 + 5,0 II. 4,0 + 3,0 III. 5,0 + 6,5 IV. 5,5 + 10,0	43,5 — 29,5	47,5
	43,5	14.0	
3)	I. 8,0 + 10,0 II. 9,0 + 17,0 III. 5,0 + 11,0 IV. 8,0 + 11,5	79,5 — 36,5	117,8
	79,5	43,0	

Das Resultat bestätigt im wesentlichen das Resultat des Versuches 8.

Bei den vorstehenden Versuchen hatten die Pflanzen unter normalen Bedingungen insofern andere Verhältnisse, als sie nicht wie die übrigen in einem durchbohrten Kork befestigt waren, sondern in natürlicher Weise in der Erde wuchsen. In den folgenden Versuchen wurde dieser Ungleichheit der Verhältnisse dadurch abgeholfen, daß auch die unter normalen Bedingungen wachsenden, ebenso wie die anderen, in dem Korken einer Glasflasche befestigt wurden.

Versuch 10. Es wurden wieder terminale Stücke von Potamogeton densus verwendet, die vor Beginn des Versuches Wurzeln getrieben hatten.

Anfängliche Länge von Sproß und Seitentrieben:

1) I. 8,5; II. 8,0; III. 6,0 = Sa. **22,5 cm**;
2) I. 11,0; II. 6,0; III. 4,0 = „ **21,0 cm**;
3) I. 5,0; II. 8,0; III. 6,5 = „ **19,5 cm**.

Nach Verlauf von 23 Tagen folgendes Ergebnis:

Bedingung	Länge des Sprosses	Zuwachs	Zuwachs in Proz.
1)	I. 35,5 II. 33,0 III. 18,0	86,5 — 22,5	284,44
	86,5	64,0	
2)	I. 30,0 II. 20,0 III. 6,0	56,0 — 21,0	166,67
	56,0	35,0	
3)	I. 8,0 II. 27,0 III. 33,5	68,5 — 19,5	251,30
	68,5	49,0	

Versuch 11. Ein weiterer Versuch wurde in gleicher Weise wie der vorstehende mit angewurzelten, terminalen Stücken von Myriophyllum scabratum ausgeführt.

Anfängliche Länge von Sproß und Seitentrieben:

1) I. 12,0; II. 14,0; III. 10,5 = Sa. **36,5 cm**;
2) I. 13,0; II. 16,5; III. 14,5 = „ **44,0 cm**;
3) I. 13,0; II. 12,0; III. 13,0 = „ **38,0 cm**.

Nach Verlauf von 30 Tagen folgendes Ergebnis:

Bedingung	Länge des Sprosses	Zuwachs	Zuwachs in Proz.
1)	I. 28,0 II. 32,0 III. 21,0	81,0 — 36,5	121,91
	81,0	44,5	
2)	I. 21,0 II. 22,0 III. 23,0	66,0 — 44,0	50,0
	66,0	22,0	
3)	I. 31,0 II. 25,0 III. 25,0	81,0 — 38,0	113,16
	81,0	43,0	

In allen Fällen sind die Pflanzen, die in der Erde wurzelten, bedeutend besser gewachsen als die, deren Wurzel in reinem Leitungswasser hing. Es wird also durch die beiden letzten Versuche übereinstimmend eine Nährstoffaufnahme durch die Wurzeln bewiesen. Es sei noch bemerkt, daß der untere Teil des Sprosses mit leichtschmelzendem Paraffin verschlossen war.

In den folgenden drei Versuchen wurden die Versuchspflanzen teilweise normal mit Wurzeln kultiviert, teilweise in folgender Weise ohne Wurzeln: Die Wurzeln wurden abgeschnitten und die Schnittfläche mit Gips verkittet. Nach dem in kurzer Zeit erfolgten Festwerden des Gipses wurde noch eine Schicht leichtschmelzendes Paraffin darüber gelegt und die Pflanzen so präpariert in normaler Lage in die Erde gesteckt. Die neuentstehenden Wurzeln wurden immer wieder abgeschnitten und die Schnitte in gleicher Weise verkittet. Der erste dieser Versuche wurde mit Elodea canadensis gemacht. Der mittlere Zuwachs betrug 110,0 % mit Wurzeln und 63,63 % ohne Wurzeln. Der nächste betrifft Myriophyllum scabratum und zeigte einen mittleren Zuwachs von 11,0 % mit Wurzeln und 6,25 % ohne Wurzeln. Zu dem dritten Versuche wurden junge, bewurzelte Exemplare von Sagittaria natans benutzt, deren Wachstum die Tabelle zeigt:

Gesamtlänge der vorhandenen Blätter				Zuwachs	
zu Beginn		nach 4 Wochen			
a)	b)	a)	b)	a)	b)
97,0	124,0	134,0	153,0	1 322,0	930,0
44,0	86,0	92,0	90,0	— 1 007,0	— 848,0
125,0	59,0	129,0	67,0		
104,0	114,0	143,0	108,0	315,0	82,0
122,0	93,0	155,0	87,0	= 31,28 %	= 9,67 %
108,0	97,0	160,0	142,0		
64,0	52,0	64,0	132,0		
124,0	74,0	163,0	42,0		
123,0	39,0	130,0	52,0		
96,0	110,0	152,0	57,0		
1 007,0	848,0	1 322,0	930,0		

IV. Versuche über die Aufnahme von nachweisbaren Lösungen.

Im folgenden wurde der Versuch gemacht, das Aufsteigen von Flüssigkeiten sichtbar zu machen, die nur durch die Wurzeln aufgenommen sein konnten, sowie die Möglichkeit der Aufnahme von Lösungen durch die ganze Oberfläche zu untersuchen. Trotz zahlreicher Versuche

war ein Aufsteigen von Lithiumnitrat nicht nachweisbar. Es zeigten sich zwar immer rote Linien im Spektrum, die sich aber als Calciumlinien erwiesen, herrührend von auf den Blättern abgelagertem Calciumcarbonat. Diese Versuche wurden sowohl mit Elodea canadensis, als auch mit Ranunculus trichophyllus ausgeführt.

Ein positives Resultat gaben Versuche über das Aufsteigen von Ferrocyankaliumlösung, die sich mit Ferrichlorid als Berliner Blau in den Leitungsbahnen leicht nachweisen läßt. Eine schädliche Einwirkung der Lösung konnte ich nicht bemerken; die Pflanzen waren vielmehr stets bis zur Beendigung des Versuches vollkommen frisch und von gesundem Aussehen.

Versuch 12. In einem Glasgefäß wurde eine einprozentige Lösung von Ferrocyankalium in kaltem Wasser hergestellt. Unverletzte bewurzelte Exemplare von Elodea canadensis wurden so aufgehängt, daß sie mit ihren Wurzeln in diese Lösung eintauchten, während die oberen Teile durch eine Stütze aufrecht erhalten wurden. Die ganze Anordnung befand sich in einem größeren Glaszylinder, in dem durch stets feucht gehaltenes Filtrierpapier eine feuchte Atmosphäre herbeigeführt wurde. Zur Untersuchung wurde am nächsten Tage ein etwa 1 cm großes Stück des Sprosses in der Weise längsgeschnitten, daß nur die mittlere Partie übrig blieb. Diese wurde auf dem Objektträger in Eisenchloridlösung gelegt. Schon mit bloßem Auge, genauer unter dem Mikroskop, zeigte sich stets der mittlere Teil des Längsschnittes von Berliner Blau erfüllt. An den Knoten zeigte sich eine Verbreiterung dieses Streifens. Auch in den Anfang eines Blattes war die Blaufärbung zu verfolgen. Die peripherischen Teile waren stets frei von Färbung. Der Versuch wurde dreimal mit mehr oder weniger deutlichem Erfolge durchgeführt.

In gleicher Weise konnte bei Potamogeton densus ein Aufsteigen der durch die Wurzeln aufgenommenen Lösung von Ferrocyankalium nachgewiesen werden. Die Steighöhe war nur gering, doch zeigte sich auch in den unteren Teilen der Seitentriebe die blaue Farbe. Besonders stark trat die Färbung an den Knoten auf. Die peripherischen Teile waren auch hier frei von Farbe. Nach Bokorny[2]) ist es vorteilhafter Ferrosulfatlösung an Stelle von Ferrocyankaliumlösung zu verwenden. Der Nachweis läßt sich dann mit Ferricyankaliumlösung und Zusatz von wenig Salzsäure als Turnbulls Blau führen. Zu diesem Versuche benutzte ich sowohl bewurzelte wie nicht bewurzelte Exemplare von Elodea canad. Deutliche Blaufärbung in den Leitungsbahnen zeigten nur die mit Wurzeln versehenen. Die übrigen zeigten in der

Peripherie schwache Blaufärbung, die sich auch bei der Untersuchung einer frischen Elodea in Ferricyankalium zeigte. Wahrscheinlich ist die letztere Blaufärbung auf eine Wirkung des eisernen Messers zurückzuführen, mit dem die Pflanzen geschnitten wurden. Der saure Zellsaft bewirkt die Bildung von Ferrosalz, das sich mit Ferricyankalium in gleicher Weise in Turnbulls Blau umsetzt. Dadurch wird die Methode unzuverlässig und unbrauchbar.

Versuch 13. Terminale, etwa 20 cm lange Sprosse von Ranunculus fluitans mit Blättern, aber ohne Wurzeln, wurden teilweise in normaler Lage mit dem unteren Teil in die Lösung von Ferrocyankalium gehängt, zum Teil umgekehrt, sodaß die Blätter und der obere Teil des Sprosses in der Lösung waren, während der basale Teil wie im vorigen Versuch, von Stützen aufrecht erhalten, in feuchter Luft sich befand. Die Versuchspflanzen blieben 24 Stunden unter diesen Bedingungen und zeigten sich nach dieser Zeit noch völlig frisch und ohne eine Spur von Welken.

Bei der Prüfung der wie oben hergestellten Längsschnitte zeigten alle über der Lösung befindlichen Teile Blaufärbung in den Leitungsbahnen, die wieder besonders deutlich in den Knoten hervortrat. Da die aufnehmende Fläche bei den mit den Blättern eintauchenden größer war, so war auch die Intensität der Färbung hier merklich stärker. Die Farbe war in jedem Fall wieder vollständig auf die Leitungsbahnen beschränkt und die peripherischen Teile frei von Färbung. In den Knoten zeigten sich auch die Querschnittsbilder der in die Seitensprosse abgehenden Leitungsbahnen deutlich blau gefärbt. In derselben Anordnung wurden auch bewurzelte Exemplare von Berula angustifolia, Elodea densa und Ranunculus trichophyllus untersucht. Alle nahmen die Lösung sowohl durch die Wurzeln als auch durch die Blätter auf, und immer war in den Knoten der in feuchter Luft befindlichen Teile das Berliner Blau nachzuweisen.

In Verfolgung dieser Versuchsergebnisse untersuchte ich nun die Möglichkeit der Aufnahme und des Aufsteigens von Ferrocyankaliumlösung in ganzen bewurzelten Pflanzen von Ranunculus fluitans. Wegen der großen Länge dieser Pflanzen benutzte ich eine Versuchsanordnung, die der der Ungerschen Versuche entsprach. In die Vorlage einer Glasretorte brachte ich die Lösung von Ferrocyankalium. Die Pflanzen wurden nun einmal mit der Wurzel, das andere Mal mit den Blättern in diese Lösung gebracht, während der übrige Teil durch den Hals der Retorte in die Erweiterung geleitet wurde. Die inneren Wände waren

angefeuchtet, so daß die nicht in die Lösung eintauchenden Teile in feuchter Luft waren und deshalb ein Welken nicht eintrat.

a) Wurzel in der Lösung, Blätter in feuchter Luft:

16. April 1907 nachmittags eingesetzt,
18. „ 1907 morgens etwa 30 cm hoch nachzuweisen,
19. „ 1907 „ nichts nachzuweisen,
20. „ 1907 „ bis oben hin (etwa 50 cm) nachzuweisen.

b) Blätter in der Lösung, der basale Teil mit der Wurzel in feuchter Luft:

16. April 1907 nachmittags eingesetzt,
18. „ 1907 mittags etwa 10 cm hoch nachzuweisen,
19. „ 1907 morgens bis ans basale Ende (etwa 50 cm) nachzuweisen,
20. „ 1907 „ ebenso.

Es haben sich bei diesen Untersuchungen immer einzelne Pflanzen gefunden, in denen die Lösung nicht nachzuweisen war. Ich vermute, daß es sich hier um alte Pflanzen handelte oder solche, die noch im Zustand der Winterruhe waren. Es ist also erforderlich, stets eine größere Menge Exemplare zu untersuchen, damit man nicht zu falschen Schlüssen kommt. Aus diesen Versuchen hat sich ergeben, daß sowohl durch die Wurzeln als auch durch die Blätter Lösungen aufgenommen werden können.

Ich versuchte nun die Bedingungen, den natürlichen dadurch näher zu bringen, daß ich in die Vorlage der Retorte die Lösung und in die Retorte selbst Wasser gab, so daß die beiden Enden der Pflanzen in Flüssigkeit tauchten und nur der mittlere Teil im Hals der Retorte sich in feuchter Luft befand.

a) Wurzeln in Lösung, Blätter in Wasser:

23. April 1907 nachmittags eingesetzt,
25. „ 1907 „ etwa 10 cm hoch nachzuweisen,
26. „ 1907 morgens ebenso bis 10 cm,
nachmittags „ „ 10 „
27. „ 1907 morgens nichts nachzuweisen.

b) Blätter in Lösung, Wurzeln in Wasser:

23. April 1907 nachmittags eingesetzt,
25. „ 1907 „ nichts nachzuweisen,
26. „ 1907 morgens bis 5 cm „
nachmittags nichts „
27. „ 1907 morgens bis 5 cm „

c) Auf beiden Seiten Lösung:

Zwei lange Exemplare blieben 3 Tage im Apparat. In dem ersten war die Lösung bis 20 cm hoch nachzuweisen, dann folgte eine Strecke von 10 cm ohne Lösung und darauf war die etwa 10 cm rückwärts auf-

gestiegene Lösung nachzuweisen. In der anderen Pflanze war weder vorwärts noch rückwärts etwas aufgestiegen. In dieser Anordnung erwies sich der aufsteigende Strom stets stärker als der absteigende, obwohl die aufnehmende Fläche bei den Wurzeln geringer war als bei den Blättern. Ich möchte deshalb auch den Ungerschen Versuch im Prinzip nicht bezweifeln, obwohl mir die Menge des beförderten und ausgeschiedenen Wassers zu groß erscheint.

Betrachten wir die vorstehenden Versuche, so hat sich ergeben, daß bei festgewurzelten Wasserpflanzen die Möglichkeit der Nährstoffaufnahme durch die Wurzeln aus dem Boden für das Wachstum von großer Bedeutung ist. In der ersten Versuchsreihe zeigten Pflanzen, die im Boden wurzelten, ein größeres Längenwachstum und kräftigere Entwicklung als solche, die über der Erde im Wasser verankert waren. Letztere waren im stande, da das Wurzelsystem nicht beschädigt, sondern nur am Eindringen in den Boden gehindert wurde, sowohl durch die Oberfläche der ganzen Pflanze, als auch durch die Wurzeln Nährstoffe dem Wasser zu entnehmen und waren deshalb auch alle gewachsen. Aber die Größe des Wachstums blieb mehr oder weniger stark hinter dem Wachstum der Pflanzen zurück, die mit Hilfe ihrer Wurzeln auch aus dem Boden Nährstoffe aufnehmen konnten. Würde man die Wurzeln nur als Haftorgane betrachten und die Funktion der Nahrungsaufnahme der ganzen Oberfläche zuschreiben, so müßte gleich starkes Wachstum eingetreten sein, da in beiden Fällen die Oberfläche gleichen Bedingungen ausgesetzt war. Wir können somit die Wurzeln nicht nur als Haftorgane betrachten, sondern müssen ihnen auch die Funktion der Nährstoffaufnahme aus dem Boden wie bei den Landpflanzen zuschreiben.

Eine weitere Bestätigung dieser Anschauung brachten die Versuche der dritten Reihe. Hier war die Wurzel einerseits in Erde, die Oberfläche der Pflanze in nährstoffarmem Wasser, und andererseits die Wurzel in nährstoffarmem Wasser und die Oberfläche in nährstoffreichem.

Es zeigte sich auch hier ein stärkeres Wachstum, wenn die Wurzel imstande war Nährstoffe aufzunehmen, wohingegen die Pflanzen, die nur durch die Oberfläche aufnehmen konnten, zurückgeblieben waren. Ein exakter Beweis inwieweit überhaupt eine Nährstoffaufnahme durch die Oberfläche stattfindet, war aber durch Kulturversuche nicht zu erbringen wegen der Unmöglichkeit, die Pflanzen so zu kultivieren, daß der obere Teil in destilliertem, d. h. völlig nährstoffreiem Wasser stand. Dieselbe Erfahrung hat G. Hochreutiner[10]) gemacht.

Er hat diese Methode wegen der großen praktischen Schwierigkeiten verlassen, obwohl, wie er sagt, seine Versuche der Theorie der Wasseraufnahme durch die Wurzeln im allgemeinen günstig waren. Auch die Versuche, in denen die Pflanzen teilweise ohne Wurzeln kultiviert wurden, teilweise durch Eingipsen der Wurzeln die Funktion der Nährstoffaufnahme ausgeschaltet wurde, ergaben im Vergleich zu normal mit Wurzeln kultivierten ein besseres Wachstum der letzteren. Ein direktes Sichtbarmachen des von den Wurzeln durch die ganze Pflanze aufsteigenden Stromes gelang in der IV. Versuchsreihe. Es zeigte sich, daß Ferrocyankalium zu diesen Versuchen sich gut eignete, während ein Aufsteigen von Lithiumnitrat entgegen den Angaben von Pond nicht nachgewiesen werden konnte. Von besonderer Wichtigkeit war die Tatsache, daß das Berliner Blau nur in den Leitungsbahnen vorhanden war und die peripherischen Teile frei von Farbstoff waren. Damit ist bewiesen, daß die Lösung von Ferrocyankalium wirklich im Innern der Pflanze aufgestiegen ist und sich nicht kapillar auf der Außenfläche des Sprosses emporgesaugt hat. Dieser Beweis ist bei Versuchen mit Lithiumnitrat insofern schwer zu erbringen, als bei Wasserpflanzen die Oberfläche des Sprosses stets feucht sein muß und daher ein äußerliches, kapillares Emporsteigen der Lösung sehr leicht möglich ist. Aus der Erfahrung, daß der aufsteigende Strom sich in den letzten Versuchen dieser Reihe stärker erwies als der absteigende, schließe ich, daß auch in der Natur der erstere überwiegt. Dieser Schluß hat umso größere Berechtigung, als er mit den Resultaten der Kulturversuche im Einklang ist. Die geringe Steighöhe, die der aufsteigende Strom erreicht hatte, wenn auf beiden Seiten Flüssigkeit war, läßt auf eine sehr langsame Wasserbewegung unter natürlichen Verhältnissen schließen, die aber stark beschleunigt wird, sobald der eine Teil nicht mehr in Wasser taucht, so daß also eine Transpiration eintritt. Die bewiesene Möglichkeit der Aufnahme von Lösungen durch die ganze Oberfläche erklärt das Verhalten losgerissener Wasserpflanzen, die auch im Wasser schwimmend nicht zugrunde gehen, sondern weiter wachsen, sogar blühen und vor allen Dingen Wurzeln treiben können, bis sie wieder in der Lage sind, Nährstoffe aus dem Boden aufzunehmen.

Hier sei auch an das Bluten von Wasserpflanzen erinnert, wie es Wieler[28]) nachgewiesen hat. Wieler fand, daß sowohl Elodea canadensis wie auch Myriophyllum proserpinacoides bluten; selbst bei dem unbewurzelten Ceratophyllum hat er Bluten nachgewiesen. Ich konnte auch bei Elodea densa Bluten dadurch nachweisen, daß ich die Pflanze

im Bassin des Viktoriahauses an ihrem normalen Standort köpfte, den oberen Teil über Wasser befestigte und ein Glasgefäß darüber setzte, um die Verdunstung zu verhindern. Daraus ergibt sich jedenfalls das Vorhandensein eines aufsteigenden Wasserstromes, der unter einem gewissen Druck steht und austritt, wenn der Sproß oben abgeschnitten wird. Durch die Versuche mit Ferrocyankaliumlösung habe ich dann auch nachweisen können, daß sich dieser Wasserstrom in dem zwar reduzierten, aber doch deutlich vorhandenen Gefäßsystem bewegt.

Eine schöne Ergänzung der Wielerschen Untersuchungen über das Bluten der Wasserpflanzen bieten noch die in der Einleitung erwähnten Angaben von Weinrowsky und v. Minden über die Ausscheidung flüssigen Wassers aus den Hydathoden der Blätter.

Daß ein aufsteigender Wasserstrom, der in Lösung befindliche Nährstoffe den oberen Teilen zuführt, vorhanden sein muß, geht auch aus einem Versuch hervor, den Goebel[6]) in seiner „Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane“ anführt. Es heißt dort: „Elodea canadensis z. B. habe ich in Erde unter Glasglocke mit gut entwickelten Sprossen gezogen, ebenso Hydrocharis.“ Und weiter unten heißt es: „Von einer ganzen Anzahl anderer Wasserpflanzen aber kennt man keine Landformen. So für Potamogeton-Arten, Najas, Zanichellia etc.; die meisten dieser Pflanzen können, wie oben erwähnt, wenn sie hinreichend gegen Verdunstung geschützt sind, wohl auch außerhalb des Wassers wachsen. Isoëtes lacustris z. B. ziehe ich auf diese Weise seit $^5/_4$ Jahren als Landpflanze.“ Wenn nun auch in einem mit Wasserdampf gesättigten Raum die Feuchtigkeitsverhältnisse nicht viel anders sind als im Wasser, so konnte doch eine Aufnahme von Nährstoffen nur durch die Wurzeln aus dem Boden erfolgen. Die Oberfläche der Pflanzen konnte dabei nur Wasserdampf oder kondensiertes Wasser aufnehmen; in beiden sind aber keine Nährstoffe enthalten, die zur Hervorbringung „gut entwickelter Sprosse“ erforderlich sind.

B. Schwimmende Wasserpflanzen.

Die folgenden Untersuchungen beziehen sich auf nicht im Boden wurzelnde, auf der Oberfläche des Wassers schwimmende Pflanzen. Bevor ich jedoch auf die eigentliche Frage nach der Nährstoffaufnahme dieser Pflanzen eingehe, möchte ich zunächst einige Untersuchungen anführen, die sich mit allgemeinen Ernährungsfragen sowie mit der Wirkung des Kupfersulfats bei Lemna minor befassen. Man findet diese kleine Pflanze in stehenden Gewässern oder in stillen Buchten am Rande

langsam fließenden Wassers. Ihr bestes Gedeihen findet sie in Teichen, in denen viel organische Substanzen, sei es aus Versenkgruben oder sonstigen Einflüssen, faulen. In klaren, reinen Wässern findet man Lemna selten. In Anbetracht dieser Tatsache fragte es sich, ob Lemna minor auf organische Substanzen angewiesen ist oder dem Wasser nur die anorganischen Nährstoffe entnimmt. Man findet die volkstümliche Anschauung verbreitet, daß Lemna minor eine desinfizierende Wirkung ausübe und üble Gerüche beseitige, somit also organische Verbindungen verarbeite. Zur Beantwortung dieser Frage wurden Kulturversuche sowohl in rein anorganischen Nährlösungen als auch in solchen mit organischen Nährstoffen angestellt.

I. Versuche über das Wachstum von Lemna minor in Nährlösungen.

Versuch 14. Ich untersuchte zunächst, ob in Wasser mit Erde ein besseres Wachstum stattfinde, als in reinem Leitungswasser. Zu diesem Zwecke wurde ein Teil Pflanzen in reinem Leitungswasser angesetzt, ein anderer Teil in Wasser mit Erde. Schon nach wenigen Tagen zeigte sich, daß die Pflanzen in Wasser mit Erde entschieden kräftiger waren und sich stärker vermehrt hatten. Es fragte sich nun, ob anorganische Nährsalze genügen würden, oder ob eine Abhängigkeit von organischen Nährstoffen zu konstatieren sei.

Versuch 15. Der Versuch wurde in Glaszylindern im Kulturhaus mit je fünf zweiblättrigen Exemplaren von Lemna minor angesetzt. Im ersten bis fünften Gefäß befand sich Nährsalzlösung v. d. Crone in folgenden Konzentrationen: 1 ‰, 2 ‰, 3 ‰, 5 ‰ und 10 ‰. Im sechsten bis zehnten Gefäß eine organische Nährlösung ebenso: 1 ‰, 2 ‰, 3 ‰, 5 ‰ und 10 ‰. Die organische Nährlösung wurde in folgender Weise hergestellt: 200 g frischer Kuhmist wurden mit 600 g destilliertem Wasser ausgekocht, durch ein Tuch gepreßt und wieder gewogen. Es blieben 135 g Rückstand, somit waren 65 g im Wasser verteilt, z. T. gelöst. Diese Flüssigkeit wurde dann mit destilliertem Wasser auf 650 g gebracht und von dieser Lösung (1 : 10) wurden entsprechende Mengen mit destilliertem Wasser verdünnt. Um die Haltbarkeit des Dekoktes zu erhöhen, wurde das Filtrat noch einmal aufgekocht und wie die anorganische Lösung mit Kupfersulfat im Verhältnis 1 : 1000000 versetzt. Nach Verlauf von 21 Tagen war das Aussehen der Pflanzen in der organischen Nährlösung bleich und krankhaft, während die der anorganischen Lösung kräftig grün waren. Am kräftigsten waren die Pflanzen in der stärksten Lösung (10 ‰) entwickelt. Um einen zahlenmäßigen Vergleich zu haben, wurden im folgenden die einzelnen Blättchen gezählt:

Anorganische Lösung:		Organische Lösung:	
1) 97	einzelne Blättchen	6) 39	einzelne Blättchen
2) 104	„ „	7) 37	„ „
3) 152	„ „	8) 44	„ „
4) 93	„ „	9) 47	„ „
5) 89	„ „	10) 55	„ „

Aus diesem Versuch ergibt sich, daß Lemna minor in anorganischer Lösung ausgezeichnet wächst und organische Substanzen nicht nur nicht erforderlich, sondern sogar weniger gut geeignet sind.

Versuch 16. Um eine längere Einwirkung einer organischen Nährlösung auf das Wachstum von Lemna minor zu untersuchen, wurden in vier Tonschalen je 10 zweiblättrige Exemplare im Freien kultiviert. Es wurde wieder Nährsalzlösung v. d. Crone benutzt und zwar in der ersten Schale 10 ‰ und in den drei anderen 2,5 ‰. No. 2) war mit einer Mattscheibe bedeckt, die anderen mit einer blanken Glasscheibe. No. 4) wurde ohne Wurzeln eingesetzt und alle neu auftretenden Wurzeln gleich abgeschnitten. Der Versuch wurde über zwei Monate fortgesetzt. Sobald in den Lösungen Algen auftraten, wurden die Gefäße gereinigt und die Lösungen erneuert, die Pflanzen für diese kurze Zeit in reines Leitungswasser gebracht. Nach Beendigung des Versuches war die Anzahl der einzelnen Blättchen folgende:

1) 5458	einzelne Blättchen,	Aussehen normal,	
2) 1772	„ „	klein und zusammenhängend,	
3) 3203	„ „	„ „	„
4) 3236	„ „	„ „	„

Auf das Resultat unter 2) komme ich später zurück.

Die Wurzeln von 1) hängen schlaff herab und haben ein weißes Aussehen. Das Chlorophyll ist fast ganz verschwunden, nur an einzelnen Spitzen zeigt sich noch etwas Grün. Eine Plasmolyse ist nicht zu bemerken. Sie sind stark mit Algen besetzt. Es muß als sehr auffallend bezeichnet werden, daß Lemna minor, wie dieser Versuch zeigt, selbst in einer Nährlösung von 10 ‰ längere Zeit kräftig zu gedeihen vermag. Es ist das eine Konzentration, die die für Phanerogamen normale bei weitem übersteigt. Die Blättchen der Pflanze haben sich aber nichtsdestoweniger kräftig entwickelt, nur die Wurzeln schienen stark angegriffen zu sein.

Es geht also aus diesem Versuch hervor, daß Lemna minor am besten gedeiht, wenn große Mengen anorganischer Nahrung vorhanden sind. Wir können sie somit als Vielfresser bezeichnen. Die Mit-

wirkung von Lemna bei der Zersetzung organischer Verbindungen ist wohl nur passiv. Infolge ihrer starken Vermehrung beschattet sie die Teiche und begünstigt dadurch die Tätigkeit der Bakterien. Je mehr organische Stoffe zersetzt werden, um so konzentrierter wird die Lösung der daraus entstandenen anorganischen Verbindungen und um so günstiger sind die Wachstumsbedingungen für Lemna.

Das Verhalten der Wurzeln in der konzentrierten Nährlösung verdient besondere Beachtung. An gesunden Wurzeln habe ich nie größere Mengen von Algen gefunden, wohingegen alle abgestorbenen Pflanzenteile im Wasser mit Algen, besonders Diatomeen, besetzt sind. Nimmt man das Ausbleiben einer Plasmolyse und das Verschwinden des Chlorophylls hinzu, so kann man wohl sagen, daß die Wurzeln jedenfalls nicht in normalem Zustande waren. Daß dennoch ein so starkes Wachstum eingetreten ist, deutet darauf hin, daß die Wurzeln für die Nährstoffaufnahme keine besondere Bedeutung haben. Einen weiteren Beweis für diese Annahme bildet ein Vergleich von 3) und 4). In einem Falle waren keine Wurzeln vorhanden und doch ist ein Unterschied im Wachstum nicht zu bemerken. Auf diese Frage werde ich unten noch weiter eingehen.

Versuch 17. In Versuch 16) zeigte es sich, daß eine Verminderung der Lichtintensität, verursacht durch Auflegen einer Mattscheibe auf das Kulturgefäß, das Wachstum der Pflanzen zurückgehalten hat. Um den Einfluß der Lichtintensität genauer kennen zu lernen, benutzte ich Seidenpapier, das zwischen 2 blanke Glasscheiben gelegt wurde, zur Erzielung einer mehr oder weniger großen Schwächung des Lichtes. Je fünf zweiblättrige Exemplare wurden in Tonschalen mit Wasser und passender Erde im Garten kultiviert.

Schale 1) wurde nur mit einer reinen Glasscheibe bedeckt. Die weiteren mit 2 Glasscheiben dazwischen
„ 2) 1 Lage Seidenpapier
„ 3) 2 Lagen „
„ 4) 4 „ „

Der Versuch wurde von Mitte August bis Mitte September im Freien bei größtenteils hellem Wetter ausgeführt. Nach Verlauf dieser Zeit war folgender Bestand zu konstatieren:

1) 110 Blättchen.
2) 141 „
3) 114 „
4) 106 „

Es zeigt sich, daß sowohl eine allzustarke als auch eine zu schwache Beleuchtung ungünstig auf das Wachstum einwirken, woraus sich auch das Zurückbleiben der mit Mattscheibe bedeckten Kultur erklärt. Eine gleiche Beobachtung konnte ich an einem natürlichen Standort der Lemna minor im Dachauer Moor machen. Hier schwamm die Pflanze auf einem Graben mit stillstehendem Wasser ohne jegliche Beschattung. Im Frühjahr hatte sich die Pflanze so stark vermehrt, daß sie eine dichte Decke auf dem Wasser bildete. Als ich aber im Hochsommer nachsah, waren sehr viel weniger Exemplare vorhanden. Es steht das auch im Einklang mit dem Vorkommen und der starken Vermehrung der Lemna in leicht beschatteten Teichen. Zu denken wäre allerdings, daß hier auch die Temperatur eine Rolle spielt.

II. Versuche über die Empfindlichkeit der Lemna minor gegen Kupfersulfat.

In den Kulturgefäßen, in denen man Lemna kultiviert, stellen sich nach kurzer Zeit zahlreiche Algen ein. An den Wänden des Gefäßes bildet sich ein dicker, grüner Überzug und die Oberfläche des Wassers wird von einer leichten, dünnen Algendecke überzogen. Wird diese Decke stärker, so umschließt sie die Lemna und hindert sie in ihrem Wachstum. Ich habe nun mit Erfolg Kupfersulfatlösungen in Verdünnungen von 1 : 1000000 bis 1 : 300000 angewendet, um diese Algen zu zerstören. In einer neueren Arbeit von Moore und Kellerman[16]) sind zahlenmäßige Angaben über die tödliche Wirkung verdünnter Lösungen von Kupfersulfat auf Algen gegeben, eine Wirkung, die schon von Nägeli[17]) beobachtet wurde. Zu einer weiteren praktischen Prüfung dieser Angaben hatte ich Gelegenheit, als im Bassin des botanischen Gartens Kulturen von Myriophyllen gemacht wurden, die bald ganz von Algen umsponnen waren. Nach Zusatz von Kupfersulfat im Verhältnis 1 : 250000 waren die Algen schon am folgenden Tag abgestorben und traten nicht wieder auf. Es war nun interessant festzustellen, inwieweit Lemna minor gegen Kupfersulfatlösungen empfindlich wäre. Zu diesem Zwecke wurden folgende Versuche angestellt:

Versuch 18. Im Glashaus des Instituts wurde Lemna minor in Nährsalzlösung v. d. Crone 2,5 ‰ mit Zusatz von Kupfersulfat:

1) 1 : 10000
2) 1 : 20000
3) 1 : 50000 kultiviert.

Nach Verlauf von 14 Tagen war:

1) abgestorben und völlig weiß,

2) zum größten Teil weiß, nur wenig grün, hatte sich aber etwas vermehrt,
3) gewachsen, grün, nur am Rande der Blätter weiß.

Versuch 19. Ebenso im Glashaus je 5 zweiblättrige Exemplare von Lemna minor in Nährlösung v. d. Crone mit Zusatz von Kupfersulfat in folgender Verdünnung kultiviert:

1) 1 : 20000	4) 1 : 50000
2) 1 : 30000	5) 1 : 60000
3) 1 : 40000	

Nach Verlauf von 20 Tagen hatte:

1) 13 einzelne Blättchen; nur in den jüngsten war ganz wenig Chlorophyll, sonst waren die Blättchen weiß und abgestorben,
2) 21 Blättchen; die alten waren weiß und abgestorben und nur in 12 Blättchen war wenig Chlorophyll,
3) 26 Blättchen; 12 waren grün, die anderen weiß oder mit weißen Rändern,
4) 23 Blättchen; 9 waren ganz grün, die anderen mit weißen Rändern,
5) 28 Blättchen; 16 waren ganz grün, die anderen mit weißen Rändern.

Versuch 20. Dieser Versuch wurde im botanischen Garten in eingegrabenen Glaszylindern mit je fünf zweiblätterigen Exemplaren von Lemna minor angesetzt. In folgender Verdünnung wurde Kupfersulfat zugegeben:

1) 1 : 20 000	4) 1 : 85 000
2) 1 : 50 000	5) 1 : 100 000
3) 1 : 70 000	6) 1 : 150 000

Nach Verlauf von 21 Tagen war folgendes zu konstatieren:

1) war weiß und ohne Vermehrung abgestorben,
2) 27 Blättchen, ganz wenig grün,
3) 31 „ schlecht entwickelt, z. T. abgestorben,
4) 51 „ „ „
5) 59 „ „ „
6) 50 „ am besten entwickelt.

Aus den angeführten Versuchen geht hervor, daß eine Konzentration des Kupfersulfates von 1 : 10 000 die schwächste Konzentration ist, die ein direktes Absterben der Pflanze herbeiführt. Eine Konzentration von 1 : 100 000 wird zwar für kurze Zeit ertragen, ist aber bei längerer Einwirkung schädlich. Eine praktische Anwendung von Kupfer-

sulfat zur Entfernung der Lemna minor, die besonders in Karpfenteichen recht lästig ist, da sie in dichtem Überzug die Erwärmung des Wassers erschwert, ist wegen der dazu erforderlichen hohen Konzentration nicht möglich.

III. Versuche über die Bedeutung der Wurzeln für die Nahrungsaufnahme bei verschiedenen schwimmenden Wasserpflanzen.

Schneidet man die Wurzeln einer Lemna ab, so ist die Pflanze leicht umzuwerfen, so daß sie mit der Unterseite nach oben schwimmt Mit langen Wurzeln versehen legen sich die Pflanzen nur so, daß die Wurzeln wagerecht liegen und kehren bald in die normale Lage zurück. Es ist gar nicht möglich, bewurzelte Pflanzen auf den Rücken zu legen. Schneidet man die Wurzeln nur bis auf 1 cm ab, so gelingt es vielleicht, die Pflanze durch heftige Bewegung des Wassers schräg auf den Rücken zu legen, nicht aber horizontal. Bei der geringsten Erschütterung tritt ein Zurückkehren in die normale Lage ein. Pflanzen, deren Wurzeln man vollständig abgeschnitten hat, schwimmen dagegen leicht und gut auf dem Rücken und kehren nur schwer in die normale Lage zurück. Beim Sinken des Wasserspiegels, hervorgerufen durch Verdunsten des Wassers, blieben Pflanzen ohne Wurzeln leicht flach mit der Unterseite an den Seitenwänden des Gefäßes hängen.

Läßt man eine abgeschnittene Wurzel im Wasser frei schwimmen, so sinkt sie langsam unter. Die Wurzel ist also schwerer als Wasser, die Spitze am schwersten. Jedenfalls beweist dieses Verhalten, daß die Wurzeln „der schwimmenden Pflanze Halt gegen Umgeworfenwerden verleihen“, wie das schon Goebel[7]) hervorgehoben hat.

Die wichtigste Funktion der Wurzeln bei den Lemnaarten ist somit eine mechanische. Dieser Ansicht ist auch Hegelmaier[9]), der in seiner Monographie der Lemnaceen den Wurzeln jeden anderen Nutzen für die Pflanze abspricht. Er sagt darüber: „ . . . einer der einleuchtendsten Belege für die gewiß richtige Ansicht, daß der Hauptnutzen der Wurzeln der Lemnaceen in der Beihilfe besteht, welche sie zur Erhaltung der Pflänzchen in horizontal schwimmender Lage leisten; daß sie nicht hinreichen, den Bedarf derselben an Wasser durch Aufsaugung zu decken, dieses vielmehr durch die ganze ins Wasser tauchende Fläche des Sprosses aufgenommen werden muß, wird bewiesen durch den leicht mit demselben Erfolg zu wiederholenden Versuch Gasparinis, nach welchem Individuen, die nur noch mit den Wurzeln ins Wasser tauchend gehalten werden, in kurzer Zeit vertrocknen; daß andererseits ihre Anwesenheit nicht unumgänglich not-

wendig für die Existenz der Pflanzen ist, geht nicht bloß aus der von Hoffmann berichteten Erfahrung an Spirodela polyrrhiza hervor, sondern auch aus der von mir mehrfach gemachten Bemerkung, daß Lemna gibba bei geselligem Vorkommen wurzellos vegetieren, kräftig gedeihen und selbst blühen und reichlich Früchte reifen kann, indem es bei dieser Art vorkommt, daß die langen Wurzeln nicht etwa durch Absterben von den Spitzen her, sondern durch Zersetzung der unterhalb des Halses gelegenen oberen Partie aus mir nicht bekannten Gründen mit einemmal fast in ihrer ganzen Länge massenhaft verloren gehen, während vielleicht in einem ganz benachbarten Teil desselben Gewässers die Wurzeln eben so regelmäßig erhalten bleiben."

Der Versuch Gasparinis erscheint mir insofern nicht genügend beweisend, als das schwammige Gewebe der Unterseite nicht, wie das unter natürlichen Bedingungen der Fall ist, gegen Austrocknen geschützt ist. Ist die Wasseraufnahme der Wurzeln gering, so könnte sie vielleicht bei geschützter Unterseite genügen, während bei nicht geschützter die Wasserverdunstung größer wäre, als die Wasserzufuhr. Über die Wasser- und Nahrungsaufnahme der Wurzeln der Lemnaceen wurden daher sowohl diese Versuche in abgeänderter Form als auch Kulturversuche angestellt.

Versuch 21. Um eine Verdunstung des Wassers durch die Unterseite der Blätter zu verhindern, wurde diese mit einer dünnen Schicht leichtschmelzenden Paraffins überzogen und dann diese so präparierten Pflanzen zwischen zwei dünnen, ebenfalls mit Paraffin überzogenen Drähten so aufgehängt, daß nur die Wurzeln ins Wasser tauchten. Es ist nun sehr zu beachten, daß auch ein kapillares Aufsteigen des Wassers an der Außenfläche der Wurzeln verhindert werden muß und zu diesem Zwecke wurde eine dünne Schicht Kakaobutter vorsichtig auf der Oberfläche des Wassers ausgebreitet, so daß auch die Wurzeln zu einem kleinen Teil von dieser Schicht leicht umschlossen waren. Auf diese Schicht wurden daneben solche Pflanzen gelegt, deren Wurzeln abgeschnitten waren. Es zeigte sich nach kurzer Zeit, daß alle Pflanzen gleichmäßig vertrocknet waren. Bei einem weiteren Versuch dieser Art wurde statt Kakaobutter flüssiges Paraffin verwendet.

Versuch 22. Vier Lemnapflanzen mit langen Wurzeln wurden ohne Präparation so auf die beiden Drähte gehängt, daß nur ein etwa 1 cm hoher Raum zwischen der Blattunterseite und der Oberfläche des Wassers vorhanden war und dann dieser Raum mit flüssigem Paraffin ausgefüllt. Nachdem die Drähte weggenommen waren, schwammen die Pflanzen auf dem Paraffin und nur der größte Teil der langen Wurzeln

tauchte ins Wasser. Zum Vergleich wurde ein Exemplar zum Untersinken gebracht, das nun mit der Unterseite auf dem Wasser schwamm, während auf der Oberseite die Paraffinschicht ruhte.

Nach Verlauf von 3 Stunden waren die drei oben schwimmenden Pflanzen durch Austrocknen geschrumpft, während das Vergleichsexemplar frisch geblieben war. Als dann eins von den geschrumpften Exemplaren zum Untersinken gebracht wurde, nahm es zusehends seine volle Gestalt wieder an. Sobald also die Unterseite mit Wasser in Berührung trat, wurde soviel Wasser aufgenommen, bis der Turgor wieder hergestellt war. Es hat sich also gezeigt, daß die Wasserzufuhr durch die Wurzeln nicht genügt, um der Wasserverdunstung durch die Oberseite der Blätter das Gleichgewicht zu halten, daß vielmehr eine direkte Aufnahme des Wassers durch die Unterseite der Blätter erfolgt und erfolgen muß, wenn die Pflanze nicht eintrocknen soll. Da Spirodela polyrrhiza, eine andere Lemnacee, zahlreiche Wurzeln ausbildet, so wäre denkbar, daß hier die Wurzeln nicht nur, wie bei der einzelnen Wurzel von Lemna minor, eine mechanische Rolle spielen, sondern auch der Nährstoffaufnahme dienen. Bei dem in gleicher Weise wie oben angestellten Versuch war aber das Resultat das gleiche wie bei Lemna minor.

Um durch Kulturversuche die Bedeutung der Wurzeln der Lemnaceen für die Nahrungsaufnahme festzustellen, war es erforderlich, Pflanzen mit Wurzeln neben solchen zu kultivieren, deren Wurzeln gleich bei ihrem Auftreten entfernt wurden. In Versuch 16 ist diese Methode bereits zur Anwendung gelangt und es hat sich gezeigt, daß die Pflanzen ohne Wurzeln ebenso gut gewachsen sind als die mit Wurzeln. Auch die geringen Ausschläge in dem folgenden Versuch glaube ich weniger auf das Fehlen der Wurzeln an und für sich als auf die Schädigung der Pflanzen zurückführen zu müssen, die durch das tägliche Herausnehmen aus dem Wasser und Abschneiden der Wurzeln hervorgerufen wurde.

Versuch 23. Je fünf zweiblätterige Exemplare von Lemna minor wurden im Garten in Tonschalen mit übergedeckten blanken Glasscheiben in Nährsalzlösung v. d. Crone kultiviert:

a) mit Wurzeln;
b) ohne Wurzeln eingesetzt und jede neuauftretende Wurzel gleich abgeschnitten.

Der Versuch wurde 3 Wochen fortgesetzt; nach dieser Zeit waren vorhanden:

a) 264 Blättchen.
b) 221 Blättchen.

Pistia stratiotes.

Pistia stratiotes hat normal ein kräftig entwickeltes Wurzelsystem, das aus langen Adventivwurzeln besteht, aus denen zahlreiche Seitenwurzeln entspringen. Im jungen Zustand bildet die Pflanze andere Blätter aus als im erwachsenen Zustand. Die Jugendblätter sind kleiner, rund und stiellos, und liegen mit ihrer Unterseite auf dem Wasserspiegel. Die später entstehenden Blätter hingegen sind bedeutend größer, spatelförmig und erheben sich auf einem Blattstiel mehr oder weniger stark über das Wasser empor. Die Jugendblätter sind auf der Unterseite benetzbar, während von den älteren Blättern nur der Blattstiel benetzbar ist. Auf die Wasserausscheidung an den Blättern von Pistia stratiotes weist M. von Minden[15]) hin. Er fand, daß „vornehmlich über der Verlängerung des Mittelnerven, über einem kleinen, meist rötlich oder bräunlich gefärbtem Felde, aber auch an anderen unbestimmten Stellen des Randes“ Wassertropfen ausgeschieden werden. An diesen Stellen finden sich Hydrathoden von eigenartigem Bau. In eine Grube des Gewebes eingesenkt und durch Haare geschützt, finden sich eine oder zwei kleinere und eine auffallend große Wasserspalte. Unter der Wasserspalte ist ein großer Intercellularraum, in den die Wasserleitungsbahnen endigen.

Versuch 24. Um zu zeigen, daß bei dieser schwimmenden Wasserpflanze eine Wasseraufnahme durch die Wurzeln erfolgt und eine Aufnahme durch den in Wasser tauchenden Blattstiel nicht genügt, wurden zwei kräftige Exemplare so auf zwei Glaszylinder gesetzt, daß nur der untere Teil in Wasser tauchte:

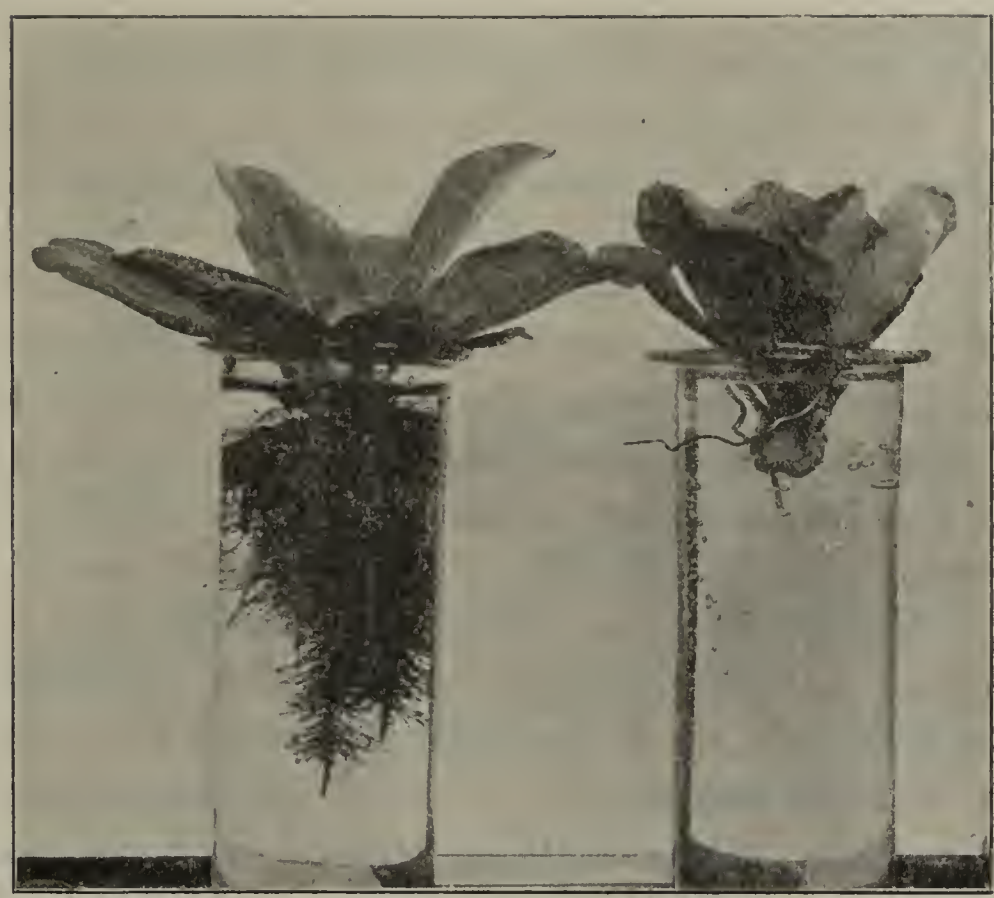
a) mit Wurzeln,
b) die Wurzeln abgeschnitten und die Wundstellen mit Paraffin verkittet.

Nach wenigen Stunden war b) durch Austrocknen geschrumpft, während a) vollständig frisch war. Wie die Photographie zeigt, tauchte b) mit dem Stielteil der Blätter ins Wasser, trotzdem fand aber keine genügende Aufnahme von Wasser statt, um ein rasches Welken der Blätter zu verhindern. Direkt konnte man im Fall a) die Wasseraufnahme an dem Fallen des Wasserspiegels beobachten.

Daß durch den Blattstiel nicht genügend Wasser aufgenommen wird und wie sehr die Blätter auf eine Wasserzufuhr durch die Wurzeln angewiesen sind, zeigt auch folgender Versuch:

Versuch 25. Zwei abgetrennte, sonst unverletzte Blätter wurden so aufgestellt, daß von dem einen der Stielteil, von dem anderen um-

gekehrt der obere Blattrand ins Wasser tauchte. Nach kurzer Zeit waren bei beiden Blättern von den in Luft befindlichen Teilen die äußeren Ränder eingetrocknet. Die Verdunstung der Blätter ist eine sehr starke und die Wasserzufuhr durch die Wurzeln muß dementsprechend groß sein. Ein unverletztes Blatt mit der Unterseite auf Wasser gelegt, fault allmählich ab.



Pistia stratiotes. — Zu Versuch 24.

Versuch 26. Je vier junge, ziemlich gleich große Pflanzen, die erst wenige Jugendblätter ausgebildet hatten, wurden in einem Bassin des Viktoriahauses unter folgenden Bedingungen kultiviert:

a) normal mit Wurzeln,
b) die Wurzeln entfernt und die Schnittfläche mit Gips verkittet, der nach dem Erhärten mit einer dünnen Schicht Paraffin überzogen wurde. Neuauftretende Wurzeln wurden immer wieder entfernt und verkittet.

Pistia stratiotes. — Zu Versuch 26.

Nach etwa 6 Wochen waren die bewurzelten Pflanzen normal ausgewachsen und hatten, wie die Photographie zeigt, spatelförmige Blätter ausgebildet. Die nicht bewurzelten Pflanzen sind klein geblieben und haben nur runde, ungestielte Blätter ausgebildet.

Der Versuch ergibt, daß durch ein Abschneiden der Wurzeln die Pflanze sich schlecht entwickelt und eine Ausbildung der spatelförmigen Blätter ganz unterbleibt. Diese Tatsache stimmt überein mit der Ansicht Goebels, daß bei schlechter Ernährung die heterophyllen Pflanzen nur die Jugendform der Blätter ausbilden. Daß diese erste Form sich entwickeln konnte, ohne daß Wurzeln vorhanden waren. beweist, daß sie infolge ihrer Benetzbarkeit auf der Unterseite und ihres Aufliegens auf dem Wasserspiegel imstande war, Wasser und Nährstoffe durch die Unterseite direkt aus dem Wasser aufzunehmen.

Bei der ihr in der Lebensweise nahestehenden Lemna minor werden ebenfalls nur Blätter ausgebildet, die dem Wasserspiegel aufliegen und ihre Nährstoffe durch die Unterseite aufnehmen, ohne auf die Tätigkeit der Wurzeln angewiesen zu sein. Diese Jugendform von Pistia stratiotes bietet daher eine Überleitung zu Lemna minor, und man kann Lemna minor als auf dem Zustand der Jugendform stehen geblieben betrachten. Dieser Vergleich bietet dann auch einen Beitrag zur Erklärung der Blattnatur von Lemna minor, wie sie von Goebel[7]) entgegen der Sproßtheorie aufrecht erhalten wird.

Zusammenfassung.

1. Die Wurzeln der submersen, im Boden wurzelnden Wasserpflanzen sind nicht nur Haftorgane, sondern dienen auch der Nährstoffaufnahme.
2. Unter normalen Verhältnissen ist in diesen Wasserpflanzen ein aufsteigender Wasserstrom vorhanden, der von den Wurzeln aus dem Boden genommene Nährstoffe nach den wachsenden Teilen befördert.
3. Die Epidermis der Blätter und Sprosse ist für Lösungen durchlässig, so daß unter Umständen die Nahrungsaufnahme auch durch die ganze Oberfläche erfolgen kann.
4. Von den schwimmenden Wasserpflanzen ist Pistia stratiotes auf die Nahrungsaufnahme durch die Wurzeln angewiesen. Nur die Jugendblätter nehmen durch ihre Unterseite Wasser und darin gelöste Nährstoffe auf.
5. Die Wurzeln der Lemnaceen haben nur eine mechanische Bedeutung. Sie verhindern das Umgeworfenwerden der Pflanze durch die Bewegung des Wassers. Die Nahrungsaufnahme geschieht hier durch die Unterseite der Blätter.

Literatur.

1) Benecke, Über die Keimung der Brutknospen von Lunularia cruciata. Bot. Ztg. 1903, pag. 37.
2) Bokorny, Die Wege des Transpirationsstromes in der Pflanze. Pringsh. Jahrb., Bd. XXI, pag. 469.
3) Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen. Jena 1904, pag. 195.
4) Forel, Le Leman. Monographie limnologique 1902.
5) Frank, Lehrbuch der Pflanzenphysiologie 1896, pag. 12.
6) Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane (Schencks Handbuch der Botanik, III, 1).
7) Ders., Pflanzenbiologische Schilderungen 1891.
8) Graebner, Potamogetonaceen; Kirchner, Loew, Schröter, Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. I, Lief. 5, pag. 412.
9) Hegelmaier, Monographie der Lemnaceen, pag. 103.
10) Hochreutiner, Études sur les Phanérogames aquatiques du Rhône et du Port de Genève. Revue générale de Botanique, T. VIII, pag. 158.
11) Klemm, Über Caulerpa prolifera. Flora 1893, pag. 484.
12) Kny, Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Bodenwurzeln. Pringsh. Jahrb., Bd. XXXVIII, pag. 421.
13) G. de Lamarlière, Sur les membranes cutinisées des plantes aq. Rev. générale de Botan., T. XVIII, pag. 281.
14) Ludwig, Zur Biologie der phanerogamischen Süßwasserflora. — Zacharias, Die Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers I, pag. 71.
15) v. Minden, Beitr. zur anatom. und physiolog. Kenntnis wassersezernierender Organe. Bibliotheca botanica, Heft 46.
16) Moore and Kellermann, Copper as an Algicide and Desinfectant in water supplies. Bulletin No. 76 of the Bureau of Plant Industrie 1905.
17) Nägeli, Oligodynamische Erscheinungen in lebenden Zellen. Denkschrift der schweiz. Naturf.-Gesellsch., Bd. XXXIII.
18) Pond, The biological relation of aquatic plants to the substratum. Contributions to the biology of the Great Lakes 1905.
19) Raman, Bodenkunde 1905, pag. 21.
20) Sachs, Vorles. über Pflanzenphysiologie 1882, pag. 297.
21) Sauvageau, Sur les feuilles de quelques Monocotylédons aquatiques. Annales des Sciences nat., T. XIII, pag. 103.
22) Schenck, Biologie der Wassergewächse 1886.
23) Ders., Vgl. Anatomie der submersen Gewächse 1886.
24) Straßburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, pag. 929.
25) Unger, Beitr. zur Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Sitzungsber. der Kais. Acad. d. Wiss. Wien 44, 2. Abt.
26) Wacker, Über den Einfluß des umgebenden Mediums auf das Wachstum der Wurzeln. Pringsh. Jahrb., Bd. XXXII, pag. 71.
27) Weinrowsky, Untersuchungen über die Spaltöffnungen bei Wasserpflanzen. Fünfstücks Beitr. zur wissenschaftl. Botanik 1899, Bd. III.
28) Wieler, Das Bluten der Pflanzen. Cohns Beitr. zur Biologie der Pflanzen, Bd. VI, pag. 46.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: 98

Autor(en)/Author(s): Snell Karl

Artikel/Article: Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme der Wasserpflanzen 213-249