

Über die Vererbungsweise der pentasepalen Zwischenrassen von Veronica Tournefortii.

Von
Ernst Lehmann (Tübingen).

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	482
II. Versuchsanstellung und Methodik	482
III. Ausgangsmaterial	483
a) V. Corrensiana	483
b) V. Aschersoniana	484
IV. Kreuzungen	488
A. Zwischen Corrensiana und Aschersoniana (H)	488
a) Die F ₁ -Generation	488
b) Die F ₂ -Generation	488
c) Die F ₃ -Generation	490
d) Die F ₄ -Generation	492
e) Die F ₅ -Generation	493
f) V. tuingensis	494
B. Kreuzungen zwischen Aschersoniana (N), tuingensis und Corrensiana	495
a) Die F ₁ -Generation	495
a) V. tuingensis und Corrensiana	495
β) V. tuingensis und Aschersoniana (N)	496
γ) V. Aschersoniana (N) und Corrensiana	497
b) Die F ₂ -Generation	498
a) F ₂ von tuingensis und Corrensiana	498
β) F ₂ von Aschersoniana (N) und tuingensis	499
c) Rückkreuzungen	500
C. Kreuzungen mit anderen Materialien	500
a) Kreuzungen mit 1724	501
b) Kreuzungen mit 1707	501
V. Theorie der pentasepalen Zwischenrassen	501
A. Faktorielle Erklärung auf Grund der Befunde über Dominanz	502
B. Hypothetische Vorstellungen über die Lage der Pentasepalie- bzw. Tetrasepaliefaktoren in den Chromosomen	506
C. Entwicklungsmechanische Grundlagen	507
VI. Zusammenfassung der wichtigsten Resultate	510
VII. Literatur	511

I. Einleitung.

In verschiedenen Abhandlungen habe ich über Blütenvariationen, die in Form typischer Zwischenrassen oder beständig umschlagender Sippen in der Gattung *Veronica*, in erster Linie bei *V. Tournefortii*, auftreten, berichtet.

Ich habe zunächst (1907 und 1909) Rassen verschiedenen Gehaltes an Petal-, Sepal- und Carpellarvarianten beschrieben und die periodische Verteilung dieser Varianten über die einzelnen Pflanzen behandelt. Weiterhin (1914) habe ich durch Kreuzungsversuche zwischen Rassen verschiedenen Gehaltes an Sepalvarianten in die Vererbungsverhältnisse dieser Zwischenrassen näher einzudringen versucht. Es wurden verschiedene Kreuzungsfolgen beschrieben. Es konnte gezeigt werden, daß die Spaltungsverhältnisse nach Kreuzung pentasepaler und tetrasepaler Rassen nicht einfach monohybrid im Mendelschen Sinne sind; im Gegenteil, es wiesen gewisse Ergebnisse auf ganz bestimmte Abweichungen hin. Außer Zweifel konnte schon damals gestellt werden, daß Kreuzungsfolgen am Zustandekommen des Umschlagens in weitgehendem Maße beteiligt sind.

In vorläufiger Form habe ich dann 1918 auf die eigenartigen Dominanzverhältnisse von tetrasepalen und pentasepalen Rassen hingewiesen, welche zur Erklärung des Umschlagens von besonderer Bedeutung wurden. Bei derselben Gelegenheit wurde dann die große phylogenetische Bedeutung der pentasepalen, beständig umschlagenden Sippen betont.

Im folgenden möchte ich nun ausführlicher über die zahlreichen Versuche berichten, welche ich anschließend an meine Arbeit vom Jahre 1914 über die Vererbungsweise der pentasepalen Zwischenrassen angestellt habe und die mich zu befriedigenden Vorstellungen über diese Verhältnisse geführt haben. Von phylogenetischen Fragen soll hier ganz abgesehen werden.

II. Versuchsanstellung und Methodik.

Die hier zu behandelnden Versuche schließen direkt an die 1914 näher beschriebenen Versuchsreihen an. Die Methodik ist durchaus dieselbe, was Isolation, Kreuzung, Zählung der Varianten unter Berücksichtigung der Periodizität, Berechnung von Mittelwert (M), Streuung (σ) usw. betrifft, nur bedeutet n jetzt

stets die Anzahl der durchgezählten Individuen und bezieht sich gar nicht mehr, wie 1914 z. T., auch auf die einzelnen Kelchvarianten. Ich verweise hier nur auf meine diesbezüglichen Auseinandersetzungen 1914, ohne wieder in spezielle Erörterungen einzutreten. Die Versuche wurden in den Jahren 1914, 1917, 1918 und 1919 angestellt; 1914, 1918 und 1919 wie vorher, im botanischen Garten der Universität Tübingen; 1917 aber war es mir durch die Liebenswürdigkeit der Herren Banzenmacher und Bader in Ulm ermöglicht worden, während meiner Kriegstätigkeit daselbst am Festungshauptlazarett, in der Gärtnerei der genannten Herren meine 1915 und 1916 unterbrochenen Versuche fortzusetzen.

III. Ausgangsmaterial.

Als Ausgangsmaterial zu den hier mitgeteilten Versuchen dienten mir, wie zu den bisher behandelten, V. Tournefortii subsp. Corrensiana und verschiedene Rassen von subsp. Ascheroniana. Sehr einfach liegen die Verhältnisse bei

a) V. Corrensiana.

Wie bisher (vgl. 1914, S. 129) erwies sich die V. Corrensiana auch weiterhin als fast rein tetrasepal. Ich stelle in der folgenden Tabelle die seitherigen Kontrollbeobachtungen an dieser Sippe zusammen; mit ihnen ist sie nun durch 11 Generationen konstant befunden worden; auch hier wieder ist M sehr niedrig 1,40 (gegen 0,46 1914) und σ klein 0,95 (gegen 1,10 1914).

Bezeichnung	Genera- tion	Eltern- pflanze	Pentasepalieprozent											
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
1402	D ₇ ¹⁾	1115	}	bestätigend, nicht genügend zu detaillierter Wiedergabe										}
1612	D ₈	1402,13												
1714	D ₉	1402,19												
1721	D ₉	1612 x	11	1	1	—	—	—	—	—	—	—		
1734	D ₁₀	1721 x	bestätigend usw.											
1801	D ₁₀	1721,12	17	—	1	—	—	—	—	—	—	—		
1841	D ₁₀	1721,12	9	3	1	—	—	—	—	—	—	—		
1847	D ₁₀	1721,2	bestätigend usw.											
1890	D ₁₀	1721,12	41	1	4	2	—	—	—	—	—	—		
1913	D ₁₁	1801,5	49	—	1	3	—	1	—	—	—	—		
1930	D ₁₁	1801,6	7	—	—	1	—	2	—	—	—	—		
			134	5	8	6	—	3	—	—	—	—		

¹⁾ Mit D₁ usw. bezeichne ich im Gefolge Heribert-Nilssons (Hereditas, 1920, 1, 216) die Anzahl Generationen von einer bestimmten Mutterpflanze gerechnet.

b) *V. Aschersonia*.

Bei dieser Unterart liegen die Verhältnisse schwieriger als bei *V. Corrensiana*. Ganz besonders sind sie seit 1914 kompliziert worden. Um das Vorkommen der Pentasepalie bei dieser Unterart recht durchschauen zu können, müssen wir einen kurzen Rückblick auf die Abstammungsverhältnisse unserer Versuchspflanzen geben.

Mein Versuchsmaterial geht auf zwei verschiedene Fundplätze zurück; einmal Standort III, den Roitschberg bei Meißen (vgl. 1907, S. 464 und 1909, S. 157 ff) und zum anderen Standort IV, ein Feld bei Pirna (1909, S. 164), beide in Sachsen. Die Pflanzen beider Standorte erwiesen sich in ihrem Gehalt pentasepalaler Kelche verschieden. Die Pflanzen von Pirna waren entweder ganz (soweit die Zählungen reichen) oder doch vorwiegend tetrasepal (1909, S. 165); die Pflanzen von Meißen waren reich an Pentasepalen. Die Pflanzen des Pirnaer Standortes wurden späterhin nicht weiter untersucht; alle meine ferneren *Aschersonianastämme* gehen auf den Standort am Roitschberg bei Meißen zurück.

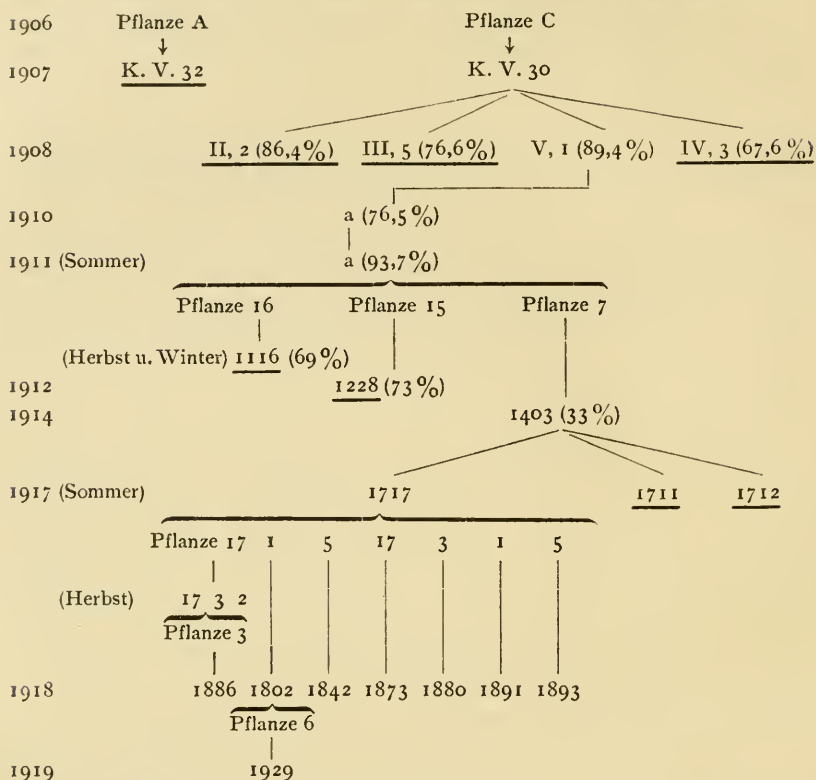
Diesem Standort wurden 1906 zunächst zwei Pflanzen entnommen, A und C benannt. An beiden Pflanzen wurde der Pentasepaliegehalt festgestellt und die Nachkommenschaft 1907 getrennt studiert. Die Angaben dieses Jahres sind, da ich zu damaliger Zeit die Periodizitätsverhältnisse noch nicht berücksichtigte, jetzt nicht zu verwenden. 1908 kultivierte ich die Nachkommen der Stämme A und C weiter. Der Stamm A (K. V. 32) lieferte mir (1909, S. 162) 37,1 % Kelche mit mehr als vier ($4\frac{1}{4}$ —6) Kelchblättern, die ich, da die fünfblättrigen bei weitem die überwiegenden sind, als pentasepale zusammengefaßt habe; der Stamm C (K. V. 30) erbrachte 67,6—86,4 % pentasepale. Da 1908 die Periodizität der Kelche zu diesen Angaben ebenfalls noch nicht in der Weise berücksichtigt worden war, wie später, so sind auch diese Zahlen noch nicht ohne weiteres mit den späteren vergleichsfähig. Immerhin lassen sie erkennen, daß auch die *Aschersoniana* vom Roitschberg ärmere und reichere pentasepale Rassen aufzuweisen hat.

Der Stamm A (K. V. 32) wurde später weiter nicht behandelt. Der Stamm C (K. V. 30) wird weitergeführt, und zwar in seiner an *Pentasepalen* höchstprozentigen Familie, V, 1 (vgl. 1909, S. 162) mit 89,4 % *Pentasepalie*.

In den Jahren 1910 und 1911 (als CV. 20) werden diese Pflanzen bei oberflächlicher Kontrolle auf *Pentasepalie*gehalt wieder erzogen und die Samen geerntet (vgl. 1914, S. 130). Der *Pentasepalie*gehalt betrug 76,5 und 93,9 %, Angaben, die allerdings der geringen, ihnen zugrunde liegenden Zählungen wegen, nicht viel bedeuten wollen. Von der Aussaat 1911 werden dann zu den zwei großen späteren Versuchsreihen drei Pflanzen zur Weiterzucht verwandt, und zwar 1120,16, 1120,15 (zu 1228) und 1120,4 (zu 1403).

Die Nachkommenschaft von 1120,16 und 1120,15 erweist sich weiterhin als hochprozentig *pentasepal* (69 bzw. 73 proz., vgl. 1914, 38/39) wie die übrigen studierten Familien dieses Stammes. Ich konnte so s. Z. an ihrer erblich rein *pentasepalen* Beschaffenheit nicht zweifeln. Mit Individuen dieser Nachkommenschaften wurden die Kreuzungen angestellt, welche meinen 1914 veröffentlichten Versuchen zugrunde liegen und allen Folgegenerationen (bis F₆), von denen in der vorliegenden Arbeit zu handeln sein wird.

Es war nun besonders überraschend, als ich im Sommer 1914 aus 1120,4 meines ursprünglichen *Aschersonianastammes* eine niedrigprozentige *pentasepale* Familie (1403) mit 33 % *Pentasepalie* hervorgehen sah, welche dann einer niedrigprozentigen Rasse den Ursprung gab. Gerade diese niedrigprozentige Rasse aber führte zu einem nicht geringen Teil zur Klärung der verwickelten Verhältnisse meiner *pentasepalen* Zwischenrassen. Mit ihr wurden alle *Aschersonianakreuzungen* seit 1917 ausgeführt. Leider war die hochprozentige *Aschersoniana* während des Krieges verloren gegangen, so daß sie nicht mehr zum Vergleich herangezogen werden konnte. Ich gebe nun zum besseren Verständnis eine Übersicht meines *Aschersonianastammes* vom Roitschberg bei Meißen.

Tabelle 1. *Aschersoniana* vom Roitschberg bei Meißen.

Über die Variabilitätsverhältnisse der hochprozentigen *Aschersoniana* rasse meiner früheren Versuche, die ich in Zukunft immer als *Aschersoniana* (H) bezeichnen werde, habe ich schon 1914 berichtet; hier sollen nun noch die Variabilitätsverhältnisse der niedrigprozentigen *Aschersoniana* (*Aschersoniana* [N]) im einzelnen dargestellt werden (s. Tabelle 2, S. 487).

Wir erkennen aus dieser Tabelle, daß die *Aschersoniana* (N) wohl niedrigprozentig ist, aber doch lange nicht in dem ausgesprochenen Maße wie die *Corrensiana*; es finden sich im Gegenteil auch Varianten bis zu 32 % Pentasepaliegehalt vor, auch ist σ mit 7,6 ziemlich hoch, so daß eine völlige Reinheit dieser Form nicht außer allem Zweifel steht.

Wir wenden uns nun zur Behandlung der Kreuzungen, wobei zunächst die Kreuzungen zwischen *Aschersoniana* (H) und

Tabelle 2. Die Variabilitätsverhältnisse der Pentasepalie von *Aschersoniana* (N).

Bezeichnung	Generation	Elternpflanze	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	50	55	75	
1403	D ₁	1911	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1711	D ₂	1403X	2	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1712	D ₂	1403,2	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1717	D ₂	1403X	4	3	1	3	1	3	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1732	D ₃	1717,17	12	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1812	D ₃	1717,1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1842	D ₃	1717,5	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1880	D ₃	1717,3	1	1	2	1	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1886	D ₄	1732,2	2	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1929	D ₄	1802,6	8	—	8	1	13	—	8	—	5	—	3	—	4	1	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			30	4	13	6	17	3	12	5	6	4	5	4	4	2	6	4	1	—	1	3	2	1	—	2	2	—	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	

$n = 143$
 $M = 7,36$
 $\pm 0,30$
 $\sigma = 7,60$
 $\pm 0,45$

$n = 143$
 $M = 7,36$
 $\pm 0,30$
 $\sigma = 7,60$
 $\pm 0,45$

Corrensiana, soweit sie schon behandelt, kurz rekapituliert, soweit sie noch nicht besprochen wurden, eingehender dargestellt werden sollen.

IV. Kreuzungen.

A) Zwischen Corrensiana und Aschersoniana (H).

a) Die F_1 -Generation.

Es genüge im folgenden die auf Pentasepalie studierten F_1 -Generationen in ihren Hauptergebnissen übersichtlich zusammenzustellen.

Tabelle 3. Aschersoniana (H) $\times$ Corrensiana und reziprok.

Bezeichnung der Eltern	Nr. der F_1	Pentasepalieprozent in Dekaden										M	σ		
		0-9	10-19	20-29	30-39	40-49	50-59	60-69	70-79	80-89	90-100		F_1	Aschers.	Correns.
1120 T. 16 $\times$ 1111	$\times$	—	—	—	—	—	—	3	2	—	—	68	—	—	—
1120 T. 15 $\times$ 1111	1227	—	—	—	—	—	—	8	3	—	—	68	7,04	4,65	1,10
1111 T. 9 $\times$ 1120	1233	—	—	—	—	—	—	—	—	4	1	84	—	—	—
1120 T. 9 $\times$ 1111	1229	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—

Wir erkennen aus dieser Zusammenstellung

1. Die Pentasepalie dominiert.

2. Die Variabilität (σ) ist — soweit sie sich aus den geringen Zahlen berechnen läßt — etwas größer als bei den Eltern, vor allem als bei Corrensiana.

b) Die F_2 -Generation.

Ich habe fünf F_2 -Generationen erzogen, die die Nummern 1202, 1203, 1206, 1338 und 1401 führen. Über die vier ersten habe ich schon 1914 (S. 139/140) berichtet. Die Generationen 1202, 1203 und 1206 waren sehr klein und werden deshalb hier zusammen aufgeführt werden. 1401 wurde Sommer 1914 erzogen; ich gab eine kurze Übersicht über diese Generation 1918 (S. 39) (1401 wurde dort versehentlich als 1414 geführt!).

Tabelle 4.

Bezeichnung	Eltern- pflanze	Pentasepalieprozent in Dekaden										M	σ	n
		0-9	10-19	20-29	30-39	40-49	50-59	60-69	70-79	80-89	90-100			
1202 1203 1206	—	1	3	3	2	1	1	4	4	8	4	—	—	33
1338	1201, $\times$	3	5	3	5	13	13	17	25	45	70	78,3 $\pm$ 1,63	23,09 $\pm$ 1,16	199
1401	1227, 11	2	8	4	4	11	20	39	46	85	107	78,68 $\pm$ 0,34	19,59 $\pm$ 0,03	326

Die wichtigsten Ergebnisse, die die Erziehung der F_2 -Generation erbrachte, sind die folgenden:

1. Während in F_1 nur hochprozentige Formen auftraten, ergab die zweite Generation Pflanzen mit allen Pentasepalieprozentsätzen von 0 bis zu 100, wobei, wegen der Dominanz der Pentasepalie die hochprozentigen stark überwogen.

2. Die Spaltung nach Kreuzung von tetrasepaler *Corrensiana* und pentasepaler *Aschersoniana* geht nicht einfach monohybrid im Mendelschen Sinne vor sich, wie das nach de Vries früheren Angaben an anderen Zwischenrassen zu erwarten gewesen wäre (1914, S. 148 ff.), denn die Klasse 0—9, welche bei *Corrensiana* nahezu alle Individuen umschließt, enthält unter den 558 Individuen meiner fünf F_2 -Generationen nur sechs, statt, wie bei monohybrider Spaltung zu erwarten gewesen wäre, ca. 160 Individuen.

Schon 1914 (S. 146) aber hatte ich versucht, zunächst aus den erlangten F_2 -Zahlen einen Schluß auf Polymerie der Gene für Pentasepalie zu ziehen. Ich hatte mich bemüht, aus dem Binom $(a + a)^n$ unter Berücksichtigung von Dominanz eine befriedigende Übereinstimmung zwischen meinen Werten und der Voraussetzung zu erlangen, ohne aber ein Ergebnis bei Zugrundelegung von zwei, drei und vier Genen für Pentasepalie zu erzielen. Es dürfte allerdings kaum zu bezweifeln sein, daß bei dem stark variablen Material einer solchen Übereinstimmung recht große Schwierigkeiten im Wege stehen. Dennoch aber werden wir erkennen, daß meine damalige Skepsis, die Variantenverteilung in der F_2 einfach durch Polymerie der Pentasepaliegene zu erklären, durchaus berechtigt war.

3. Kreuzungsvorgänge müssen an dem Auftreten und Zustandekommen der beständig umschlagenden pentasepalen Sippen oder Zwischenrassen beteiligt sein. Bei dem Ausgangsmaterial war die Variabilitätsgröße des Pentasepalieprozentes, also die Häufigkeit des Umschlagens für *Corrensiana* mit $\sigma = 1,10$, für *Aschersoniana* (H) mit $\sigma = 4,65$ festgestellt werden; in F_1 fanden wir $\sigma = 7,04$. In unseren F_2 -Generationen aber war σ außerordentlich viel größer geworden;

es hatte die Werte 19,59 bzw. 23,09 erreicht, damit aber war eine außerordentliche Erhöhung der Variabilitätsgröße und so zugleich des Umschlagens außer allen Zweifel gestellt.

Über die näheren, dem Umschlagen zugrunde liegenden Kreuzungsvorgänge und über das dauernd, gerade für die Zwischenrassen so charakteristische Umschlagen in unerwarteten Richtungen konnte aber durch unsere F_2 -Generationen nichts sicheres ermittelt werden. Ich hatte deswegen versucht durch Erziehung von F_3 -Generation hier weitere Klarheit zu schaffen. Wir wenden uns nunmehr zur Betrachtung der

c) F_3 -Generation.

In meiner Abhandlung vom Jahre 1914 hatte ich eine größere Anzahl F_3 -Familien nach der Variabilität des Pentasepalieprozentes zusammengestellt, wobei sich das folgende zeigte:

1. Die einzelnen F_3 -Familien verhielten sich sehr verschieden.
2. Die Häufigkeit von Pentasepalhochprozentigen und Niedrigprozentigen wechselte sehr stark. Teils überwog die Tetrasepalie, teils die Pentasepalie in ausgesprochener Weise, teils auch waren die Individuen mit verschiedenem Prozentgehalt von 0—100 mehr oder weniger gleichmäßig vertreten.
3. Die Größe der Variabilität wurde von $\sigma = 8,71$ bis zu $\sigma = 24,80$ gefunden.
4. Bei ungefähr gleich großer Variabilität kann die Schiefe der Verteilung eine sehr verschiedene sein.

Neben diesen zunächst in die Augen fallenden Punkten ergab sich noch eine Reihe weiterer auffallender Tatsachen. Es zeigte sich nämlich, daß die F_3 -Familien, welche auf F_2 -Pflanzen mit niedrigem Pentasepaliegehalt zurückgingen, zumeist einen etwas höheren Pentasepaliegehalt aufwiesen, als man nach typischer Mendelspaltung auch bei Polymerie der Gene hätte erwarten sollen, während die F_3 -Familien, die auf F_2 -Pflanzen mit hohem Pentasepaliegehalt zurückgingen, ihrerseits zumeist wieder einen hohen Pentasepaliegehalt aufwiesen. Bei der in F_1 festgestellten Dominanz der Pentasepalie wäre aber zu erwarten gewesen, daß die F_3 -Familien aus F_2 -Pflanzen mit hohem Pentasepaliegehalt häufiger nach niedrigen Gehalt umschlugen,

während diejenigen mit niedrigem Pentasepaliegehalt, die rezessiven, viel mehr eine gewisse Konstanz niedriger Werte hätten behalten sollen. Verteilungsreihen, wie bei der auf eine 10-prozentige F_2 -Pflanze zurückgehenden Familie 1304, über die schon 1914 berichtet wurde und wie in der auf eine 28-prozentige F_2 -Pflanze zurückgehende 1414, auf die wir hierunter zu sprechen kommen werden, sind einfach mendelistisch nicht verständlich.

Da aber meine 1913 erzielten Zahlen nach dieser Richtung noch etwas kleine waren, isolierte ich noch zahlreiche weitere F_2 -Pflanzen, die ich auf ihren Pentasepaliegehalt untersuchen wollte. 1914 konnte ich wegen der sonstigen umfangreichen Studien nur drei solche F_3 -Familien studieren; die für 1915 geplante Untersuchung der übrigen ließ sich, da ich Soldat war, nicht durchführen, und als ich 1917 wieder an die Arbeit gehen konnte, waren die Samen der isolierten F_2 -Pflanzen nicht mehr keimfähig. So kann ich nur drei weitere F_3 -Familien aus dieser Kreuzung hier anfügen, die aber das 1914 mitgeteilte durchaus bestätigen.

Tabelle 5. F_3 -Familien.

Bezeichnung	Eltern-generation	M	Eltern-individ.	Prozentgehalt	0—9	10—19	20—29	30—39	40—49	50—59	60—69	70—79	80—89	90—100	M	σ	n
1414	1338	78,3	134	28	4	5	14	22	19	22	22	28	20	11	56,83 $\pm$ 0,14	23,02 $\pm$ 1,26	167
1413	1338	78,3	152	6	6	7	7	8	5	2	4	1	—	—	30,26 $\pm$ 0,25	20,41 $\pm$ 0,26	40
1415	1338	78,3	195	96	—	—	—	—	—	—	1	—	4	11	88,69 $\pm$ 0,44	6,96 $\pm$ 0,22	16

Auch diese F_3 -Familien lassen erkennen, daß die Hochprozentigen ihren Prozentgehalt annähernd beibehalten, während die Niedrigprozentigen nach höherem Prozentgehalt umschlagen.

Da mir nun bei Wiederaufnahme meiner Versuche im Jahre 1917 meine F_3 -Familien verloren gegangen waren, wie ich oben schon darlegte, dazu die Aschersoniana (H), die ich bisher benutzte, beschloß ich einmal die Nachkommenschaften meiner bisherigen F_3 -Familien weiter zu untersuchen, ob vielleicht dadurch eine Klärung der Frage des Umschlagens zu erzielen sei und zum anderen neue Kreuzungen zwischen Corrensiana und Aschersoniana anzustellen.

d) Die F_4 -Generation.

Schon 1914 hatte ich einige F_4 -Familien erzogen. Ich stelle diese nun mit den 1917 erzeugten in folgender Übersicht zusammen:

Tabelle 6.

Bezeichnung	Eltern-generation	M	Elter-individ.	Prozent-gehalt	0—9	10—19	20—29	30—39	40—49	50—59	60—69	70—79	80—89	90—100	M	σ	n
1408	1312	42	20	—	—	—	—	—	—	—	7	7	6	8	72,13 $\pm$ 0,52	16,25 $\pm$ 2,1	31
1410	1304	25	209	—	35	1	—	—	—	—	—	—	—	—	2,17 $\pm$ 0,1	2,53 $\pm$ 0,3	36
1411	1312	42	12	70	—	—	—	—	—	2	3	5	8	14	84,06 $\pm$ 0,32	10,2 $\pm$ 1,0	32
1713	1414	56,8	16	95	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14	98,0 $\pm$ 0,02	2,59 $\pm$ 0,09	14
1715	1414	56,8	10	83	—	—	—	1	—	1	3	9	8	2	73,63 $\pm$ 0,51	12,28 $\pm$ 0,26	24
1716	1413	30,3	48	39	2	4	4	1	2	1	—	—	—	—	23,58 $\pm$ 0,98	13,78 $\pm$ 2,16	14
1724	1414	56,8	56	94	13	4	2	1	—	—	—	—	—	—	10,0 $\pm$ 0,15	8,38 $\pm$ 1,33	20
1728	1413	30,3	8	45	5	2	2	—	1	8	2	2	2	—	42,34 $\pm$ 1,07	25,77 $\pm$ 0,54	24

Wenn wir unsere Übersicht näher betrachten, so finden wir im einzelnen wieder recht verschiedenerlei Ergebnisse. Familien mit vorwiegend pentasepaler und solche mit vorwiegend tetrasepaler Beschaffenheit sind herausgespalten; dabei sind die Variabilitätsgrößen sehr verschieden, von 2,53 bei 1410 über 2,59 bei 1713 bis zu 25,77 bei 1728 wechselnd. Wir sehen, das Aufspalten und Umschlagen hat auch in F_4 noch nicht aufgehört; neben den stark variablen Familien treten aber hier auch solche mit hochgradiger Konstanz auf, wie wir sie in F_3 noch nicht beobachten konnten. Von diesen Familien hat 1713, die ich 1918 mit einem besonderen Namen, *V. tubingensis*, belegt habe, für meine weiteren Untersuchungen besondere Bedeutung gewonnen, dadurch, daß sie sich als fast rein pentasepal erwies. Da ich meine hochprozentige *Aschersonia* verloren hatte, beschloß ich diese herausgespaltene Form, die wegen ihrer offensichtlich viel größeren Reinheit besonders geeignet erschien, zu erneuten Kreuzungen mit *Corrensiana* zu verwenden und sie nun auch mit der niedrigprozentigen *Aschersonia* zu kreuzen. Diese Kreuzungen erbrachten denn nun auch die Klärung des beständigen Umschlagens. Ehe wir uns aber zur Behandlung dieser Kreuzungen wenden, müssen wir noch die F_5 -Generation einiger Familien betrachten, darunter auch unserer 1713 oder *V. tubingensis*, die wir dann noch weiterhin verfolgen werden.

e) Die F_5 -Generati $\ddot{o}$ n.

Es sei hier zunächst eine Übersicht der Familien der F_5 -Generati $\ddot{o}$ n, die ich erzogen habe, mit Ausnahme der *V. tubinensis*, der eine besondere Betrachtung gewidmet wird, gegeben. Ich beschränke mich dabei mit Ausnahme der auf die F_4 1724 zurückgehenden Familien auf die einfach dekadenweise Wieder-
gabe der Pentasepalieprozente, da die Berechnung von M und σ wegen der oft geringen Variantenzahl und der nicht weiteren Verwendung dieser Materialien überflüssig erscheint.

Tabelle 7. Die Nachkommen.

1715 Pflanze	Nr. der F_1	0—9	10—19	20—29	30—39	40—49	50—59	60—69	70—79	80—89	90—100
13	1820	—	1	—	—	1	1	2	3	2	—
3	1832	—	—	—	—	1	2	3	1	2	—
4	1833	—	—	—	—	—	2	4	4	—	—
20	1835	—	—	—	1	—	1	2	2	6	3
21	1836	—	—	—	3	2	1	4	1	—	—
27	1837	—	—	—	—	—	—	—	—	6	9
28	1838	—	—	—	1	4	2	5	3	4	—
29	1839	—	—	—	—	1	—	2	2	7	9
1716 Pflanze											
15	1829	—	—	1	2	5	3	7	2	—	—
15	1897	—	5	11	6	4	1	4	1	—	—
1728 Pflanze											
11	1821	10	3	3	1	—	—	1	—	—	—
16	1854	—	—	—	—	—	—	1	2	3	5
31	1863	—	3	4	1	3	2	—	—	—	—

Wie man sieht, sind auch in diesen F_5 -Familien die Verhältnisse teilweise recht verschiedenartig, so vor allem unter 1728, während die Nachkommen von 1715 fast gar keine niedrigprozentige Typen aufweisen.

Eingehender wollen wir nun aber die F_5 -Nachkommenschaft der F_4 1724 betrachten; ich stelle die gefundenen Werte zunächst in folgender Tabelle zusammen.

Tabelle 8. Die F_5 -Nachkommenschaften der F_4 -Familie 1724.

Pflanzen	Nr. der F_5	0—9	10—19	20—29	30—39	40—49	50—59	60—69	70—79	80—89	90—100	M	σ	n
8	1813	3	2	3	3	7	3	1	—	—	—	$33,64 \pm 3,37$	$17,47 \pm 2,63$	22
11	1816	—	1	—	1	4	5	6	7	4	1	$84,06 \pm 0,15$	$17,43 \pm 0,29$	30
12	1822	3	1	8	2	—	—	—	1	—	—	$23,27 \pm 0,43$	$16,72 \pm 3,05$	15
16	1862	—	—	1	1	2	1	7	2	1	—	$59,80 \pm 0,95$	$14,31 \pm 0,48$	15

Wie man sieht, ergeben sich recht verschiedene Mittelwerte, bei im ganzen hohem σ . Wir stellen nun die zugehörige F_2 — F_4 in Stammbaumform dazu und erhalten:

F_2 1338 (78,3 %) Pflanze 134 (28 %)

F_3 1414 (56,8 %) Pflanze 56 (94 %)

F_4 1724 (10 %) Pfl. 8; Pfl. 11; Pfl. 16; Pfl. 12

F_5 33,6 % 84,1 % 59,8 % 23,3 %

Die Übersicht erbringt ein scheinbar regelloses Umschlagen, einmal nach der einen, das andere Mal nach der anderen Richtung. In F_3 hätten wir niedrigen Prozentsatz erwarten sollen, es traten uns 56 % entgegen; in F_4 wäre hoher Prozentsatz zu erwarten gewesen; wir sehen 10 % auftreten. Aus der 10proz. F_4 gehen die verschiedensten F_5 -Prozentgehalte hervor. Die Verhältnisse erscheinen nach wie vor rettungslos verworren. Nicht viel anders ist es bei den anderen F_5 -Familien.

Doch wenden wir uns der Familie zu, die wir als *V. tubingensis* besonders hervorhoben und aus 1713 als F_5 -Generation in verschiedenen Familien und dann weiter in F_6 erzogen haben.

f) *V. tubingensis*.

Die durch ihren hohen Pentasepaliegehalt ausgezeichnete Form, deren Herkunft wir soeben kennen gelernt haben, unterschied sich auch in ihren sonstigen Eigenschaften sowohl von *Corrensiana* als von *Aschersoniana*. Ungefähr von gleicher Blütengröße wie *Aschersoniana*, also mit erheblich kleineren Blüten als *Corrensiana*, ist die Blütenfärbung dunkler blau als bei *Aschersoniana*, vor allem auf dem unteren oder vorderen Blumen-

blatt, welches bei *Aschersoniana* weißlich zu sein pflegt, verwaschen bläulich. Auch die Blütenform ist etwas von *Corrensiana* wie *Aschersoniana* verschieden, ebenso wie die Beblätterung sich von der der beiden anderen Subspezies unterscheidet. Diese Merkmale haben aber mit dem Auftreten der Pentasepalie kaum etwas zu tun, weswegen wir hier nicht näher auf sie zu sprechen kommen. Von besonderem Interesse für uns ist aber die Variabilität bzw. die Konstanz der Pentasepalie, die der *V. tubingensis* zukommt. Wir wollen diese nunmehr in folgender Tabelle eingehend betrachten.

Tabelle 9.

Bezeichnung	Elternpflanze	Generation	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	
1713	1414, 16	F ₄	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	4	—	2	—	—	3	4	$\left. \begin{aligned} n &= 146 \\ M &= 94,63 \pm 0,70 \\ \sigma &= 3,84 \pm 0,01 \end{aligned} \right\}$
1806	1713, 6	F ₅	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	3	2	6	3	3	1	
1817	1713, 9	F ₅	1	—	—	1	—	—	2	—	—	1	—	2	2	—	4	1	2	1	—	—	—	
1823	1713, 2	F ₅	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	1	1	1	1	2	—	
1824	1713, 11	F ₅	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	3	1	—	—	2	—	—	—	
1831	1713, 2	F ₅	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	1	1	3	2	10	
1843	1713, 7	F ₅	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	3	2	1	1	—	2	
1869	1713, 2	F ₅	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	3	3	—	1	2	5	1	—	—	—	
1887	1735, 1	F ₆	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	
1940	1806, 3	F ₆	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	2	3	3	—	3	—	3	
			1	—	—	1	—	1	3	1	1	1	1	6	10	8	17	10	23	11	12	7	32	

Die Tabelle läßt eine weitgehende Konstanz der *V. tubingensis* erkennen, sowohl durch die Wahl der in den einzelnen Familien untersuchten Individuen als durch die Generationsfolge gestützt; σ fanden wir zu 3,84, also nicht sehr viel größer als bei der durch die Generationen konstant tetrasepalen *V. Corrensiana*.

Wir wollen aber nun verfolgen, wie sich diese *V. tubingensis* in den verschiedenen, mit ihr angestellten Kreuzungen verhielt. Wir schließen an diese Kreuzungen sogleich die der *V. Aschersoniana* (N) mit *V. Corrensiana* an.

B) Kreuzungen zwischen *Aschersoniana* (N), *tubingensis*, *Corrensiana*.

a) Die F₁-Generationen.

α) *V. tubingensis* und *Corrensiana*.

Wir bringen die Ergebnisse der mit diesen Sippen angestellten Kreuzungen zunächst in Tabellenform:

Tabelle 10.

Verbindung	Bezeichnung der Eltern	Bezeichnung der Bastard- familie	Pentasepalieprozent in Dekaden										
			0—9	10—19	20—29	30—39	40—49	50—59	60—69	70—79	80—89	90—100	
Corrensiana × tubingensis	1721,12 × 1713	1731	im allgemeinen bestätigend ungenügend untersucht; wie vorher										(ohne 1807) n = 40 M = 9,2 ± 0,12 σ = 4,98 ± 0,56
	1721,12 × 1713,9	1809											
tubingensis × Corrensiana	1713,9 × 1721	1737	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	
	1713,10 × 1721,9	1807	—	—	—	—	1	2	3	2	—	—	
	1713,9 × 1721,9	1808	—	—	—	—	—	—	—	—	3	6	
	1713,10 × 1721,9	18103	im allgemeinen bestätigend; ungenügend untersucht										
	1806,8 × 1801	1923											
	1806,3 × 1801	1924	—	—	—	—	—	—	—	1	4	8	
			—	—	—	—	—	—	—	2	10		

Die Tabelle läßt nicht verkennen, daß in der F_1 der Kreuzungen zwischen tubingensis und Corrensiana die Pentasepalie dominiert, wenn auch nicht vollkommen, da ja M etwas niedriger liegt als in reiner tubingensis und σ etwas größer ist als dort, auch wenn wir die offensichtlich aus irgendwelchen unbekannten Gründen etwas herausfallende Familie 1807 mit niedrigerem M beiseite lassen.

β) V. tubingensis und Aschersoniana.

Zwischen diesen beiden Arten habe ich eine größere Anzahl von Kreuzungen angestellt, die im folgenden zusammengestellt seien.

Tabelle 11. Tubingensis × Aschersoniana (N).

Bezeichnung der Eltern	Nummer der Bastardfamilie	0—9	10—19	20—29	30—39	40—49	50—59	60—69	70—79	80—89	90—100	
1713,4 × 1717,18	1805	2	3	3	—	—	1	—	—	—	—	$n = 121$ $M = 15,1 \pm 0,12$ $\sigma = 13,55 \pm 0,87$
1713,2 × 1717,18	1868	3	4	4	3	2	1	—	—	—	—	
1735,1 × 1732 ×	1883	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
1806,3 × 1802,7	18107	11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
1806,3 × 1802,7	18108	10	1	1	—	—	—	—	—	—	—	
1806,3 × 1802,6	18109	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
1806,3 × 1802,15	1919	—	3	1	1	—	—	—	—	—	—	
1806,8 × 1802,6	1920	3	3	1	—	1	—	—	—	—	—	
1806,8 × 1802	1921	—	1	6	1	1	—	—	—	—	—	
1806,8 × 1802,6	1922	2	5	1	5	—	—	—	—	—	—	
1806,8 × 1802,6	1925	6	2	3	1	—	—	—	—	—	—	
1806,8 × 1842,1	1926	—	2	1	—	3	—	—	—	—	—	
1806,8 × 1802,6	1927	4	3	4	1	—	—	—	—	—	—	
		48	27	25	12	7	2	—	—	—	—	

Diese Tabelle zeigt einwandfrei, daß bei Kreuzung von *tubingensis* und *Aschersoniana* (N) die Tetrasepalie über die Pentasepalie dominiert. Das ist deswegen besonders auffallend, weil, wie die vorhergehende Tabelle erkennen ließ, bei Kreuzung von *Corrensiana* und *tubingensis* gerade umgekehrt die Pentasepalie dominierte, wie das ja auch bei Kreuzung von *Corrensiana* mit *Aschersoniana* (H) der Fall war. Es überrascht dieses Verhalten um so mehr, als *Aschersoniana* (N) weniger ausgesprochen tetrasepal ist als *Corrensiana*.

Die verschiedene Dominanz phänotypisch gleichartiger Merkmale ist ja nun an sich zwar nichts neuartiges; wir kennen solche Fälle genugsam; es sei hier nur beispielsweise an die teils dominante, teils rezessive gelbe Farbe der Erbsen erinnert. Gerade in unserem Falle aber führt diese verschiedene Dominanz der Pentasepalie, wie wir gleich näher betrachten werden, zu weitgehenden Folgerungen.

Wie in der Kreuzung zwischen *Corrensiana* und *tubingensis* die Dominanz der Pentasepalie, so ist auch in der vorliegenden Kreuzung *tubingensis* $\times$ *Aschersoniana* die Dominanz der Tetrasepalie keine vollkommene. Die obige Tabelle und der errechnete Mittelwert erweisen das zur Genüge. Die Variabilität $\sigma = 13$ ist ebenfalls etwas größer wie bei *Aschersoniana* (N) und viel größer als bei *tubingensis*.

γ) *Aschersoniana* (N) und *Corrensiana*.

Wie zu erwarten war, lieferte diese Kreuzung nur niedrigprozentige Bastarde. Das Resultat ist aus der folgenden Tabelle zu erkennen.

Tabelle 12.

Bezeichnung der Eltern	Bezeichnung der Bastard- familie	0—9	10—19	20—29	30—39	40—49	50—59	60—69	70—79	80—89	90—100	M	σ
1721,10 $\times$ 1717 x	1733	{ allgemein bestätigend, ungenügend zu eingehender Darstellung											
1721,9 $\times$ 1717,18	1803	1	3	1	—	—	—	—	—	—	—	} 8.	7.
1721,9 $\times$ 1717,18	1804	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
1721,9 $\times$ 1717,18	18102	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—		

Nach diesem kurzen Überblick über die F_1 -Generationen wenden wir uns zur Betrachtung der

b) F_2 -Generationen.

a) F_2 von *tubingensis* und *Corrensiana*.

Schon 1918 konnte ich über eine F_2 dieser Verbindung berichten. Unterdessen habe ich weitere zweite Generationen erzeugt, die ich im folgenden zusammengestellt aufführe:

Tabelle 13.

Verbindung	Bezeichnung des Elters.	Bezeichnung der F_2	Pentasepalieprozent in Dekaden									
			0—9	10—19	20—29	30—39	40—49	50—59	60—69	70—79	80—89	90—100
V. <i>Corrensiana</i> × <i>tubingensis</i>	1931, 11	18100	—	—	—	2	1	3	2	4	8	23
V. <i>tubingensis</i> × <i>Corrensiana</i>	1808,9	1907	—	1	2	3	3	5	15	31	60	164
	1808,9	1908	—	—	—	—	—	—	—	1	4	11
	1808,9	1909	—	—	—	—	—	—	—	1	6	9
	1808,9	1910	1	—	—	1	1	—	1	2	2	2
	1808,2	1911	—	—	—	—	1	—	1	3	4	7
	1808,9	1912	—	—	—	—	—	1	—	—	1	6
	1806,8	1923	—	—	—	—	—	—	—	—	4	8
	1806,3	1924	—	—	—	—	—	—	—	1	2	10
	1808,2	1932	—	—	1	—	—	—	—	2	3	9
			1	1	3	4	5	6	17	41	86	228

$$\left. \begin{array}{l} n = 476 \\ M = 85,69 \pm 0,03 \\ \sigma = 14,43 \pm 0,47 \end{array} \right\}$$

Wie schon 1918 mitgeteilt, zeigte sich in F_2 dieser Kreuzungen eine weitgehende Aufspaltung von 0—100 % Pentasepalie. Die Variabilität, welche bei den beiden Eltern $\sigma = 1,4$ und $3,8$ war, stellte sich in der F_2 auf $14,43$. Es ist also nicht zu bezweifeln, daß das Umschlagen auch hier wieder in weitgehendem Maße durch Kreuzung veranlaßt wurde. Diese Kreuzungen sind aber noch erheblich beweisender als die 1914 behandelten, da hier die beiden als Ausgangsmaterial benutzten Eltern einen durch Generationen festgestellten, überaus hohen Grad von Konstanz besitzen. Bemerkenswert in den hier vorliegenden F_2 -Generationen ist das außerordentliche Überwiegen der hochprozentigen Formen und die große Schiefe der Variantenverteilung.

β) Die F_2 von Aschersoniana (N) und tubingensis.

Auch über diese Generation konnten 1918 schon kurze Mitteilungen gemacht werden. Auf Grund umfangreicher neuerer Untersuchungen sei hier die folgende Übersicht gegeben.

Tabelle 14.

Bezeichnung des Elters.	Bezeichnung der F_2	0—9	10—19	20—29	30—39	40—49	50—59	60—69	70—79	80—89	90—100	
1730,8	1885	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	$n = 304$ $M = 8,64 \pm 0,04$ $\sigma = 10,55 \pm 0,45$
1805,3	18110	35	3	1	1	—	—	—	—	—	—	
1805,2	1901	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
1805,3	1902	7	3	3	—	—	—	—	1	—	—	
1805,2	1903	18	4	1	1	—	—	—	—	—	—	
1805,2	1904	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
1805,9	1905	36	11	—	1	—	—	—	—	—	—	
1805,3	1906	88	31	16	5	1	—	1	—	—	—	
1805,3	1935	3	2	3	2	—	1	—	—	—	—	
1805,3	1936	1	3	2	1	—	—	—	—	—	—	
		206	57	26	11	1	1	1	1	—	—	

Entsprechend der Dominanz der Tetrasepalie in F_1 überwiegt diese auch hier in F_2 . Hochprozentige pentasepale Rassen treten überhaupt nicht auf, wenngleich es doch zu einer Aufspaltung mittlerer Varianten kommt. M ist sogar niedriger als in F_1 , 10 gegen 15; ebenso wie σ mit 10 gegen 13 der F_1 zurückbleibt.

1918 hatte ich nach meinen damaligen Ergebnissen zunächst geglaubt, annehmen zu sollen, daß in F_2 dieser Kreuzung überhaupt keine Aufspaltung eintritt. Es ist auch sicher nicht zu bezweifeln, daß hier noch irgendeine Besonderheit vorliegt, welche die Spaltung hemmt, doch ist z. Z. über deren Natur noch keine Klarheit zu erlangen gewesen.

Neben den ursprünglichen Kreuzungen und der Erziehung der Nachkommenschaftsgenerationen habe ich nun einmal noch Rückkreuzungen mit den eben beschriebenen Biotypen ausgeführt, z. a. aber noch einige Kreuzungen mit anderen Materialien angestellt; auf beide werde ich nunmehr noch zu sprechen kommen.

c) Rückkreuzungen.

Meine Rückkreuzungsversuche sind noch nicht sehr umfangreich; sie erbringen indessen doch einige Ergebnisse, welche für uns von besonderem Werte sind. Ich stelle die Rückkreuzungen im folgenden zusammen.

Tabelle 15.

		0-9	10-19	20-29	30-39	40-49	50-59	60-69	70-79	80-89	90-100	
tubingensis $\times$ (Correns. $\times$ Aschers.)	1915	2	2	2	1	—	1	—	—	—	—	$n = 64$ $M = 31,56 \pm 2,91$ $\sigma = 23,32 \pm 2,06$
	1916	1	5	2	4	1	—	—	—	—	—	
	1917	2	3	2	1	2	—	3	—	—	—	
	1918	3	2	1	3	—	—	1	1	1	—	
	1938	1	3	5	2	2	—	2	1	2	—	
		9	15	12	11	5	1	6	2	3	—	
(Corr. $\times$ Aschers.) $\times$ tubing.	1934	5	3	—	2	—	—	—	1	—	2	
(tub. $\times$ Aschers.) $\times$ tubing.	1941	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	1943	6	5	—	—	—	—	—	—	—	—	
(tub. $\times$ Aschers.) $\times$ Aschers.	1942	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
(tub. $\times$ Corr.) $\times$ Aschers.	1928	6	7	3	—	—	—	—	—	—	—	

Höchst bemerkenswert sind zunächst die Rückkreuzungen von (Corrensiana $\times$ Aschersoniana) mit tubingensis. Sie zeigen ein ungeheuer weitgehendes Umschlagen mit $\sigma = 23,32$, während ja tubingensis nahezu konstant pentasepal mit $\sigma = 3,8$ und Corrensiana $\times$ Aschersoniana fast rein tetrasepal allerdings mit $\sigma = \text{ca } 7$ ist. Die Rückkreuzung gibt nach beiden Richtungen dasselbe Resultat, wenn auch nur für eine Richtung das Material umfangreich genug zur Berechnung war.

Wenn Aschersoniana allein in die Kreuzungen mit tubingensis eingeführt wird, so kommt es auch hier wieder nicht zu starkem Umschlagen. Die Verhältnisse in der Kreuzung (tubingensis $\times$ Corrensiana) $\times$ Aschersoniana sind nicht vollkommen zu durchschauen.

C. Kreuzungen mit anderen Materialien.

Von diesen Kreuzungen sind einmal diejenigen von besonderem Interesse, welche durch Verbindung der F_4 -Pflanzen der Familie 1724, teils mit der pentasepalen tubingensis, teils mit der tetrasepalen Aschersoniana angestellt wurden, z. a. diejenigen der Familie 1707 etwas zweifelhafter Herkunft.

a) Kreuzungen mit 1724.

Wir haben gesehen, daß die F_4 -Familie 1724 in ihren einzelnen Individuen Nachkommenschaften mit recht verschiedenem Gehalte an Pentasepalen hervorbrachte. Bemerkenswert und durchaus in Übereinstimmung mit unseren bisherigen Befunden sind nun aber die Ergebnisse, welche den Einfluß der *tubingensis* und der *Aschersoniana* (N) auf die Nachkommenschaften dieser 1724 erweisen. Ich stelle die allerdings wenig umfangreichen Ergebnisse im folgenden zusammen:

Tabelle 16.

	0—9	10—19	20—29	30—39	40—49	50—59	60—69	70—79	80—89	90—100
1724 und <i>tubingensis</i>										
1713 $\times$ 1724 (1872)	—	—	—	—	—	—	1	1	2	1
1713 $\times$ 1724 (1876)	—	—	—	—	—	1	1	3	3	2
1724 und <i>Aschersoniana</i>										
1724 $\times$ 1717 (1812)	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Die Tabelle läßt erkennen, daß in jedem Falle auch hier die *tubingensis* hochprozentige Pentasepalie im Kreuzungsprodukt veranlaßt, während umgekehrt in der einen Nachkommenschaft, in der 1724 mit *Aschersoniana* verbunden war, fast tetrasepale Nachkommenschaft hervorging.

b) Kreuzungen mit 1707.

Die Familie 1707 trat in meinen Kulturen ohne genügende Kontrolle der vorhergehenden Generationen, jedenfalls als F_3 der Kreuzung zwischen *Aschersoniana* (H) und *Corrensiana* auf. Sie erwies sich immer als sehr hochprozentig pentasepal. Bei Kreuzung mit *Corrensiana* dominiert, wie in den entsprechenden Kreuzungen mit *tubingensis* die Pentasepalie. Auf Anführung der Einzelwerte in Tabellenform soll verzichtet werden. Sie würde keine neuartige Einsicht erbringen.

V. Theorie der pentasepalen Zwischenrassen bzw. des beständigen Umschlagens.

Wir wollen nun versuchen, uns auf Grund aller der hier und früher besprochenen Versuche ein Bild von dem Wesen der beständig umschlagenden pentasepalen Sippen zu machen.

A. Faktorielle Erklärung auf Grund der Befunde über Dominanz.

Wir haben zunächst die folgenden, außer allen Zweifel gestellten experimentellen Befunde:

1. Tetrasepalie und Pentasepalie können in zwei verschiedenen Dominanzverhältnissen zueinander auftreten:

a) Tetrasepalie dominiert über Pentasepalie.

b) Tetrasepalie ist gegenüber Pentasepalie rezessiv.

2. Die Dominanz weder der Tetrasepalie noch der Pentasepalie ist vollkommen.

Wir wollen uns unsere Ausgangsmaterialien nun zunächst einmal durch das folgende Faktorenschema verständlich zu machen suchen:

Corrensiana sei homozygotisch cc bei Pentasepalie 1 %

Aschersoniana (N) „ aa „ „ 10 %

tubingensis sei „ tt „ „ 95 %.

Wir fanden nun, daß bei Kreuzung der verschiedenen Formen in F_1 der Pentasepalieprozentsatz in ungefähr folgender Weise sei es herauf, sei es herabgesetzt wurde:

Correns. $\times$ Aschers. ca zu 5 %

„ $\times$ tubing. ct „ 90 %

Aschers. $\times$ tubing. at „ 15 %.

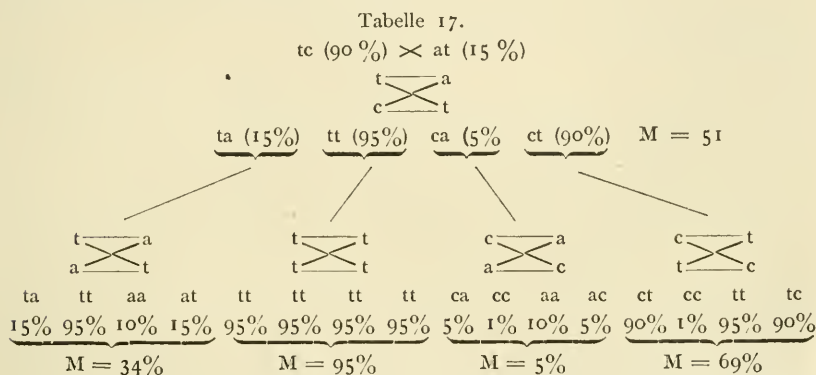
Wir können also annehmen, daß der Tetrasepaliefaktor a bei Zusammentreffen mit dem Pentasepaliefaktor t wohl über diesen dominiert, doch aber in seiner Wirkung abgeschwächt wird, derart, daß der Bastard tubingensis $\times$ Aschersoniana nicht 10, sondern 15 % Pentasepalie aufzuweisen hat. Andererseits wirkt, wenn gleich t über c dominiert, c abschwächend, so daß statt 95 % Pentasepalie in tubingensis nur 90 % in F_1 von tubingensis $\times$ Corrensiana auftreten.

Sehen wir von diesen feineren Unterschieden ab, so haben wir durch unsere Kreuzungen zwei niedrigprozentige Typen erzielt, ca und at. Bestäube ich jeden mit eigenem Pollen, so erhalte ich sehr verschiedene Resultate; ca gibt nur niedrigprozentige Typen, von 0—10 %, at aber ergibt: aa (10 %), at und ta (15 %) und tt (95 %). aa und tt bleiben weiterhin konstant, at und ta spalten weiter wie bisher.

Wir haben damit schon einmal ein unerwartetes Umschlagen von der Tetrasepalie in die Pentasepalie kennen gelernt.

Aber auch hochprozentige Typen können sich, schon nach dem eben gesagten, verschieden verhalten. Wähle ich beispielsweise tt und ct, beide 90—95 prozentig, so wird tt konstant hochprozentig bleiben, wie unsere tubingensis, ct wird umschlagen und teils tt und ct bzw. tc, also hochprozentig-pentasepale Formen, teils cc Formen mit nur 1 % Pentasepalie liefern. Hier schlägt also die hochprozentige Form plötzlich in die niedrigprozentige um.

Wir wollen nun aber einmal betrachten, was auf Grund dieser einfachen Voraussetzungen bei Kreuzungen geschehen würde, etwa nach einer Verbindung von tc mit at. Die folgende Übersicht mag das veranschaulichen:



Schon auf Grund dieser allereinfachsten, auf unsere Erfahrungen aufgebauten Voraussetzungen müßte also ein außerordentlich starkes Umschlagen infolge einer solchen Kreuzung eintreten.

Wir wollen indessen nun zunächst den Gang unserer Versuche noch etwas näher betrachten, um die mitgeteilten Ergebnisse noch weiter im einzelnen beurteilen zu können. Der Versuchsgang ist ungefähr der folgende. Ich bestäube beispielsweise eine ct-Pflanze mit eigenem Pollen und benutze 20 Samen aus dieser Bestäubung zur Weiterzucht. Ich kann natürlich die Konstitution der Samen äußerlich nicht erkennen. Treffe ich beispielsweise auf 12 ct- 2 tt- und 6 cc-Samen, so ergibt sich nach unserer Voraussetzung

- 12 mal 90 %,
2 „ 95 %,
6 „ 1 %, im Durchschnitt also 64 % Pentasepalie.

Ich könnte aber leicht auf 12 ct-, 6 tt- und 2 cc-Samen gestoßen sein; dann erhielte ich nach gleicher Berechnung 82 % Pentasepalie. Es war nun natürlich bei den sehr zeitraubenden Zählungsarbeiten nicht möglich, für jeden Versuch Hunderte von Individuen durchzuzählen und zu benutzen. Das würde auch gar nicht den allgemein an beständig umschlagenden Sippen gemachten Beobachtungen entsprechen. Bei allen Versuchen, wo geringere Individuenzahlen benutzt wurden, also etwa 20—30, müssen demnach die Durchschnittswerte schon wegen dieser den Versuchen anhaftenden Eigenheiten den Eindruck des beständigen Umschlagens noch erheblich erhöhen. Es wird also möglich, ja sogar notwendig sein, daß in unserem Beispiel der Kreuzung $tc \times at$ die einzelnen Nachkommenschaften nicht genau 34 %, 95 %, 5 % und 69 % enthalten, sondern diese Werte werden etwas nach oben und unten schwanken können, so daß praktisch natürlich nach einer solchen Kreuzung alle möglichen Werte zwischen 0 und 100 % auftreten können.

Denken wir nun noch daran, daß auch fluktuierende Variabilität und Periodizität der Varianten mit hinein spielen, so werden wir nicht im Zweifel sein können, daß die Werte einen noch fließenderen Eindruck hervorrufen können und daß das Grundprinzip der beständig umschlagenden Sippen mit verschiedener Dominanz phänotypisch einheitlicher Merkmale verständlich geworden ist.

So wäre es aber vielleicht denkbar, daß schon durch diese einfache Erklärung auf monohybrider Grundlage die restlose Erklärung für beständig umschlagende Sippen gegeben wäre. Dies trifft nicht zu. Schon unsere früheren Versuche hatten erkennen lassen, daß einfach monohybride Spaltung nicht in Frage kommen kann. Ich hatte das weiter oben auseinander gesetzt, und möchte hier nicht wieder darauf zurückkommen, da ja die damaligen Ausgangsmaterialien offenbar noch nicht vollkommen rein waren. Aber auch die F_2 aus der Kreuzung *Corrensiana* $\times$ *tubingensis*, die doch in großem Umfange angestellt wurde ($n = 476$) (vgl. S. 498), läßt erkennen, daß solche einfach monohybride Spaltung nicht in Frage kommen kann. Die rezessiven tetrasepalen *Corrensiana*-Individuen müßten doch bei monohybrider Spaltung viel zahlreicher hervortreten, als sie es in Wirklichkeit tun (vgl. Tab. 13).

Um diese Verhältnisse verständlich zu machen, können wir natürlich zu Polymerie der Gene unsere Zuflucht nehmen. Es ist nun allerdings nach dem bisher Gesagten wohl verständlich, daß solche Polymerie im vorliegenden Falle bei den komplizierten Verhältnissen einwandfrei festzustellen, auf außerordentliche Schwierigkeiten stoßen dürfte und die bloße Annahme der Polymerie nicht übermäßig befriedigend wäre. Auch würde Polymerie der Gene, im Sinne gleichsinnig wirkender Gene, wegen der verschiedenen Dominanz allein nicht viel bedeuten. Wir werden sogleich versuchen, in diese Verhältnisse etwas tiefer einzudringen. Bevor wir dies indessen tun, wollen wir noch einen kurzen Blick darauf werfen, wie unsere Erklärung wohl zu den früher (1914) beschriebenen Kreuzungen sich verhalten würde.

Wir sahen da vor allem, daß die F_3 -Familien, welche von F_2 -Pflanzen mit niederem Pentasepaliegehalt abstammen, in der Regel nach höheren Pentasepalieprozentsätzen umschlagen, während die von Pflanzen mit höherem Pentasepaliegehalt abstammen, diesen Gehalt zumeist ungefähr beibehalten.

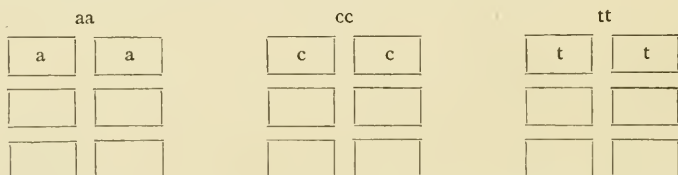
Auf Grund unserer Vorstellungen und unter der Annahme, daß die *Aschersoniana* (H) noch nicht völlig rein bezüglich des Pentasepaliegehaltes war, können wir uns wohl denken, daß ein das in die Erscheinungtreten der Pentasepalie hemmendes Gen noch in der *Aschersoniana* (H) vorhanden war, welches dann in den Familien mit niederem Prozentgehalt teils abgespalten wurde, wodurch dann die Hemmung beseitigt wird und es zu dem Umschlagen der niedrigprozentigen F_2 -Pflanzen nach oben kommt. Daß aber eine Form bezüglich ihres Pentasepaliegehaltes lange als relativ konstant gelten kann, ohne daß sie es wirklich ist, das ergibt sich aus den *Aschersoniana* (N)-Kreuzungen mit *tubingensis*, welche ja auch in der F_2 ungefähr denselben Durchschnittsprozentsgehalt an Pentasepalen besitzen als in der F_1 . Worauf dies zurückzuführen ist, ist leider heute noch nicht zu durchschauen, steht aber auch nicht allein da; man denke nur an entsprechende Untersuchungen von Bateson und Pellew (1916) und Biffen (1916), auf welche ich schon 1919 (S. 43) hingewiesen habe.

Doch wenden wir uns nun zu unserer Theorie des beständigen Umschlagens der pentasepalen Rassen zurück und suchen noch etwas tiefer in das Verständnis derselben einzudringen.

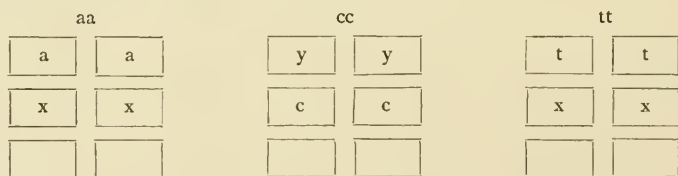
B. Hypothetische Vorstellungen über die Lage der Pentasepalie- bzw. Tetrasepaliefaktoren in den Chromosomen.

Zunächst kann es sich bei Tetrasepalie und Pentasepalie unserer Veronicarassen nicht nur um ein einfaches Allelomorphenpaar handeln. Wir kennen ja doch zweifellos zwei Tetrasepaliefaktoren, einen, der über den Pentasepaliefaktor dominiert und einen, der ihm gegenüber rezessiv ist. Denken wir uns die Verhältnisse einmal auf chromosomaler Basis.

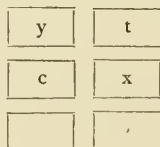
Stellen wir uns der Einfachheit halber vor, Veronica habe drei Chromatophoren in der haploiden Phase; in welchen Chromosomen liegen dann unsere drei Faktoren? Wir könnten natürlich annehmen, alle drei lägen im ersten, zweiten oder dritten Chromosom. Dann hätten wir z. B. im diploiden Zustand:



Wir können uns aber auch vorstellen, a und t lägen im ersten als Allelomorphe, c aber vielleicht im zweiten Chromosom. Bei aa und tt könnten wir uns dann im zweiten Chromosom irgendein Gen x, bei Corrensiana im ersten ein Chromosom y auftretend denken. Wir hätten dann



Kreuzen wir nun Corrensiana mit tubingensis, so gibt das



Wir kreuzen nun diese Form mit *Aschersoniana* und erhalten verschiedene Formen, z. B. diese

t	a
c	x

In dieser Zygote käme es aber dann zu folgender Keimzellbildung: tc, tx, ac, ax, was dann zu der hierunter ausgeführten Kombinatensübersicht führt:

tc tc	tc tx	tc ac	tc ax
tx tc	tx tx	tx ac	tx ax
ac tc	ac tx	ac ac	ac ax
ax tc	ax tx	ax ac	ax ax

Die große Mannigfaltigkeit der auf diese Weise sich ergebenden Pentasepalieprozente kann sich jedermann selbst ableiten, auch zunächst abgesehen von einer eventuellen Bedeutung der Faktoren x und y für den Pentasepaliegehalt. Ich will diese Vorstellungen hier nicht weiter fortführen, da sie rein hypothetisch sind; auf chromosomaler Basis ließen sich natürlich auch andere Vorstellungen entwickeln, was mir aber derzeit zwecklos zu sein scheint. Es sollte hier nur gezeigt werden, wie theoretisch durchaus gerechtfertigte Vorstellungen auf dem Boden unserer mendelistischen Vorstellungen mit Hilfe unserer Befunde über Dominanz auch ein sehr hohes Umschlagen verständlich machen.

C. Entwicklungsmechanische Grundlagen.

Viel befriedigender wird es aber, die Ergebnisse entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen, welche Fischer (1920) auf meine Veranlassung anstellte, zur weiteren Klärung der Verhältnisse, vor allem zur Veranschaulichung unseres Befundes der verschiedenen Grundlagen der Tetrasepalie und damit zugleich der verschie-

denen Dominanz wie des Postulates der Polymerie der diesen Vorgängen zugrunde liegenden Gene heranzuziehen.

Fischers entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen haben die morphologisch-histologischen Grundlagen für die Erkenntnis gebracht, daß von Pentasepalie zu Tetrasepalie innerhalb der Gattung *Veronica* keineswegs ein einfacher Schritt ist. Er fand sehr verschiedene Stufen und Ausprägungen pentasepaler Kelche. Er sah zunächst (1920, S. 144) in der Sektion *Leptandra*, bei *V. virginica*, das hintere Kelchblatt nach den zwei vorderen als drittes auftreten; es folgen die beiden seitlichen relativ schnell darauf, doch bleibt das hintere noch im Wachstum eine Zeitlang gefördert, so daß es an Größe die beiden seitlichen vorerst überragt. Erst nach und nach überholen die beiden seitlichen Kelchblätter das hintere, welches im fertigen Kelch schließlich wenig kleiner ist als diese. Bei *Leptandra* liegt also ein besonderer Nachdruck der Kelchentwicklung auf der Hinterseite des Blütenprimordiums; das hintere fünfte Kelchblatt tritt sehr früh auf, ist besonders gefördert. Dort wurden nie tetrasepale Kelche neben pentasepalen gefunden.

»Betrachten wir dann (zunächst) das andere Extrem der Entstehung des hinteren Kelchblattes bei *Veronica*, so sehen wir in *V. ponaë* diejenige Art, die das am weitesten reduzierte fünfte Kelchblatt aufweist, das häufig nur noch bei mikroskopischer Untersuchung zu erkennen war und oft nur noch eine Ausbuchtung der Zellen des Zwischenraumes zwischen den beiden hinteren Kelchblättern darstellte. Unterblieb auch diese Ausbuchtung vollends, so ließ doch der breite Raum zwischen der Basis der beiden Kelchblätter, der häufig im entwickelten Kelch zu beobachten war, erkennen, daß hier die Anlage des fünften Kelchblattes vorbereitet worden war, dessen Ausbildung aber dann nicht erfolgt ist. Die Entwicklung dieses Kelchblattrudimentes beginnt, wie zu erwarten war, sehr spät, wenn die gesamten Blütenteile schon weit im Wachstum vorgeschritten sind.«

Zwischen diesen beiden Extremen finden sich zahlreiche Zwischenglieder, wie die Angehörigen der Sektion *Teucrium*, bei denen das fünfte Kelchblatt sich noch in die Entwicklung der anderen Blütenteile einschiebt, dann *V. tubingensis*, unsere

pentasepale *Tournefortii*-Sippe, die aber bereits den Übergang zu *V. virginica* bildet, da hier das fünfte Kelchblatt zwischen einer Stelle als fünftes und drittes Organ der Blüte schwankt.

Besonders interessant ist der Fall von *V. fruticans*. Hier konnte Fischer zwei Rassen feststellen; die eine (Rasse I) legt das fünfte Kelchblatt noch verhältnismäßig groß an, während die andere (Rasse II) es nur als sehr kleines Läppchen ausbildet; während aber das große Kelchblatt von Rasse I spät angelegt wird, beginnt das kleine von Rasse II schon sehr früh seine Entwicklung. Es ist das insofern noch besonders außergewöhnlich, als im allgemeinen die endgültige Größe ungefähr der Zeit der Anlage entspricht, d. h. je größer das fünfte Kelchblatt im Vergleich zu den anderen ist, desto früher wird es auch angelegt. Wenn nun hier das Verhalten ein gerade umgekehrtes ist, das später sehr klein bleibende Kelchblatt also sehr früh angelegt wird, so läßt das kaum eine andere Auslegung zu, als daß Zeit der Anlage und endgültige Größe, die sonst parallel gehen, von verschiedenen Faktoren beeinflusst werden, deren wechselweise Kombinationen zu der hier betrachteten auffallenden Erscheinung führt.

Alle diese Beobachtungen lassen somit erkennen, daß die Ausprägung der Pentasepalie von verschiedenen Faktoren abhängen muß. Das ist ja aber, was nach unserem Befunde der verschiedenen Dominanz zu erwarten war. *Corrensiana* bzw. *Aschersoniana* bilden dann eben Anfangs- bzw. Endstadien der Pentasepalie oder auch umgekehrt der Tetrasepalie auf verschiedener Grundlage; anders ausgedrückt ließe sich vielleicht auch sagen: dem Zustande der Kelchausbildung von *Corrensiana* und *Aschersoniana* liegen verschiedene Genkomplexe zugrunde. Dann aber kann sich die Tetrasepalieausprägung von *Corrensiana* und *Aschersoniana* der Pentasepalie von *tubingensis* gegenüber natürlich auch ganz verschiedenen in ihren Vererbungs- bzw. Dominanz- oder Entfaltungsverhältnissen verhalten.

Daß aber die fünften Kelchblätter von *Aschersoniana* und *tubingensis* tatsächlich etwas verschiedenes bedeuten, das hat Fischer weiterhin durch eingehende Messungen außer Zweifel

gestellt. Die fünften Kelchblätter der *tubingensis* erwiesen sich stets im Verhältnis zu den seitlichen Kelchblättern größer als die fünften Kelchblätter der *Ascher-soniana* (N). (Vgl. die Messungen bei Fischer.)

Auffällig war das Verhalten in F_1 und F_2 der Kreuzungen zwischen beiden Formen. Hier zeigten sich die Kelchblätter in ihrer Größe intermediär, während ja das Prozentverhältnis der fünften Kelchblätter in diesen Generationen nicht in diesem Maße eine Zwischenstellung einnimmt, sondern im Gegenteil, wie wir sahen, dem des armen Elters nahezu gleichkommt. Hier liegen also noch irgendwelche unbekannte Komplikationen vor.

So fraglich aber auch vielerlei Einzelheiten der entwicklungsmechanischen Grundlagen unserer pentasepalen Zwischenrassen sind, so werden die eigentümlich wechselnden Dominanzverhältnisse der Pentasepalie durch die vorliegenden entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen doch immerhin dem Bereiche eines morphologischen Verständnisses näher gebracht, indem der Übergang von der Vierblättrigkeit zur Fünfblättrigkeit auch morphologisch als komplexer Vorgang erscheint und somit für den anfänglich scheinbar einheitlichen Übergang von der Fünf- zur Vierblättrigkeit mehr Faktoren, die sich natürlich in ihrem gegenseitigen Dominanzverhältnis verschieden verhalten können, verantwortlich zu machen sind.

Naturgemäß brauchen diese Faktoren nicht auf die hier behandelten Untertypen von *V. Tournefortii* beschränkt zu sein. Es ist im Gegenteil anzunehmen, daß sie sowohl noch in anderen Biotypen dieser Art als darüber hinaus verbreitet sind. Für *V. Tournefortii* ist bemerkenswert, daß die verschiedenen Biotypen in der freien Natur unbeschränkter Kreuzbefruchtung unterworfen durcheinander wachsen und auf diese Weise das Umschlagen auch an den natürlichen Standorten verständlich wird.

VI. Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

1. Das starke Umschlagen der beständig umschlagenden pentasepalen *Veronica*-Sippen ist auf Bastardierung zurückzuführen, da

durch Kreuzung nahezu rein pentasepaler und tetrasepaler Rassen in der F_2 ein weitgehendes Umschlagen zu beobachten ist.

2. Tetrasepalie ist in gewissen Stämmen Pentasepalie gegenüber rezessiv, in anderen dominant.

3. Die Dominanz ist keine vollständige.

4. Unter Zugrundelegung der Befunde, Punkt 1 bis 3, lassen sich die unerwarteten Verhältnisse des Umschlagens in den pentasepalen Zwischenrassen in ihren Grundprinzipien verstehen.

5. Einfach monohybride Mendelspaltung kann zur Erklärung des Umschlagens nicht in Frage kommen; es wird eine Erklärungsmöglichkeit auf chromosomaler Basis erörtert.

6. Vergleichend morphologisch-entwicklungsmechanische Untersuchungen über die Entstehung pentasepaler Kelche in der Gattung *Veronica*, wie sie Fischer ausführte, machen die verschiedene Dominanz der Pentasepalie verständlich.

VII. Literatur.

1. Lehmann, E., Vorläufige Mitteilung über Aussaatversuche mit *Veronicis* der Gruppe *agrestis*. Ber. d. d. bot. Ges. 1907. 25, 464.
 2. —, Über Zwischenrassen in der *Veronica*-Gruppe *agrestis*. Zeitschr. f. induct. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1909. 2, 145.
 3. —, Über Bastardierungsuntersuchungen in der *Veronica*-Gruppe *agrestis*. Ebenda. 1914. 13, 88—175.
 4. —, Die Pentasepalie in der Gattung *Veronica* und die Vererbungsweise der pentasepalen Zwischenrassen. Ber. d. d. bot. Ges. 1918. 36, (28)—(46).
 5. Fischer, J., Zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der *Veronica*ablüte. Zeitschr. f. Bot. 1920. 12, 113.
- 

Diese zwei Fälle seien hier dargestellt (Abb. 1 und 2):

Sieht man sich diese Kurven an, insbesondere die zweite, so fällt einem sofort die große Ähnlichkeit mit gewöhnlichen Dämpfungskurven auf, z. B. mit solchen einer elastischen Feder, die durch einen Stoß oder eine plötzliche Belastung aus ihrer Gleichgewichtslage gebracht wird. Auch sie wird nicht direkt in die alte oder eine neue, den veränderten Bedingungen entsprechende Gleichgewichtslage übergehen, sondern es werden mehrere Schwankungen um die Ruhelage eintreten und, diese

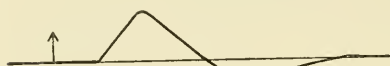


Abb. 1. Wachstumsreaktion bei Momentbelichtung (4×30 MKS) nach Blaauw (Licht und Wachstum, **1**, 667).

werden in erster Linie, wenn man so sagen darf, durch die spezifische Struktur der Feder bedingt werden. Ein anderer Körper würde ganz anders reagieren. Sollte es nun bei *Phycomyces* nicht ebenso sein? Sollte nicht die Pflanze selbst die

Eigenschaft besitzen, solche Dämpfungsschwankungen auszuführen, wenn sie durch einen Wachstum fördernden oder hemmenden Reiz plötzlich aus der Gleichgewichtslage gebracht wird?

Wenn diese Annahme richtig ist, so müssen die Schwankungen, die

Blaauw beobachtete,

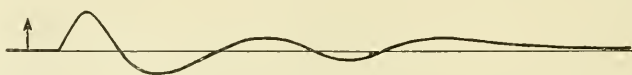


Abb. 2. Lichtwachstumsreaktion von *Phycomyces* bei Dauerbelichtung (1 MK) nach Blaauw (Licht und Wachstum, **3**, 103.)

Wir hätten also keine spezifische »Lichtwachstumsreaktion«, sondern bei jedem Reiz, der die Pflanze plötzlich aus der Gleichgewichtslage bringt, müssen analoge Schwankungen auftreten.

Es handelte sich also vor allen Dingen darum, einen Reiz zu finden, dessen Intensität ebenso plötzlich geändert werden konnte wie beim Licht. Der Temperaturreiz schien ungeeignet zu sein, da gewöhnlich gleichzeitig mit der Temperatur die Luftfeuchtigkeit ebenfalls geändert wird; beim Übertragen der Kultur aus einem Thermostaten in einen anderen, deren Luft-

feuchtigkeit man ja ausgleichen könnte, wird durch das Umstellen ein mechanischer Reiz auf die Kultur ausgeübt; man dürfte deshalb die ersten Ablesungen, auf die es ja besonders ankommt, nicht berücksichtigen.

Nachdem auch andere Möglichkeiten verworfen werden mußten, schien eine Änderung der Luftfeuchtigkeit am geeignetsten zu sein, um so mehr, als ja *Phycomyces* für sehr hydrotropisch, d. h. gegen Feuchtigkeit empfindlich gilt.

I. Versuchsanordnung.

An den Versuchsapparat wurden folgende Anforderungen gestellt: man mußte erstens die Luftfeuchtigkeit möglichst plötzlich in möglichst hohem Grade ändern können, zweitens

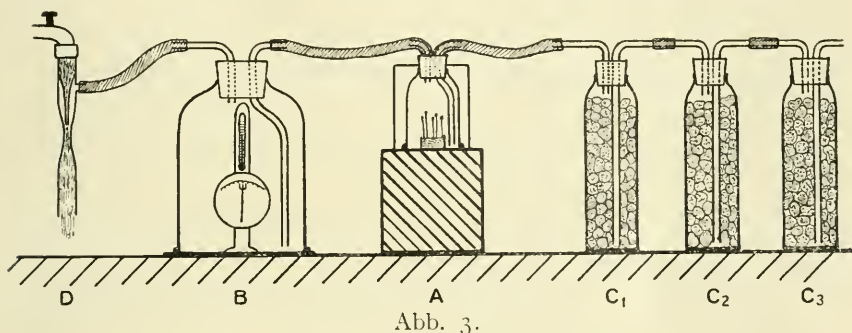


Abb. 3.

durften alle anderen äußeren Faktoren dabei nicht geändert werden.

Die Kultur kam in die Glasglocke A, durch die ein starker Luftstrom mittels einer Wasserstrahlluftpumpe (D) durchgesaugt werden konnte (Abb. 3). Die Luft strich, bevor sie in die Kulturglocke A kam, durch mehrere Gefäße, die entweder mit CaCl_2 oder feuchtem Bimstein gefüllt waren, wodurch der Feuchtigkeitsgehalt der Luft geändert werden konnte. Aus der Glocke A wurde der Luftstrom noch durch die Glocke B, in der sich der Hygrometer (Lambrechts Polymeter) befand, geleitet. Die Versuche wurden in einer Dunkelkammer ausgeführt, um aber bei Licht arbeiten zu können, wurde die Glocke A noch in ein schwarzes Kästchen mit zwei Schiebetüren an den entgegengesetzten Seiten gestellt. Vor die eine kam das Horizontal-

mikroskop zum Messen, vor die andere eine rote Lampe. Die Schiebetüren wurden nur während jeder Ablesung geöffnet und gleich wieder geschlossen.

Um nun die Feuchtigkeit möglichst plötzlich ändern zu können, mußte die Glocke A möglichst klein und der Luftstrom möglichst stark sein. Um der ersten Bedingung zu genügen, wurde der verhältnismäßig große Hygrometer in eine besondere Glocke B gestellt und die Kulturen in kleinen Glasdosen von 4 cm Durchmesser auf Brot gezüchtet. Der Luftstrom betrug 60—80 L in der Stunde. Er hatte, wie bereits Elfving¹ festgestellt hat, auf die Wachstumsrichtung von *Phycomyces* keinen Einfluß; um aber die äußeren Bedingungen möglichst konstant zu halten, wurde dieser starke Luftstrom nicht nur beim Umschalten, sondern die ganze Zeit über unterhalten. Der Inhalt der Glocke A betrug 250 cm³. Die Luftfeuchtigkeit beim Einschalten der Gefäße mit feuchtem Bimstein 90—95 %, mit CaCl₂ 15—20 %. Die Luftfeuchtigkeit in der Glocke A konnte also im Laufe von wenigen Sekunden recht beträchtlich geändert werden.

Die Temperatur in der Dunkelkammer war geringen Schwankungen von 1—2° ausgesetzt, da aber diese Temperaturschwankungen sich im Laufe von mehreren Tagen vollzogen, so konnten sie keinen Einfluß auf die beobachteten Wachstumskurven haben².

Als Versuchsobjekt diente die Plusform von *Phycomyces nitens*, welche mir Herr Prof. Claussen liebenswürdigerweise zugesandt hatte. Die Ablesungen fanden alle fünf Minuten bei schwachem roten Licht statt. Gemessen wurde das Wachstum mit einem Okularmikrometer 2 und den Objektiven 2 und 1* (Leitz). Bei einigen Versuchen wurde alle 2½ Minuten gemessen; es stellte sich aber heraus, daß die Kurve nicht

¹) Elfving. 12, 51.

²) Anmerkung: Beim Durchsaugen der Luft durch die Gefäße änderte sich gleichzeitig mit der Feuchtigkeit auch die Temperatur ein wenig. Geringe Schwankungen von etwa 1/10° waren deshalb nicht zu vermeiden. Graser mißt solchen Schwankungen keine Bedeutung zu. Blaauw will zwar bei plötzlicher Temperaturänderung um 1/10° eine Wachstumshemmung beobachtet haben, führt sie aber auf die durch die Temperaturerhöhung bedingte Feuchtigkeitsänderung zurück. Für uns können also solche geringe Schwankungen keine Bedeutung haben, da ja gerade die Feuchtigkeit geändert wurde.

wesentlich anders war, nur hoben sich die Maxima und Minima schärfer hervor. Um die Sporangienträger nicht zu oft dem roten Licht auszusetzen, wurde die Ablesung alle fünf Minuten vorgezogen.

Zum Versuch dienten nur Sporangienträger in der vierten Wachstumsperiode. Was die Kulturmethode anbelangt, so hielt ich mich möglichst an diejenige von Blaauw¹.

Die Kulturen waren mit einem durchlöcherten Glimmerplättchen bedeckt; erstens um die Zahl der Sporangienträger zu verkleinern, zweitens um das Myzel unter möglichst konstanten Bedingungen zu halten; die trockene resp. feuchte Luft konnte also nur auf die Sporangienträger einwirken.

Die zum Versuch geeignete Kultur brachte man in die Glocke A; sie verblieb dort mehrere Stunden bei konstantem Luftstrom und konstanter Luftfeuchtigkeit. Darauf wurde ein Sporangiumträger ausgesucht und dessen Wachstum gemessen. Die Feuchtigkeit wurde erst geändert, wenn die Wachstumsintensität nach mehrmaligen Beobachtungen vollkommen konstant blieb. Die Genauigkeit der Ablesungen betrug $\frac{1}{2}$ Skalenteil. Die Feuchtigkeit wurde mittels Lambrechts Polymeter gemessen. Die Zahlen sind natürlich nicht absolut genau, sie geben aber doch einen ungefähren Begriff, wie stark sich die Feuchtigkeit änderte. Die trockenste Luft bekam man beim Einschalten der Chlorkalziumröhren, die feuchteste, wenn die Luft durch die Gefäße mit feuchtem Bimstein durchstrich. Eine mittlere Feuchtigkeit erreichte man, wenn man einfach die Zimmerluft durchleitete.

II. Versuche.

Aus Rücksicht auf die heutigen schwierigen Verhältnisse beim Drucken der Arbeiten wird nur eine beschränkte Zahl von Tabellen angeführt, da die übrigen nichts prinzipiell Neues bringen. Ich beschränke mich dabei nicht nur auf die typischen Fälle, sondern führe auch solche von abnormer Reaktionsweise an. Da die Tabellen stark gekürzt worden sind, so muß eine genauere allgemeine Erklärung derselben vorausgeschickt werden. Die Angaben für die Zeit sind ganz weggelassen, da immer alle fünf Minuten abgelesen wurde. Die Zahlen sind in

¹) Blaauw. 1, 653.

eine fortlaufende Reihe angeordnet und geben die mittlere Wachstumsintensität auf eine Minute berechnet zwischen je zwei Ablesungen an. Da die Messungen mit einer Genauigkeit bis zu $\frac{1}{2}$ Skalenteil gemacht wurden, so sind die Zahlen bis zu 0,1 Skalenteil genau. Ein Skalenteil beträgt, wenn es nicht anders vermerkt ist, 24μ . Die Maxima sind fett gedruckt, die Minima dagegen in Kursivdruck und unterstrichen. Der doppelte Strich (||) zeigt den Zeitpunkt der Umschaltung von trockener auf feuchte Luft oder umgekehrt an und von ihm sind auch alle Zeitangaben zu rechnen. Umgeschaltet wurde, wo es nicht besonders vermerkt ist, immer eine Minute nach der vorhergehenden Ablesung. Die eingeklammerten Zahlen zeigen den Hygrometerstand bei der entsprechenden Messung. Wenn er sich seit der vorhergehenden Ablesung nicht geändert hatte, so wurde er nicht nochmals vermerkt. So sehen wir aus Tabelle I, daß die Wachstumsintensität während der ersten 25 Minuten konstant ist und 1,2 Skalenteile in der Minute beträgt. Der Hygrometer gibt während der ganzen Zeit 26 % Feuchtigkeit an. Nach 26 Minuten wird auf feuchte Luft umgestellt. Die Ablesung nach 30 Minuten ergibt eine Wachstumsintensität = 1,7 Skalenteile in der Minute und einen Hygrometerstand von 58 %, nach weiteren fünf Minuten ist die Wachstumsintensität 1,7, der Hygrometerstand 65 % usw.

Es sei hier darauf aufmerksam gemacht, daß der Stand des Hygrometers gleich nach dem Umschalten nicht den Feuchtigkeitsverhältnissen in Glocke A entsprach, denn erstens war die Glocke B etwa viermal größer als A, es mußte also bedeutend länger dauern, bis in ihr alle trockene Luft durch feuchte oder umgekehrt verdrängt wurde, zweitens brauchte der Hygrometer, um sich einzustellen, ziemlich geraume Zeit. Uns interessieren deshalb hauptsächlich nur der anfängliche und endgültige Stand des Hygrometers.

Das Wachstumsmessen stößt bei den Sporangienträgern von *Phycomyces nitens* oft auf Schwierigkeiten. Trotz aller Vorsichtsmaßregeln treten häufig unvorhergesehene Krümmungen auf. Waren diese schwach und glichen sie sich bald wieder aus, so brauchte die Ablesung nicht unterbrochen zu werden. Waren sie dagegen stark oder erfolgten sie in der Ebene

des Horizontalmikroskops, so mußte der Versuch eingestellt werden.

Die Kurven, die mit einem Maximum beginnen und bei denen die Wachstumsintensität gefördert bleibt, habe ich als Förderungskurven bezeichnet, diejenigen, welche mit einem Minimum beginnen und bei denen das Wachstum gehemmt wird — als Hemmungskurven.

Als dritte Gruppe führe ich dann die abnormen Fälle an, bei denen statt einer zu erwartenden Förderungskurve eine plötzliche Hemmung eintrat.

1. Förderungskurven.

Wird der Feuchtigkeitsgehalt der Luft plötzlich gesteigert, so tritt eine typische Wachstumsreaktion ein. Die zuvor konstante Wachstumsintensität steigt rasch an, erreicht ein Maximum, fällt darauf rasch bis zu einem Minimum ab. Diese Schwankungen wiederholen sich mehrere Male, bis ein neues, dem jetzigen Feuchtigkeitsgehalt entsprechendes Gleichgewicht zustande kommt und die Wachstumsintensität konstant und im Vergleich zur früheren, gefördert bleibt.

Diese Verhältnisse seien hier an einigen Beispielen gezeigt (Tab. I—XI):

Tabelle I.

23. 6. 20. Temperatur 21,5° C.

1,2 (26%) 1,2 1,2 1,2 1,2 || **1,7** (58%) **1,7** (65%) 1,4 (70%) 1,4 (74%)
1,8 (76%) **1,9** (80%) 1,6 1,7 1,7 (82%) 1,8 **2,0** 1,6 **1,8** 1,5 1,5

Die Kurve zeigt 4 Maxima und 3 Minima. Bei 70—75 Minuten leichte rasch vorübergehende Krümmung. Mittlere Wachstumsintensität bei 26% Feuchtigkeit — 1,2 Skalenteile, bei 82% — 1,5 Skalenteile.

Tabelle II.

22. 6. 20. Temperatur 20° C.

1,6 (18%) 1,6 1,6 || 1,7 (63%) **1,9** (83%) 1,7 (87%) 1,5 (88%) **1,8**
1,4 (89%) **1,8** **1,8** 1,7 1,7

Die Kurve zeigt 3 Maxima und 2 Minima. Bei 50—60 Minuten leichte Krümmung. Mittlere Wachstumsintensität bei 18% — 1,6 Skalenteile, bei 89% — 1,7 Skalenteile.

Tabelle III.

20. 6. 20. Temperatur 19,5° C.

0,9 (19%) 0,9 0,9 0,9 0,9 0,9 || 1,6 (65%) **2,0** (83%) 1,8 (86%) 1,6 (87%)
1,8 (88%) 1,5 1,4 1,3 1,1 **1,2** 1,1 1,1 1,1

Umstellung sofort nach der Ablesung. Das erste von den 3 Maxima ist das stärkste. Die beiden Minima sind schwach ausgeprägt. Mittlere Wachstumsintensität bei 19% — 0,9 Skalenteile, bei 88% — 1,1 Skalenteile.

Tabelle IV.

1. 7. 20. Temperatur 22° C.

1,1 (24%) 1,1 || 1,2 (74%) 1,8 (83%) **2,0** (84%) 1,6 (85%) 1,4 (86%)
1,2 (88%) **1,6** 1,3 1,0 1,4 (89%) 1,4 **2,0** 1,4 1,3 1,3

Kurve ziemlich zackig. Bei 30—35 Minuten tritt eine Krümmung ein, bei 50—55 Minuten Rückkrümmung. Mittlere Wachstumsintensität bei 24% — 1,1 Skalenteile, bei 89% — 1,3 Skalenteile.

Tabelle V.

15. 9. 20. Temperatur 17,2—17,5° C.

0,9 (12%) 0,9 1,0 0,8 || 0,8 (31%) 0,9 (70%) **1,1** (81%) 1,0 (85%)
0,9 (86%) **1,2** (88%) 1,1 1,0 1,2 (89%) 1,2 1,2 1,2

Wachstum bei Beginn des Versuches nicht ganz konstant, doch tritt nach der Umstellung eine typische Förderungskurve ein. Mittlere Wachstumsintensität bei 12% — 0,9 Skalenteile, bei 89% — 1,2 Skalenteile. 1 Skalenteil = 35 μ .

Tabelle VI.

8. 7. 20. Temperatur 21,6° C.

1,2 (19%) 1,2 1,3 1,3 1,2 1,2 || 1,5 (37%) 1,5 (60%) 1,6 (61%) 1,8 (62%)
2,2 (63%) 1,8 (64%) 1,8 1,6 **1,8** **1,8** 1,6 (65%) 1,6 1,5 1,6 **1,8** 1,6
1,5 1,6 1,8 1,8 1,8 1,8

Sehr kräftiger Sporangiumträger. Mittlere Wachstumsintensität bei 19% — 1,2, bei 65% — 1,8 Skalenteile.

Tabelle VII.

22. 6. 20. Temperatur 20° C.

0,9 (18%) 0,9 || 0,9 (73%) 1,1 (85%) 1,3 (88%) **1,7** (90%) 1,2 **1,4** 1,4 1,4 1,4

Die Kurve zeigt nicht so viele Schwankungen wie die meisten anderen. Mittlere Wachstumsintensität bei 18% — 0,9, bei 90% — 1,4 Skalenteile.

Tabelle VIII.

18. 9. 20. Temperatur 18° C.

1,1 (68%) 0,9 1,0 (69%) 1,0 1,2 || 1,2 (76%) 1,6 (82%) **1,8** (85%)
1,5 (86%) 1,3 1,3 (88%) 1,2 (90%) 1,1 1,2 **1,4** 1,2 **1,4** 1,2 1,2 1,2

Das Wachstum vor Beginn des Versuches nicht ganz konstant, da 40 Minuten vorher die Feuchtigkeit von 15% auf 68% umgestellt worden war, trotzdem tritt eine deutliche Wachstumsreaktion ein. 1 Skalenteil = 35 μ .

Tabelle IX bis X.

20. 9. 20. Temperatur 17,2° C.

0,6 (15%) 0,5 0,4 0,4 || 0,7 (29%) **1,1** (46%) 0,8 (60%) 0,6 (64%)
0,6 (66%) **0,7** (67%) **0,7** (68%) 0,6 0,7 **0,8** 0,6 || **1,0** (80%) 0,7 (85%)
0,5 (88%) 0,4 (89%) 0,5 **1,0** (90%) 0,8 0,8 0,6 — 25 Minuten nicht
beobachtet — 0,5 (90%) 0,4 0,6

Die erste Umstellung 1 Minute nach der Ablesung, die zweite sofort nach der Ablesung. Die mittlere Wachstumsintensität bei 68% Feuchtigkeit größer als bei 90%, sie scheint allmählich abzufallen. 1 Skalenteil = 35 μ .

Tabelle XI.

15. 9. 20. Temperatur 17,2° C.

1,0 (13%)	1,0	1,0		1,1 (24%)	1,1 (57%)	1,2 (65%)	1,2 (67%)	1,1 (68%)
1,1	1,1		1,3 (75%)	1,3 (81%)	<u>1,1</u> (87%)	1,2 (88%)	<u>1,1</u>	1,3 (89%)
			1,3	1,2	1,2			

Erste Umstellung 1 Minute, zweite 2 Minuten nach der Ablesung. Mittlere Wachstumsintensität bei 13% — 1,0, bei 68% — 1,1 und bei 89% — 1,2 Skalenteile. 1 Skalenteil = 35 μ .

Beim Übergang von 13% Feuchtigkeit auf 68% tritt nur ein geringes Maximum ein, bei der prozentual geringeren Änderung von 68% auf 89% dagegen beobachtet man eine typische Förderungskurve. In beiden Fällen war die Wachstumsförderung die gleiche und betrug 0,1 Skalenteil. Es scheint also, daß eine Feuchtigkeitsänderung bei hohem Feuchtigkeitsgehalt eine stärkere Reaktion hervorruft als bei niedrigem.

Überblicken wir nochmals die hier angeführten Tabellen, so sehen wir überall sehr deutlich die Wachstumsschwankungen, die nach der Umstellung auf feuchte Luft eintreten. Sie fangen immer mit einem Maximum an; bei allen ist die endgültige Wachstumsintensität bei größerer Feuchtigkeit gefördert. Die Form der Kurven dagegen variiert ziemlich stark. Man muß aber bedenken, daß die Feuchtigkeit nicht so plötzlich geändert werden kann wie z. B. die Lichtintensität. Auch der Gang des Hygrometers ist in den einzelnen Versuchen etwas verschieden. Dazu kommt noch, daß *Phycomyces nitens* ein sehr stark variierendes Objekt ist. Eine bestimmte Reaktionszeit läßt sich nicht feststellen, meistens trat die Reaktion sofort ein, denn schon bei Ablesungen 3—4 Minuten nach dem Umstellen war oft eine beträchtliche Zunahme der mittleren Wachstumsintensität festzustellen. Auch der Zeitpunkt des ersten Maximums sowie dessen Größe variieren so stark, daß ich ganz davon absah, mittlere Zahlen zu berechnen. Von einem Maximum bis zum nächsten können 10—25 Minuten vergehen. Die Zahl der Schwankungen ist verschieden.

2. Hemmungskurven.

Wenn wir die Feuchtigkeit plötzlich stark verringern, indem wir die Luft durch die Gefäße mit CaCl_2 durchleiten, so wird

das Wachstum gehemmt werden. Es treten als Übergangsreaktion ebenfalls Schwankungen auf, sie beginnen aber immer mit einem Minimum, dem ein schwaches Maximum folgt, wie aus folgenden Tabellen zu ersehen ist (Tabelle XII—XVI):

Tabelle XII.

15. 9. 20. Temperatur $17,2-17,5^{\circ}$ C. (Fortsetzung von Tabelle V.)
 1,2 (89%) 1,2 1,2 1,2 || 1,1 0,8 (46%) **1,0** (22%) 0,9 (18%) 0,8 (16%)
 0,7 (14%) 0,7 (13%) 0,7

Umstellung 3 Minuten nach der Ablesung. Mittlere Wachstumsintensität bei 89% Feuchtigkeit — 1,2 Skalenteile, bei 13% — 0,7 also etwas geringer als in Tabelle V. 1 Skalenteil = 35μ .

Tabelle XIII.

20. 6. 20. Temperatur $19,5^{\circ}$ C.
 0,8 (88%) 0,8 0,8 0,8 || eine Beobachtung ausgefallen (30%) 0,4 (22%)
 0,5 (20%) **0,6** (18%) **0,6** 0,5 0,6 0,6 0,6

Umstellung 2 Minuten nach der Ablesung. Mittlere Wachstumsintensität bei 88% Feuchtigkeit — 0,8, bei 18% — 0,6 Skalenteile.

Tabelle XIV.

22. 6. 20. Temperatur 20° C. (Fortsetzung von Tabelle VII.)
 1,4 (90%) 1,4 1,4 || 1,4 (29%) 1,4 (22%) 1,3 (20%) 1,1 (19%) 1,0
1,2 (18%) 1,0 0,9 0,9

Die Reaktion tritt ziemlich spät ein. Mittleres Wachstum bei 90° — 1,4, bei 18% — 0,9 Skalenteile. Nach zweimaligem Umstellen bekommen wir also wieder die ursprüngliche Wachstumsintensität (s. Tabelle VII bei 18% Feuchtigkeit).

Tabelle XV.

8. 7. 20. Temperatur $21,6^{\circ}$ C.
 1,4 (92%) 1,4 1,4 || 1,3 1,4 (80%) 1,4 (68%) 1,4 (65%) 1,3 (62%)
0,6 (61%) 0,6 **1,1** **1,1** 1,0 1,0

Die Reaktion tritt sehr stark verspätet ein, was auf eine verhältnismäßig langsame Änderung der Feuchtigkeit zurückzuführen ist, da auch der Hygrometer erst nach 10 Minuten langsam zu fallen beginnt.

Tabelle XVI.

1. 7. 20. Temperatur 22° C.
 2,2 (90%) 2,2 || 1,5 (30%) 1,1 (25%) 0,8 (24%) 0,8 (23%) 1,0 **1,4** 0,8
1,2 **1,2** 1,0 1,0 (22%) 0,8 0,8 0,4 1,2 1,2 1,2 1,2

Langer und schwacher Sporangiumträger, Reaktionsweise von den normalen abweichend: starker Abfall nach der Umstellung, Wachstum längere Zeit hindurch größeren Schwankungen ausgesetzt. Bei 50 Minuten leichte Krümmung, bei 60 Minuten wieder gerade.

Vergleicht man nun die Hemmungskurven mit den Förderungskurven, so fällt einem außer den bereits erwähnten

Unterschieden auf, daß die Schwankungen viel weniger ausgeprägt sind. Meist tritt nach dem Minimum nur ein ganz geringes Maximum ein, worauf das Wachstum wieder gleichmäßig wird.

Tabelle XVI, die scheinbar dem widerspricht, kann nicht als typischer Fall gelten; der Sporangiumträger war sehr lang und schwächlich, und als späterhin auf große Feuchtigkeit umgestellt wurde, trat keine Förderungskurve ein, sondern er reagierte auf ganz abnorme Weise, wie es weiter unten ausgeführt werden wird.

3. Abweichungen von den normalen Typen.

Während normalerweise bei Umstellung auf größere Feuchtigkeit immer Förderungskurven erhalten wurden, zeigte es sich, daß schwächliche und ältere, ziemlich ausgewachsene Sporangienträger ganz abweichend reagierten. Statt der zu erwartenden Förderung trat eine plötzliche Hemmung ein. Die erhaltenen Kurven unterschieden sich aber auch sehr stark von den Hemmungskurven, denn letztere zeigen immer nur ganz leichte Schwankungen, und die Pflanze kommt bald in ein neues Gleichgewicht, bei den abnormen Fällen dagegen hält die Hemmung längere Zeit an, plötzlich steigt dann die Wachstumsintensität rasch, um gleich darauf wieder stark zu fallen. Diese einzelnen stoßweisen Reaktionen halten die ganze Zeit über an, und es tritt kein neues Gleichgewicht ein.

Als Beispiel möge folgende Tabelle dienen:

Tabelle XVII.

1. 7. 20. Temperatur 22° C.													
1,2 (21 ⁰ / ₀)	1,2	1,2	1,2		0,6 (75 ⁰ / ₀)	0,6 (76 ⁰ / ₀)	0,7	0,7 (70 ⁰ / ₀)	0,7	1,0			
1,0	0,8	0,4	0,8	0,6	0,4	0,6	0,4	0,3	0,1	1,0	1,4	0,6	
Sehr zarter Sporangiumträger. Die Schwankungen klingen nicht aus, nach 1 1/2 Stunden noch eine plötzliche stärkere Steigerung, der sofort wieder ein Abfall folgt.													

Diese Reaktionsweise steht aber nicht so schroff den normalen Fällen gegenüber, wie es auf den ersten Blick scheint. Ebenso wie wir einen ganz allmählichen Übergang von den kräftigen Sporangienträgern zu den schwächlichen, wie auch Sporangienträger in allen verschiedenen Altersstufen haben, ebenso können wir alle Zwischenglieder von den typischen Förderungskurven zu den abnormen Fällen beobachten.

Wenn wir uns nochmals die Tabelle IX—X ansehen, so merkt man, daß, während beim Umstellen von 15% auf 68% Feuchtigkeit eine typische Förderungskurve eintritt und die mittlere Wachstumsintensität an Größe zunimmt, bei der Umstellung von 68% auf 90% zwar auch eine Förderungskurve eintritt, aber die mittlere Wachstumsintensität schon deutlich gehemmt wird, da die Minima viel tiefer liegen.

Ebenso sieht man bei der Tabelle XVIII anfangs eine typische Förderungskurve eintreten, mit der Zeit fällt aber das Wachstum immer mehr und mehr ab, wobei gleichzeitig die Kurve eine zackigere Form annimmt.

Tabelle XVIII.

8. 7. 20. Temperatur 21,6° C.

1,0 (65%) 0,9 1,0 1,0 || 1,3 (79%) 1,0 (85%) 1,1 (87%) 1,3 (89%)
1,2 (90%) 1,0 1,2 1,0 1,0 1,0 0,8 0,7 0,5 0,7 0,3 0,5 0,1

Sporangiumträger mittlerer Stärke. Bei 55 Minuten Wachstum fast konstant geworden, bei 70 Minuten fällt es allmählich ab, wobei gleichzeitig wieder Schwankungen auftreten.

Schließlich sei hier noch ein interessanter Fall angeführt:

Tabelle XIX bis XX.

6. 7. 20. Temperatur 20,5° C.

2,8 (20%) 2,8 2,8 || 2,6 (35%) 2,7 (55%) 3,4 (57%) 2,6 (60%) 3,4 3,0
2,9 2,6 2,8 2,8 3,0 3,2 3,0 2,8 3,0 3,0 3,0 || 3,0 (75%) 2,6 (80%)
2,0 (83%) 2,0 (85%) 2,4 (86%) 2,8 (87%) 2,0 (88%) 1,0 2,7 (89%) 2,3
2,0 3,0 (90%) 2,6 1,2 1,6 2,0 2,2 2,6 2,6 2,4 2,2 1,2 1,8 2,2

Umstellung beide Male sofort nach der Ablesung. Bei der Umstellung von 20% auf 60% Feuchtigkeit trat schon als Anomalie eine kleine rasch vorübergehende Hemmung auf; im allgemeinen haben wir aber doch das Bild einer Förderungskurve vor uns. Beim zweiten Umstellen auf 90% trat eine starke Hemmung ein, die Kurve nahm eine äußerst zackige Form an und es trat kein neues Gleichgewicht ein, ganz wie es bei Tabelle XVII der Fall war, nur daß dort die Hemmung schon bei 70% Feuchtigkeit auftrat.

Wir sehen also, daß die Reaktionsweise in sehr hohem Grade von den Ernährungsbedingungen des betreffenden Individuums abhängt und daß schwächliche Sporangienträger ganz anders als die kräftigen reagieren, daß aber diese abnorme Reaktionsweise sich durch allmähliche Übergänge leicht von den typischen Fällen ableiten läßt.

Die erste Umstellung hatte bei der letzten Tabelle nur eine ganz geringe Hemmung zur Folge, die zweite dagegen eine

sehr starke. Dies stimmt mit der allgemein gemachten Beobachtung überein, daß die zweite Umstellung, obgleich die Veränderung der Feuchtigkeit prozentual geringer ist als bei der ersten, doch immer eine viel stärkere Reizwirkung ausübt.

Da außerdem in einzelnen Fällen (z. B. Tabelle XIX—XX, auch IX—X) bei der ersten Umstellung die mittlere Wachstumsintensität noch gefördert wurde, bei der zweiten aber deutlich gehemmt, so müssen wir hier ein Feuchtigkeitsoptimum vor uns haben. Dieses Optimum aber wird kein feststehender Punkt sein, denn in den meisten Fällen wird es überhaupt nicht vorhanden sein oder richtiger, es wird bei 100% liegen, indem die Wachstumsintensität mit der Feuchtigkeit stetig zunimmt. Sie wird aber nicht etwa der Feuchtigkeit proportional sein, sondern erst langsam, dann immer rascher steigen. Denn ebenso wie bei den abnormen Fällen sieht man, daß die zweite Umstellung, bei der die Feuchtigkeit weniger geändert wird als bei der ersten, einen größeren Effekt hervorruft. Als Beispiel diene hier die bereits angeführte Tabelle XI.

III. Wachstumsschwankungen bei anderen Reizen.

Wir haben gesehen, daß bei plötzlichen Feuchtigkeitsänderungen ebensolche Wachstumsschwankungen auftreten, wie sie Blaauw für den Lichtreiz fand. Es liegt nun sehr nahe, anzunehmen, daß diese Schwankungen auch bei allen anderen Reizen auftreten werden, wenn letztere nur rasch genug ihre Intensität wechseln, um die Pflanze plötzlich aus ihrem Gleichgewicht zu bringen. Tatsächlich scheint es bei raschen Temperaturänderungen ebenfalls der Fall zu sein.

Solche Versuche sind von M. Graser ausgeführt worden, indem die Kulturen aus einem Thermostaten in einen anders temperierten gebracht wurden. Da es eine Weile dauerte, bis sich die Temperatur wieder einstellte, so wurde die erste Viertelstunde nicht gemessen; da außerdem die Messungen alle Viertelstunde vorgenommen wurden, so kann man die Schwankungen nicht wahrnehmen, da man Mittelwerte bekommt. Es scheint aber, daß die Zahlen nach der Übertragung in den anderen Thermostaten etwas weniger konstant werden. Nur bei einem

Versuch wurden drei Messungen alle fünf Minuten gemacht, und sofort sieht man ein deutliches Maximum hervortreten¹.

Es läßt sich aber aus diesem Versuche nicht sagen, ob wir bei plötzlicher Temperaturerhöhung eine typische Förderungskurve erhalten werden oder ob nicht zuerst eine kurze vorübergehende Hemmung, wie sie Blaauw bei plötzlicher Erwärmung um $1/10^0$ fand, auftreten wird. Letzteres wäre möglich, da der Temperaturreiz sich von dem Licht- und Feuchtigkeitsreiz insofern wesentlich unterscheidet, als er auch die Atmung stark steigert. Wie wir später sehen werden, läßt sich die starke Hemmung bei den abnormen Fällen leicht durch eine Atmungssteigerung erklären. Jedenfalls wäre eine genaue Wachstumskurve für *Phycomyces nitens* bei plötzlichem Temperaturreiz sehr erwünscht.

Über andere Reize liegen für *Phycomyces* keine Beobachtungen vor. Wodurch die Schwankungen zustande kommen, weshalb die Pflanze nicht direkt aus einem Gleichgewicht ins andere übergeht und wie die abnormen Fälle zu erklären sind — auf alle diese Fragen will ich zum Schluß der Arbeit zu sprechen kommen, da sie längere theoretische Auseinandersetzungen erfordern werden.

IV. Einseitige Einwirkung von Feuchtigkeit — hydrotropische Krümmungen.

Bei allen bisherigen Versuchen wirkte die Feuchtigkeit allseitig ein. Wir bekamen deshalb wohl eine Wachstumsreaktion, aber keine Krümmungen. Nun ist es aber schon seit langem bekannt, daß bei einseitiger Wirkung von Feuchtigkeit die Sporangienträger negative hydrotropische Krümmungen ausführen. Diesen Hydrotropismus zog Errera zur Erklärung der von Elfving² entdeckten physiologischen Fernwirkung des Eisens heran. In einer feuchten Atmosphäre rostet das Eisen, indem es in Hydroxyd übergeht. Es muß also eine bestimmte Menge Wasser absorbieren, wodurch die Luft in nächster Nähe des Eisens nicht ganz mit Wasserdampf gesättigt sein wird. Dank des negativen Hydrotropismus werden sich die Sporan-

¹) M. Graser. 15, 32. (Maximum bei 10^{40} .)

²) Elfving. 10.

gienträger dem Eisen zukrümmen. Diese auf den ersten Blick sehr einleuchtende Erklärung wurde auch von Steyer¹ angenommen und ging in die Lehrbücher der Pflanzenphysiologie über. Da hierbei eine außerordentliche Empfindlichkeit der Sporangienträger gegen Feuchtigkeitsunterschiede angenommen werden mußte, so war es mit ein Grund, weshalb ich gerade den durch Feuchtigkeitsänderung bedingten Reiz zu meinen Versuchen über Wachstumsschwankungen nahm. Die Versuche zeigten aber, daß zwar eine Empfindlichkeit gegen Feuchtigkeitsunterschiede vorhanden ist, diese aber nicht den Erwartungen entsprach, denn selbst bei sehr großen Feuchtigkeitsunterschieden änderte sich das Wachstum doch nicht sehr stark. Die Deutung, die Elfving² neuerdings seinen Versuchen gegeben hat, indem er die Fernwirkung auf positiven Aëotropismus zurückführt, ist auch viel einleuchtender.

Überhaupt findet man über den Hydrotropismus von *Phycomyces nitens* sehr widersprechende Angaben. Zuerst wurde er von Wortmann³ festgestellt. Darauf prüfte ihn Steyer⁴ nach, wobei er fand, daß außer dem negativen von Wortmann festgestellten Hydrotropismus auch positiver besteht. In der Nähe des feuchten Fließpapiers krümmten sich die Sporangienträger ab, bei etwa 89 % sollte ein indifferentes Stadium vorhanden sein, bei geringerer Feuchtigkeit sollten sie positiv reagieren. Da Steyer, wie es scheint, nur einen Versuch ausgeführt hat und *Phycomyces* ein sehr variables Objekt ist, so waren diese Schlußfolgerungen etwas gewagt. Und in der Tat konnte Graser⁵ die Versuche nicht bestätigen. Sie kommt zu keinem definitiven Resultat, sagt aber: »Häufig waren die Träger in nächster Nähe der Feuchtigkeit (3 mm entfernt) von dieser weggekrümmt.« Schon vorher hatte Elfving⁶ gefunden, daß die Sporangienträger vollkommen unempfindlich gegen so starke hygroskopische Körper wie CaCl_2

¹) Steyer. 32, 16.

²) Elfving. 12.

³) Wortmann. 35.

⁴) Steyer 32, 14—19.

⁵) Graser. 15, 60—65.

⁶) Elfving. 11 und auch 12, 1—7.

und KOH sind. Gegen Erreras Erklärung wandte er ebenfalls ein, daß, wenn man Holzkohlestückchen mit verschieden konzentrierter CaCl_2 -Lösung durchtränkt, man ebenfalls keine Zukrümmung bekommt, obgleich bei bestimmten Konzentrationen genau so viel Wasser absorbiert wurde, wie von einer wirksamen Eisenplatte.

Diese sich widersprechenden Angaben veranlaßten mich, nochmals den Hydrotropismus von *Phycomyces* nachzuprüfen.

Die Versuche wurden in verschiedener Weise ausgeführt:

1. Die *Phycomyces*kultur wurde frei in der Dunkelkammer aufgestellt und an sie entweder ein mit Wasser durchtränktes Pappstück oder eine Kalistange herangerückt.

2. Es wurde ein Feuchtigkeitsgefälle hergestellt, indem bei zwei parallelwandigen Glasgefäßen der Boden in einem mit

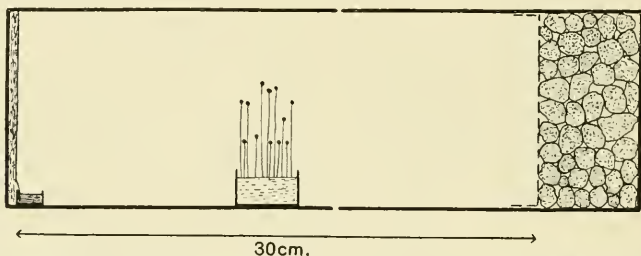


Abb. 4. Die Luftfeuchtigkeit an der Pappe betrug 100⁰/₀, am Kupfernetz ungefähr 30⁰/₀.

nasser Pappe und Filtrierpapier, im anderen mit Chlorkalziumstücken bedeckt wurde. Letztere wurden mit einem Kupfernetz zusammengehalten. Diese beiden Gefäße stellte man dann horizontal und schob sie mit den offenen Seiten aneinander. Um das Filtrierpapier länger feucht zu halten, tauchte man es in ein kleines Schälchen mit Wasser. Die *Phycomyces*kultur wurde in verschiedener Entfernung von der feuchten Fläche resp. dem Chlorkalzium aufgestellt (s. Abb. 4).

Ich beobachtete entweder erst nach sechs Stunden oder aber bisweilen alle Viertelstunde. Nur bei einigen Versuchen wurde ein bestimmter Sporangiumträger ausgesucht und mit dem Horizontalmikroskop das Wachstum genau verfolgt.

Da aus einem einzigen Versuch sich noch nichts sagen läßt, so will ich die Versuche hier nicht einzeln anführen, sondern

nur das Gesamtergebnis mitteilen, das, wie ich glaube, die bisher herrschenden Widersprüche aufklärt.

Die Empfindlichkeit von *Phycomyces* gegen Feuchtigkeitsunterschiede, soweit sie sich in Krümmungen äußert, ist sehr gering. Von allen Sporangienträgern einer Kultur reagieren höchstens 10⁰%, die anderen wachsen entweder gerade oder zeigen ganz unregelmäßige Krümmungen. Von den reagierenden sind die meisten negativ hydrotropisch.

Stellt man die Kultur ganz in die Nähe des feuchten Pappstücks, so nimmt der Prozentsatz der reagierenden Sporangienträger stark zu. Bringt man einen kräftigen Sporangiumträger in unmittelbare Nähe des feuchten Schirmes, so tritt regelmäßige Abkrümmung ein. Gegen Chlorkalzium oder eine Kalistange verhielten sich die meisten indifferent, aber in einzelnen Fällen konnte eine leichte aber deutliche Zukrümmung bemerkt werden.

Die Krümmungen waren im allgemeinen nicht sehr regelmäßig; die Sporangienträger hatten oft folgende Formen (s. Abb. 5):



Abb. 5. Der Pfeil zeigt die Richtung des Feuchtigkeitsabfalles an.

Außer den negativen Krümmungen traten auch positive auf, meist bei schwächlichen Exemplaren, vorwiegend bei größerem Feuchtigkeitsgehalt, selten in der Nähe von Chlorkalzium. Sie waren aber seltener als die negativen.

Hier seien auch die mikroskopischen Wachstumsmessungen angeführt:

1. Verlauf der Reaktion beim Heranschieben eines feuchten Pappschirmes. (Ablesungen alle fünf Minuten.)

Wachstums- intensität Skalenteil in Minuten	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0		1,0	1,2	1,4	0,9	0,7	1,0	1,3	1,1
									Krümmung kaum negativ	Krümmung deutlich	Weiter negativ	Kaum weiter	Gerade	"

Wachstums- intensität in Skalenteil in Minuten	1,2	1,3	1,0	1,0	1,4	1,0	1,3	1,0	1,1	1,1	1,2	1,0	1,2
Gerade		Rückkrümmung deutlich	Rückkrümmung kaum weiter	Gerade	"	"	Krümmung kaum negativ	Krümmung deutlich	Krümmung geht weiter	Krümmung geht weiter	Krümmung geht weiter	Krümmung geht weiter	Krümmung geht weiter
Krümmung geht weiter	1,3	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2							
Gerade		"	"	"	"								

1. 10. 20. Temperatur 17,2, Zimmerfeuchtigkeit 75 %. 1 Skalenteil = 35 μ . Freistehende Phycomyceskultur. Bei || feuchter Pappschirm bis auf 4 mm an den gemessenen Sporangiumträger herangeschoben. Sporangiumträger kräftig, zu Beginn des Versuches ganz vertikal stehend, zum Schluß 25—30° vom Pappschirm abgekrümmt. Das Wachstum zeigt eine typische Förderungskurve.

2. Verlauf der Reaktion beim Heranschieben einer Kalistange.
(Ablesungen alle fünf Minuten.)

Wachstums- intensität in Skalenteil in Minuten	1,3	1,3	1,3	0,9	0,9	1,1	0,9	1,1	1,3	1,2	1,2	1,2	1,3	1,3	0,9
Krümmung kaum negativ															
Krümmung nicht weiter gegangen															
Schwache Rück- krümmung															
Nicht weiter gegangen															
Vielleicht ganz schwach negativ															

3. 10. 20. Temperatur 17,5° C. Zimmerfeuchtigkeit 73 %. 1 Skalenteil = 35 μ . Freistehende Phycomyceskultur. Bei || eine Kalistange bis auf 7—8 mm an den Sporangiumträger herangerückt. Es tritt eine Wachstumsreaktion (Hemmungskurve) ein, aber keine Krümmung. Wird die Kalistange 7—8 mm an einen Hygrometer herangerückt, so fällt er um 25 %.

Aus der ersten Tabelle geht deutlich hervor, daß die Krümmungen nicht die einzige Reaktion der Pflanze bei einseitiger Einwirkung von Feuchtigkeit sind, und aus der zweiten, daß die Sporangienträger, wenn sie auch keine Krümmungen ausführen, nicht als unempfindlich bezeichnet werden dürfen, denn sie zeigen eine deutliche Wachstumsreaktion. Daß eine solche eintreten muß, ist von vornherein anzunehmen. Denn der Feuchtigkeitsgehalt der Luft wird nicht nur auf einer Seite verändert, sondern durch das Heranrücken eines feuchten Schirmes steigt

der Feuchtigkeitsgehalt der Luft um den ganzen Träger herum, und fällt auf allen Seiten, wenn wir eine Kalistange der Kultur nähern. Wir bekommen deshalb im ersten Falle eine typische Förderungskurve, im zweiten eine Hemmungskurve. Gleichzeitig geht auch die Krümmungsmechanik aus der ersten Tabelle deutlich hervor.

Wir sehen, daß zuerst die Wachstumsreaktion eintritt, und diese ist auf beiden Seiten ziemlich gleich, denn die eigentliche Krümmung tritt erst nach einer Stunde ein. Durch kleine Unterschiede traten schon vorher unbedeutende Krümmungen und Rückkrümmungen auf. Da aber die Feuchtigkeit auf beiden Seiten doch nicht ganz gleich ist und jedem Feuchtigkeitsgehalt eine bestimmte Wachstumsintensität entsprechen muß, so wird das Wachstum auf der feuchten Seite etwas intensiver sein, und mit der Zeit muß es zu einer Krümmung kommen. Wenn auch dank der geringen Dicke eines Sporangiumträgers der Feuchtigkeitsunterschied auf den entgegengesetzten Seiten in einem Gefälle nur ein ganz geringer sein kann, so muß man doch bedenken, daß der Unterschied in der Wachstumsintensität auch nur ganz minimal zu sein braucht, um mit der Zeit zu einer Krümmung zu führen.

Es fragt sich nun, weshalb beim Heranrücken einer Kalistange keine Krümmungen eintreten; auch in diesem Falle muß man doch Feuchtigkeitsdifferenzen annehmen. Um das zu verstehen, müssen wir die Feuchtigkeitskurve, d. h. die Abhängigkeit des Wachstums von der Feuchtigkeit kennen.

Es wurde bereits erwähnt, daß bei den meisten Sporangienträgern die Wachstumsintensität, wenn man von der Übergangsreaktion absieht, normalerweise mit der Feuchtigkeit stetig zunimmt. Dabei zeigte es sich aber, daß eine Feuchtigkeitsänderung bei geringen Feuchtigkeitsgraden einen viel geringeren Einfluß auf das Wachstum ausübt als bei großen Feuchtigkeitsgraden, oder: Um eine bestimmte Änderung der Wachstumsintensität hervorzurufen, muß man bei geringen Feuchtigkeitsgraden eine prozentual größere Veränderung vornehmen als bei großen. Das geht besonders deutlich aus Tabelle XI hervor. Die Wachstumsintensität bei 13 % = 1,0, bei 68 % = 1,1, sie hat sich um 0,1 Skalenteil geändert bei einer Feuchtigkeitsänderung von 55 %. Da jetzt der Feuchtigkeitsgehalt schon bedeutend größer

ist, so genügt eine weitere Änderung von 21% , um die Wachstumsintensität um weitere $0,1$ Skalenteile zu ändern; sie beträgt bei $89\% = 1,2$ Skalenteile. Nehmen wir anstatt des Feuchtigkeitsgehalts das Feuchtigkeitsdefizit bis zu einem dampfgesättigten Raum, so sehen wir bei diesem Beispiel, daß, wenn das Feuchtigkeitsdefizit in geometrischer Progression zunimmt, die Wachstumsintensität in arithmetischer Progression abnimmt — eine Gesetzmäßigkeit, die dem Weberschen Gesetz entspricht. Tatsächlich wird bei Änderung der Feuchtigkeit von 13% auf 68% das Feuchtigkeitsdefizit auf $\frac{1}{3}$ herabgesetzt. $\frac{100 - 13}{100 - 68} = \frac{87}{32}$,

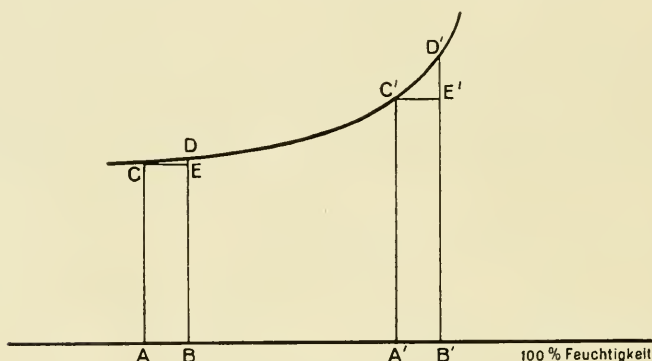


Abb. 6.

dasselbe trifft auch bei der zweiten Umstellung zu: $\frac{100 - 68}{100 - 89} = \frac{32}{11}$.

Beide Brüche sind annähernd gleich 3 und in beiden Fällen nimmt die Wachstumsintensität um ein und denselben Wert zu ($0,1$ Skalenteil).

In allen Fällen wird es nicht zutreffen, wir sahen ja, daß sogar in einigen Fällen ein Optimum eintreten kann. Wir können aber doch sagen, daß die Feuchtigkeitskurve normalerweise mehr oder weniger einer logarithmischen Kurve nahekommen wird, jedenfalls eine nach unten gerichtete Konvexität besitzt.

Aus dieser Form der Kurve lassen sich nun die hydrotropischen Krümmungen leicht erklären:

Nehmen wir ein gleichmäßiges Feuchtigkeitsgefälle und tragen wir an jeder Stelle die entsprechenden Wachstumsintensitäten

eines Sporangiumträgers von *Phycomyces* auf, dann erhalten wir ungefähr folgende Kurve (s. Abb. 6):

Soll nun AB und A'B' die Dicke eines Sporangiumträgers bezeichnen, der einmal in größerer Entfernung, ein anderes Mal in kleinerer Entfernung von einem feuchten Schirm hingestellt ist. Im ersten Falle werden die Wachstumsintensitäten der verschiedenen Seiten AC und BD sein, der Unterschied wird ein verschwindend geringer sein. Bei größerem Feuchtigkeitsgehalt dagegen wird der Unterschied D'E' ein bedeutend größerer sein. Der Zuwachs wird auf den verschiedenen Seiten ein verschiedener sein, und zwar auf der feuchten etwas größer, wodurch eine negative Krümmung zustande kommt.

Zeigt die Feuchtigkeitskurve ein Optimum, wie es in einigen Fällen zutraf, so muß in der Nähe des feuchten Schirmes die ihm zugekehrte Seite stärker gehemmt werden und es müssen positive Krümmungen eintreten. Die Optimalkurve finden wir bei schwächlichen Individuen, und diese reagieren auch meist positiv. Bei einigen Individuen sahen wir, daß nach dem Umstellen auf große Feuchtigkeit das Wachstum zuerst gefördert wurde, dann aber allmählich abfiel (s. Tabelle XVIII, S. 684). In diesem Falle muß anfangs eine negative Krümmung eintreten, die dann später in eine positive übergehen wird, was tatsächlich auch beobachtet wurde.

Wir sehen also, daß sich alle Krümmungserscheinungen beim Hydrotropismus leicht durch die Annahme erklären lassen, daß sie auf ungleichem Wachstum der verschiedenen Seiten beruhen, und dieses wieder durch die Intensitätsunterschiede des Reizes auf den entgegengesetzten Seiten zustande kommt. Man braucht also keine besondere tropistische Reaktion anzunehmen.

Ich will hier nicht auf die älteren Krümmungstheorien eingehen, die auf der Annahme des ausschließlichen Appositionswachstums begründet waren und welche die gleichzeitig bei den Krümmungserscheinungen eintretende Wachstumsreaktion nicht berücksichtigten¹, und will hier nur erwähnen, daß meine Ergebnisse ausgezeichnet mit denen von Blaauw² für den Lichtreiz gefundenen übereinstimmen. Bei Blaauw trat nur die

¹) Wortmann. 37, 38 und 39, Noll 25 und 26.

²) Blaauw. 1, 687—697.

Krümmung schon sehr bald ein, während sie beim Hydrotropismus verhältnismäßig spät eintritt. Dieses ist leicht zu verstehen, wenn man bedenkt, daß bei einseitigem Lichtreiz der Intensitätsunterschied des Reizes auf der Vorder- und Rückseite durch die Lichtbrechungen im zylindrischen Organ ein sehr beträchtlicher sein kann, während er im Feuchtigkeitsgefälle nur ein so minimaler sein wird, daß die Krümmungen erst nach längerer Zeit auftreten oder oft ganz ausbleiben. Dieser Krümmungsmechanismus gilt auch für die anderen Reize.

So sagt Elfving¹ vom Aërotropismus: »Diese Krümmung beruht selbstverständlich auf ungleichem Wachstum. Sie stellt eine tropistische Bewegung dar, und es erscheint als Geschmacksache, ob man sie als aërotropisch oder chemotropisch bezeichnen soll. Ihre Mechanik ist recht durchsichtig. Wir wissen zwar nicht im einzelnen, wie die verschiedenen Dämpfe auf das Plasma wirken, wir sehen aber, daß sie in stärkerem oder schwächerem Grade störend einwirken, was uns ganz natürlich vorkommt. Hieraus schließen wir, daß die dem riechenden Körper zugewandte Seite des Sporangiumträgers durch die Dämpfe mehr in ihrem Wachstum gehemmt wird als die gegenüberliegende, ganz wie es wohl der Fall war in den Versuchen, welche Sammet mit Wurzeln anstellte, wobei sie auf Alkohol-, Äther-, Ammoniak- usw. Dämpfe mit positiven Krümmungen reagierten. Kraß ausgedrückt könnte man sagen, daß die zugewandte Seite des Sporangiumträgers mehr beschädigt wird als die andere; die Krümmung wäre somit traumatotropischer Natur (Pfeffer). Ein solcher Ausdruck kann in extremen Fällen berechtigt sein, in anderen ist er es entschieden nicht. Man denke z. B. an einen Pilz, der sich gegen einen Kampfersplitter von 1 mg krümmt oder gegen eine Glasplatte, die vor mehreren Tagen Ozon absorbiert hat. Von einer Beschädigung kann hier durchaus nicht die Rede sein; die Hyphen wachsen nach Beseitigung des riechenden Körpers ganz normal weiter, wie nach einer geo- oder heliotropischen Krümmung.«

Die Unterscheidung zwischen Traumatotropismus und den anderen Tropismen läßt sich überhaupt bei *Phycomyces* nicht aufrecht erhalten, denn die Krümmungen kommen wohl in allen

¹) Elfving. 12, 33.

Fällen durch ungleiche Hemmung resp. Förderung des Wachstums auf den verschiedenen Seiten zustande.

Wir sahen, daß dieses für den Heliotropismus, Hydrotropismus und Aërotropismus gilt. Dasselbe scheint auch für den Thermotropismus der Fall zu sein. Setzt man einen Sporangiumträger einer einseitigen Wärmestrahlung aus, so muß die Temperatur auf den verschiedenen Seiten etwas differieren, was ungleiches Wachstum und somit Krümmungen zur Folge haben muß. Das Temperaturoptimum soll für *Phycomyces nitens* nach Graser¹ bei etwa 29,4° C liegen, wenn man den achtstündigen Zuwachs der Berechnung zugrunde legt. Wir müssen also erwarten, daß bei niederen Temperaturen negative Krümmungen, bei höheren positive Krümmungen auftreten. Wortmann, in dessen Versuchen die Temperaturen der erwärmten Seite 27,5° C nicht überschritten, fand, daß »die Fruchträger von *Phycomyces nitens* auf der veränderten Seite rascher wachsen, sie krümmen sich von der erwärmten Seite fort«². War das Temperaturgefälle zu gering, so traten keine Krümmungen ein.

Steyer³ leugnet den Thermotropismus überhaupt und behauptet, daß Wortmanns Ergebnisse auf der unvollkommenen Versuchsanordnung beruhen. Doch sind die Wortmannschen Angaben von M. Graser⁴ bestätigt worden. Sie bekam »bei günstigem Gefälle in Temperaturen zwischen 9 und 28° nur negative Krümmungen«, zwischen 27—29° schien eine Zone thermotropischer Indifferenz zu liegen, über 29° neigte sich der Träger immer dem Heizkörper zu, um dann meist zu kollabieren. Diese Versuche bestätigen also die Erwartungen.

Es scheint dabei, daß bei niederen Temperaturen die Empfindlichkeit der Träger, die sich in Form von Krümmungen äußert, geringer ist als bei höheren Temperaturen. Das läßt sich, ebenso wie die geringe Empfindlichkeit bei trockener Luft, leicht erklären, wenn man berücksichtigt, daß die Temperaturkurve eine logarithmische Kurve ist, die mit steigender Temperatur immer steiler ansteigt.

¹) Graser. 15, 27.

²) Wortmann. 36, 3—5.

³) Steyer. 32, 10—14.

⁴) Graser, M. 15, 51—60.

Nimmt man schließlich noch die Kontaktreizbarkeit, so wird durch den Kontaktreiz das Wachstum gehemmt, die berührte Seite wird konkav. *Phycomyces* reagiert also auf Kontaktreize immer positiv.

Über die Art, wie die Schwerkraft auf das Wachstum einwirkt, wissen wir noch zu wenig, um über den Geotropismus was positives sagen zu können, aber es ist klar, daß, wenn ein Sporangiumträger aus der vertikalen Lage gebracht wird, sofort Druckdifferenzen auf der Ober- und Unterseite entstehen und diese ungleiches Wachstum nach sich ziehen können¹.

Die Ansicht Blaauws, daß die Krümmungen nur sekundäre Erscheinungen sind und daß primäre die Wachstumsreaktion ist, wird somit durch die Versuche mit anderen einseitig einwirkenden Reizen für *Phycomyces* vollauf bestätigt.

Der Hydrotropismus kann mit Recht als Ursache der Substratrichtung angesehen werden. Wir wissen, daß die Substratrichtung nur an den aus dem Substrat hervorbrechenden Sporangienträgern auftritt, und zwar nur, solange die Wachstumszone nicht allzuweit vom Substrat entfernt ist. Wird der Sporangiumträger länger, so werden die anderen richtenden Faktoren (Schwerkraft, Licht usw.) die Oberhand gewinnen. Dieses Verhalten ist leicht durch den Hydrotropismus zu erklären. Wir sahen, daß die Sporangienträger in stark feuchter Atmosphäre bei gleichzeitigem Vorhandensein eines Feuchtigkeitsgefälles negativ hydrotropisch reagieren werden. Sie müssen sich also in der Nähe des Substrates senkrecht von diesem wegwachsen. Haben sie sich aber durch das Wachstum in Regionen mit geringerem Feuchtigkeitsgehalt verschoben, so werden sie gegen das Feuchtigkeitsgefälle unempfindlicher, und die anderen Reize bestimmen dann die Richtung des Wachstums.

Dagegen kann man wohl kaum, wie Dietz es macht, auch die Kontaktreizbarkeit zur Erklärung der Substratrichtung heranziehen. Nachdem er gezeigt hat, daß durch den Kontaktreiz beim Sporangiumträger immer die gereizte Stelle konkav wird, der Träger sich also dem Reizgegenstand zukrümmt, sagt er: »Im allgemeinen wird diese Kontaktwirkung dahin wirken, daß der Sporangiumträger senkrecht auf den Ursprungsort, resp. auf

¹) Vgl. Grafe. 14, 7—8.

dessen Tangente zu stehen kommt, da in dieser Stellung die Flanken gewöhnlich in gleicher Weise durch Berührung gereizt werden. Auf einem ebenen Substrate sind dieserhalb die Sporangienträger unter sich parallel, während dieses nicht mehr zutrifft auf einem rauhen . . .¹

Es ist richtig, daß bei senkrechter Stellung alle Flanken gleich gereizt werden, aber dieses Gleichgewicht wird kein stabiles sein, denn wird der Sporangiumträger aus seiner Lage gebracht, oder wächst er nicht ganz senkrecht aus dem Substrat heraus, so muß der Kontaktreiz der Substratrichtung entgegenwirken. Richtiger ist wohl, daß bei Kulturen auf Brot, Agar usw. oder bei ebenen Flächen des Substrats überhaupt kein Kontaktreiz ausgeübt wird und deshalb durch den Hydrotropismus die Substratrichtung bedingt werden kann.

V. Theoretische Betrachtungen.

Den oben mitgeteilten Versuchsergebnissen will ich noch einige theoretische Betrachtungen hinzufügen. Wir haben vor allen Dingen zwei Fragen zu beantworten: 1. Wie haben wir uns eine fördernde oder hemmende Reizwirkung auf das Wachstum vorzustellen? 2. Weshalb geht die Pflanze bei einem plötzlichen Reiz nicht direkt vom früheren Gleichgewicht in das neue Gleichgewicht über, weshalb wird dazwischen eine Übergangsreaktion, die aus abwechselnden Wachstumsmaxima und -minima besteht, eingeschaltet? Dann fragt es sich noch, wie es kommt, daß einige Individuen mit schlechteren Ernährungsbedingungen ein Feuchtigkeitsoptimum zeigen, den anderen ein solches dagegen vollkommen zu fehlen scheint.

Die hier aufgeworfenen Fragen werden in der Physiologie meist mit Ausdrücken wie Reizerscheinungen, Empfindlichkeit, Umstimmung abgetan, man beruft sich auch auf die unendliche Kompliziertheit der Lebenserscheinungen, die ein weiteres Eingehen auf die näheren Ursachen unmöglich macht.

Es soll nicht bestritten werden, daß wir noch unendlich weit davon entfernt sind, irgendeinen Lebensvorgang in eine Kette kausal zusammenhängender Vorgänge gänzlich auflösen und physikalisch-chemisch erklären zu können. Man sollte aber

¹) Dietz. 9, 485—486.

wenigstens einen Versuch machen, ein grobes Schema aufzustellen, wie man sich die Lebensvorgänge vorzustellen hat. Die Einzelheiten können dann mit der Zeit ausgearbeitet werden.

Solche Versuche sind schon öfters gemacht worden, aber sie wurden immer in so allgemeinen Ausdrücken gehalten, daß sie nicht als Arbeitshypothese dienen konnten. Ich will nun den Versuch machen, diese allgemeinen Betrachtungen auf einen speziellen Fall, auf das Wachstum der Sporangienträger von *Phycomyces nitens* in der vierten Periode anzuwenden. Ich bin mir wohl bewußt, daß ich für meine Erklärung keine zwingenden Beweise vorbringen kann. Es standen mir auch leider nicht die zur Nachprüfung meiner Hypothese notwendigen technischen Hilfsmittel zur Verfügung, was die zu theoretische Behandlung der Fragen entschuldigen möge. In diesem Sinne einer vorläufigen Arbeitshypothese bitte ich die folgenden Seiten aufzufassen. Es mag vorher noch erwähnt werden, daß wir bei unserem speziellen Fall besonders einfache Verhältnisse haben. Der Sporangiumträger besteht aus einer einzigen Zelle, das Wachstum ist morphologisch das denkbar einfachste, indem die Wachstumsregion sich auf eine kleine Stelle, nicht über 2 mm, unter dem Köpfchen beschränkt und das Wachstum aus einer einfachen Membraneinlagerung besteht, wobei die Form immer die gleiche zylindrische bleibt. Auch Reizleitungsvorgänge scheinen gänzlich zu fehlen. Man kann also die folgenden Ausführungen nicht ohne weiteres auf vielzellige höhere Pflanzen, bei denen das Wachstum sich aus den Zuwachsen der einzelnen Zellen zusammensetzt, ausdehnen.

Bei den Wachstumsvorgängen spielen chemische Reaktionen, die mit meßbarer Geschwindigkeit verlaufen, also chemische Gleichgewichte, eine große Rolle. Ein prinzipieller Unterschied zwischen den Reaktionen im Laboratorium des Chemikers und denen in der Pflanze besteht nicht, und wie Blackmann¹ an einigen Beispielen gezeigt hat, lassen sich viele Lebensvorgänge durch das Massenwirkungsgesetz und katalytische Wirkungen erklären. Mit steigender Temperatur wächst die Reaktionsgeschwindigkeit der chemischen Vorgänge in der Pflanze, wie die im Reagenzrohr nach der van t' Hoff'schen Regel, wenn

¹) Blackman. 5.

auch durch sekundäre Prozesse nach einiger Zeit bei den Lebensvorgängen ein Optimum eintreten kann¹.

Für ein chemisches Gleichgewicht, z. B. $\underset{C_1}{\text{CH}_3\text{COOH}} + \underset{C_2}{\text{CH}_3 \cdot \text{OH}} \rightleftharpoons \underset{C_3}{\text{CH}_3\text{COO} \cdot \text{CH}_3} + \underset{C_4}{\text{H}_2\text{O}}$, gilt unter konstanten Bedingungen, daß

$\frac{C_1 \times C_2}{C_3 \times C_4} = \text{konst.}$ wo $C_1 - C_4$ die entsprechenden Konzentrationen der reagierenden Stoffe bedeuten. Wird C_1 oder C_2 vergrößert oder C_3 oder C_4 verringert, so wird das Gleichgewicht nach rechts verschoben, bis wieder die Gleichgewichtskonstante erreicht ist. Eine Verschiebung der Gleichgewichte kann auch durch Änderung der Außenbedingungen (Temperatur, Druck) oder durch Katalysatoren hervorgerufen werden. Es wird dann für jede Kombination der Außenbedingungen eine besondere Gleichgewichtskonstante bestehen. Wenn wir nun aber die ganze Zeit Stoffe der linken Seite zuführen und die entstehenden Verbindungen der rechten Seite entfernen, so kann es zu keinem Gleichgewichte kommen. Wird aber in einer Zeiteinheit immer dieselbe Menge von Stoffen zugeführt und die entsprechende Menge der Reaktionsprodukte auf der anderen Seite entfernt, so können die einzelnen Konzentrationen konstant bleiben, wir werden ein strömendes Gleichgewicht bekommen. Ebenso wird in einer Zeiteinheit die Menge der gebildeten Stoffe konstant sein und der Menge der zugeführten entsprechen.

In der Gleichung $\text{O} + \text{BaO} \rightleftharpoons \text{BaO}_2$ z. B. wird bei gleichem Sauerstoffzustrom und Überschuß von BaO die in einer Zeiteinheit gebildete BaO₂-Menge konstant bleiben. Bei konstanten Temperaturen wird ebenfalls die Sauerstoffkonzentration eine konstante Größe sein. Da außerdem BaO₂ als sehr wenig flüchtiger Körper in den festen Zustand übergeht, also aus der Reaktion ausscheidet, so wird letztere dauernd in einer Richtung verlaufen können.

Was wird nun geschehen, wenn wir in diesem strömenden Gleichgewichte die Temperatur plötzlich so ändern, daß das Gleichgewicht nach rechts verschoben wird? Dann wird im ersten Moment die Konzentration des Sauerstoffs fallen, bis die

¹) Blackman. 4.

neue, dem jetzigem Gleichgewicht entsprechende Konzentration erreicht ist. Es wird im ersten Moment auf Kosten der Konzentrationserniedrigung des Sauerstoffs etwas mehr BaO_2 gebildet werden, wenn aber die Zufuhr von O_2 konstant bleibt, so wird im nächsten Moment wieder die normale Menge gebildet werden. Die Kurve der BaO_2 -Bildung wird also nur ein Maximum zeigen. Wird die O_2 -Zufuhr allmählich stärker, so wird die Kurve nach dem Maximum allmählich ansteigen, Schwankungen werden aber fehlen.

Eine Kette von solchen strömenden Gleichgewichten werden die Wachstumsvorgänge sein. Vom Myzel aus werden dem Sporangiumträger Zucker und andere Stoffe zugeführt, diese werden schließlich in Form von fester Zellmembran aus der Reaktion ausgeschieden. Unter konstanten Außenbedingungen und bei konstantem Zustrom wird das Wachstum eine konstante Intensität haben. Wird das Wachstum intensiver, so muß es bei *Phycomyces*-Sporangienträgern mit stärkerer Zellmembranbildung, d. h. größerem Stoffverbrauch, verbunden sein, denn sollte die Verlängerung in feuchter Luft nur durch stärkere Quellung zustande kommen, so müßte sie beim Einschalten der trockenen Luft rückgängig gemacht werden können, was nicht der Fall ist. Die intensivere Membranbildung kann durch Verschiebung der Gleichgewichte in der Richtung der Membranbildung zustande kommen.

Wenn z. B. das Wachstum durch die strömenden Gleichgewichte ... $A + B \rightleftharpoons C + D \rightleftharpoons E + F \rightleftharpoons G + H \rightleftharpoons I + K \dots$ dargestellt werden kann, wobei links die Stoffe aus dem Myzel zugeführt, rechts die Membranstoffe gebildet werden, so genügt schon die Verschiebung eines dieser Gleichgewichte nach rechts, um die Förderung der Membranstoffbildung hervorzurufen. Wenn z. B. durch eine Änderung der äußeren Faktoren das Gleichgewicht $E + F \rightleftharpoons G + H$ nach rechts verschoben wird, so müssen die Konzentrationen von G und H steigen, infolgedessen wird das Gleichgewicht $G + H \rightleftharpoons I + K$ gestört. Da die Konzentrationen von G und H gestiegen sind, so wird es ebenfalls nach rechts verschoben werden, es wird sich also eine bestimmte Menge von I und K bilden, und infolgedessen muß das nächste Gleichgewicht wiederum nach rechts verschoben werden usw., bis

sich eine größere Menge von Membranstoffen gebildet hat. Aber auch die vorhergehenden Gleichgewichte müssen alle nach rechts verschoben werden. Da die Konzentrationen von E und F gefallen sind, wird das Gleichgewicht $C + D \rightleftharpoons E + F$ gestört, eine gewisse Menge von C und D muß in E und F übergehen, dadurch wird eine Verschiebung auch des vorhergehenden Gleichgewichts nach rechts bedingt usw., der Zustrom wird also gesteigert werden. Ähnliche Überlegungen führen uns zum Schluß, daß eine Verschiebung eines Gleichgewichts durch einen äußeren Reiz nach links — Hemmung der Membranbildung und geringere Zufuhr von Stoffen bedingen wird. Mit der Membranbildung wird auch die Wachstumsintensität steigen und fallen. Das wird in vielen Fällen, z. B. bei Dickenwachstum der Membran, natürlich nicht stimmen, wohl aber für unseren Fall, wo, wie bereits ausgeführt wurde, intensiveres Wachstum mit größerem Stoffverbrauch verbunden sein muß, und wo wohl wenigstens in den ersten Momenten Wachstum durch Intussuszeption stattfindet. Ich verweise hier auf die entsprechenden Ausführungen bei Pfeffer und Schwendener¹, da ein Eingehen auf die Fragen des Appositions- und Intussuszeptionswachstums uns zu weit führen würde. Änderung der Temperatur und vielleicht auch der Feuchtigkeit können auf diese Weise eine direkte Beeinflussung der Wachstumsintensität bedingen und daß tatsächlich die Wachstumsintensität in bestimmten Grenzen der van t' Hoff'schen Regel folgt², spricht dafür. Daß auch das Wasser einen großen oft katalysatorischen Einfluß auf die verschiedensten chemischen Reaktionen hat, ist bekannt. Andere Reize können indirekt wirken. So ist es z. B. für das Licht sehr wahrscheinlich, daß bei dessen Wirkung ein gewisser photochemischer Stoff gebildet wird, der dann wiederum katalysatorisch auf die chemischen Wachstumsvorgänge einwirken kann. Dadurch würde es verständlich sein, daß bei Verdunkelung keine oder keine so auffällige Reaktion einzutreten scheint³ — ein Stoff, einmal gebildet, wird eben nicht sofort verschwinden. Wir sehen also, daß die fördernde oder hemmende Wirkung der

¹) Pfeffer. 28, 240—254. Schwendener. 33.

²) Graser, M. 15, 34—37.

³) Vgl. Vogt. 34, 230 und Sierp. 30, 145.

Reize vom chemischen Standpunkt verhältnismäßig leicht erklärt werden kann. Wie kommen aber nun die Wachstumsschwankungen zustande? Wenn man bei einem strömenden Gleichgewicht plötzlich die äußeren Bedingungen ändert, wobei der Zustrom nicht oder nur langsam geändert wird, so sahen wir, daß man nur ein Maximum, nicht aber Schwankungen bekommen kann.

Da aber die Reize gleichmäßig und nicht mit rhythmischen Unterbrechungen auf die Pflanze einwirken, so können sie nicht die direkte Ursache der Wachstumsschwankungen sein. Dagegen spricht auch, daß letztere bei ganz verschiedenen auf die Pflanze einwirkenden Reizen, wie z. B. Licht- und Feuchtigkeitsreiz, auftreten. Man muß deshalb annehmen, daß die Reize nur in einer Richtung entweder fördernd oder hemmend das Wachstum beeinflussen, die als Übergangsreaktion auftretenden Schwankungen aber ihre Ursache in der Pflanze selbst haben, also auf innere Ursachen zurückzuführen sind, gleich den Überregulationen bei verschiedenen physikalischen Apparaten, die ebenfalls auf der Konstruktion des Apparates selbst beruhen.

Wollen wir nun versuchen, diesen inneren Ursachen etwas näher zu kommen. Aus dem Vorhergehenden geht hervor, daß es für die weiteren Betrachtungen ziemlich gleichgültig sein muß, was für einen Reiz wir als Ausgangspunkt nehmen, wichtig ist nur, daß eine plötzliche Veränderung der Gleichgewichtslage eintritt.

Wenn bei einer Störung der Gleichgewichtslage Dämpfungsschwankungen auftreten, wie z. B. bei einer elastischen Feder, so sind es immer zwei antagonistische Faktoren, welche dieselben bedingen. Wir müssen sie also auch in unserem Falle annehmen. Das naheliegendste wäre, solche antagonistischen Faktoren in den Wachstumsvorgängen selbst zu suchen, wie z. B. Anlagerung und Zerreißen von Zellwandmembranen, doch liegt dazu kein Grund vor, da erstens Intussusceptionswachstum wenigstens in den ersten Stadien viel wahrscheinlicher ist, zweitens das Wachstum dann auch unter konstanten Bedingungen rhythmisch verlaufen müßte, und bei einer Reizung nur die Amplitude der Schwankungen größer werden würde. Ein dem Wachstum antagonistisch wirkender

Faktor ist vielmehr in der Atmung zu suchen. Um das verständlicher zu machen, muß ich zuerst etwas näher auf die zwischen Wachstum und Atmung bestehenden Beziehungen eingehen.

Alle Energie, die die heterotrophe Pflanze im Laufe ihres Lebens verbraucht, wird ihr von außen durch die Nahrung, also in Form von chemischer Energie, zugeführt. Auch bei den autotrophen Pflanzen wird die Sonnenenergie sofort in chemische umgewandelt, so daß die Pflanze sich gegenüber dem bei der Assimilation gewonnenen Zucker genau ebenso verhält, wie die heterotrophe Pflanze gegenüber dem in der Nährlösung vorhandenen. Aus der Nahrung kann die in ihr gespeicherte chemische Energie nur durch Abbau der komplizierten organischen Verbindungen in einfachere, weniger potenzielle Energie enthaltende Verbindungen frei gemacht werden, z. B. durch Abbau der Kohlehydrate in CO_2 und H_2O , bei den Atmungs- oder Gärungsprozessen. In einer Spore ist natürlich auch eine bestimmte Menge anderer Energien, z. B. Quellungs-Energie enthalten, aber diese Menge ist nur sehr gering und spielt gar keine Rolle, wenn man bedenkt, daß ein Pilz unbegrenzte Zeit wachsen kann und dabei Tausende von neuen Sporen erzeugt.

Wenn es auch falsch ist anzunehmen, daß bei allen energieverbrauchenden Prozessen die Atmung immer direkt die notwendige Energie liefert, so wird sie doch eine bedingende oder vermittelnde Rolle auch bei denjenigen Leistungen spielen, die nicht direkt durch chemische Energie betrieben werden.

Als Ausnahmen, bei denen andere Energien von außen zugeführt werden, seien hier die schon erwähnte Assimilation genannt und die Transpiration, bei der die Temperatur der Pflanze unter diejenige der umgebenden Luft fallen kann, also auch Wärme der Pflanze von außen zugeführt wird.

Aber nehmen wir an, die Pflanze befände sich in einem dampfgesättigten Raume. Der Wasserstrom in der Pflanze wird dabei nicht vollkommen aufhören. Eine Wasserabgabe kann aber nur in dem Falle stattfinden, wenn entweder die Temperatur der Pflanze höher ist als die der umgebenden Luft, was, wenn Zufuhr von strahlender Wärme von außen ausgeschlossen ist, nur durch Atmungsprozesse bedingt werden

kann, oder wenn die Pflanze, was bei Pilzen besonders häufig ist, tropfbar flüssiges Wasser auszuschcheiden vermag. Bei letzterem Vorgang wird Wasser vom Substrat aus eine gewisse Strecke gehoben, von den Lufthyphen ausgeschieden und tropft wieder aufs Substrat herunter. Da dieser Vorgang unbegrenzte Zeit vor sich gehen kann, so kann dabei eine erhebliche Arbeit geleistet werden. Woher stammt aber die Energie? Der Turgor bleibt die ganze Zeit unverändert. Wenn deshalb die osmotischen Kräfte vielleicht die direkte Energiequelle sind, so werden sie wiederum die Energie von chemischen Vorgängen beziehen müssen. Bei der Wasserausscheidung werden vom Myzel mit dem Wasser auch organische Verbindungen aufgenommen, das ausgeschiedene Wasser aber wird viel weniger verbrennbare Stoffe enthalten; mit der Zeit werden also die Nährstoffe des Substrates aufgebraucht und von ihnen stammt auch die Energie — anderenfalls hätten wir ein Perpetuum mobile. Dasselbe wird auch für die durch den Wurzeldruck geleistete Arbeit gelten.

Nehmen wir ein anderes Beispiel, von dem man weiß, daß Turgoränderungen die direkte Energiequelle sind. Eine Mimosa oder Staubfäden von Cynareen, die gereizt werden, sich kontrahieren, darauf wieder ihren normalen Zustand annehmen, wieder gereizt werden usw. Wie Pfeffer¹ ausführt, kann man sich vorstellen, daß durch diese Bewegungen eine kleine Maschine betrieben werden kann, also positive Arbeit geleistet wird. Da aber jedesmal, nachdem sich die Pflanze erholt hat, wieder der frühere Zustand hergestellt ist, so kann die Arbeit zwar durch Turgor geleistet werden, zur Wiederherstellung des früheren Zustandes wird aber noch eine andere Energiequelle notwendig sein. Bei einer Uhr z. B. wird die Arbeit von der gespannten Feder geleistet, aber zur Wiederspannung muß der Mensch die Energie beim Aufziehen liefern. Da aber der Reiz nicht die Energie zu den Reizbewegungen liefert, wir auch jegliche Einfuhr von außen verhindern können, so bleibt wiederum nur die Atmung als alleinige Energiequelle übrig.

Auf den ersten Blick scheint es dieser Anschauung zu widersprechen, daß z. B. Erodium- oder Stipa-Früchte sich

¹) Pfeffer. 28, 234—237.

eingraben können, oder Farnsporangien sich öffnen und wieder schließen — also positive Arbeit leisten, ohne daß lebende Zellen dabei eine Rolle spielen; aber man muß nicht vergessen, daß alle diese Bewegungen nur bei dauerndem Wechsel der äußeren Bedingungen stattfinden können, in dampfgesättigter Luft treten sie niemals auf — die Bewegungen werden also zwar durch Quellungs- oder Kohäsionskräfte hervorgerufen, die Energie aber wird von der Außenwelt zugeführt.

Ich habe hier diese Beispiele erörtert, um zu zeigen, daß, wenn beim Wachstum die Arbeit auch durch Turgor-, Quellungs-, Kristallisationskräfte (oder sonst welche), ausgeführt wird, die Energie letzten Endes doch von der Atmung stammen muß¹.

Das Wachstum ist aber immer mit positiver Arbeit verbunden: erstens wird bei vielen mit dem Wachstum verbundenen synthetischen Vorgängen Energie verbraucht, zweitens muß, wie z. B. in unserem Falle, das Sporangiumköpfchen gehoben werden, drittens, da beim Wachstum »die Länge der Zellhaut und mit ihr die elastische Gesamtverlängerung absolut zunimmt, so wird zugleich eine Zunahme des in der elastischen Dehnung repräsentierten Arbeitswertes erreicht². Vielleicht sind die beim Wachstum immer auftretenden elektrischen Ströme auch mit Energieverlust verbunden. Wenn es auch, wie Pfeffer betont, irrig ist, anzunehmen, daß die zum Wachstum notwendige Energie direkt durch die Atmung geliefert wird, so wird man letzten Endes doch immer auf die chemische Energie herauskommen.

Doch kann im allgemeinen von einer Proportionalität zwischen Wachstum und Atmung nicht die Rede sein, denn erstens gibt es noch die verschiedensten anderen chemischen Umsetzungen in der Pflanze, die die Atmung beeinflussen können, zweitens wird die Atmung, wie alle chemischen Umsetzungen direkt von äußeren Faktoren beeinflusst werden. So steigt sie z. B. mit dem Ansteigen der Temperatur, Feuchtigkeit usw. Vom Licht sagt Kolkwitz, daß mit der Belichtung, die Atmungskurve, ohne daß gleichzeitig Wachstum vorhanden war, um 10% stieg³.« Ob es sich dabei um eine direkte Beeinflussung durch

¹) Vgl. auch Nathansohn, »Stoffwechsel der Pflanzen«.

²) Pfeffer. 28, 233.

³) Kolkwitz. 20, 148.

das Licht, oder um aktinische Erwärmung, wie es Löwschin¹ annimmt, handelt, ist für unsere Betrachtung nicht wesentlich. Wir sehen daraus, daß auch unabhängig vom Wachstum die Atmung sich ändern kann.

Durch diese sekundären Faktoren können die Beziehungen, die zwischen Wachstum und Atmung bestehen müssen, in vielen Fällen vollkommen verdeckt werden, doch ist es bekannt, daß unter sonst gleichen Bedingungen die Atmung bei stärker wachsenden Pflanzenteilen immer am intensivsten ist.

»Im allgemeinen wird jeder Wechsel der äußeren Verhältnisse in etwas auf den Betriebsstoffwechsel influieren und demgemäß wird eine induzierte Veränderung der Wachstums- und Bewegungstätigkeit von einer gewissen Variation der Atmungstätigkeit begleitet sein . . .; die vorliegenden Erfahrungen deuten darauf hin, daß (bei Konstanz der Temperatur) mit dem Wachsen und Bewegen der Regel nach auch die Atmung zunimmt. Eine Beschleunigung der Atmung muß aber nicht umgekehrt eine Beschleunigung der Wachstums- und Bewegungstätigkeit zur Folge haben, die ohnedies endlich ausklingt; während der Betriebsstoffwechsel nur mit dem Leben und der Lebenstätigkeit zum Stillstand kommt².

Wir können uns die Beziehungen vielleicht folgendermaßen vorstellen: Das Wachstum verbraucht Energie, — die Arbeit wird von verschiedenen Kräften, z. B. Turgorkräften, Quellungskräften usw. geleistet, dabei muß die in diesen Kräften aufgespeicherte potentielle Energie abnehmen, und um wieder den früheren Zustand herzustellen, muß bei den Atmungsvorgängen freiwerdende Energie zugeführt werden. Jeder Wachstumssteigerung wird deshalb notwendigerweise eine Atmungssteigerung folgen. Dabei ist die Atmungstätigkeit eine Voraussetzung des Wachstums, denn wird die Energie nicht geliefert, so muß das Wachstum sofort sistiert werden. Bei O₂-Entzug hört deshalb gewöhnlich sofort jede Wachstums- und Bewegungstätigkeit auf.

Diese Beziehungen, die bei den Pflanzen leider noch so wenig experimentell untersucht sind, können wir leicht an uns

¹) Löwschin. 24, 63.

²) Pfeffer. 27, 571.

selbst feststellen. Fangen wir an physisch zu arbeiten, so wird die Arbeit bei der Muskelkontraktion wohl auch von Quellungs- und anderen Kräften geleistet, dabei muß aber die Energie letzten Endes auch von der Atmung stammen. Nachdem wir einige Zeit gearbeitet haben, wird die Atmung intensiver. Dabei wird aber nicht alle Energie in mechanische Arbeit übergeführt, sondern ein Teil geht als Wärme verloren, denn die Körpertemperatur steigt ebenfalls. Der Organismus ist also auch keine ideal arbeitende Maschine. Wenn es bei Pflanzen ebenso ist, und darauf deutet die Wärmeentwicklung bei rasch wachsenden Samen hin, so muß die Atmungssteigerung häufig vielleicht sogar größer sein, als es für die gesteigerte Arbeitsleistung notwendig wäre.

Außerdem müssen aber noch ganz andere Beziehungen zwischen Wachstum und Atmung bestehen. Beim Wachstum wird nicht nur Arbeit geleistet, sondern gleichzeitig auch neue Zellmembran gebildet. Da aber zu der Zellmembranbildung Kohlehydrate verbraucht werden, andererseits gerade Kohlehydrate auch veratmet werden, so kann die Atmung zu einem dem Wachstum antagonistisch wirkenden Faktor werden, indem gesteigerte Atmung mehr Stoffe verbrauchen wird als vorher und infolgedessen das Wachstum durch Stoffmangel gehemmt werden muß.

Es braucht in diesen Fällen niemals ein vollkommener Mangel einzutreten, denn nach dem Massenwirkungsgesetz muß jede Konzentrationserniedrigung schon eine Hemmung der Reaktionsgeschwindigkeit hervorrufen. Es dürfen nur keine Reservestoffe vorhanden sein, die es dem Organismus ermöglichen, die Konzentrationen auch bei stärkerem Verbrauch konstant zu halten. Solche Reserven sind bei Pilzen tatsächlich nicht vorhanden. Aus den Versuchen von Kosinski geht hervor, daß beim Ersetzen der Nährlösung in der Kultur von *Aspergillus* durch Wasser die Atmungstätigkeit sofort fällt und das Wachstum ganz eingestellt wird. Er schließt daraus: »Die plötzliche Erniedrigung der Atmung weist auf sehr schnellen Verbrauch der gebotenen Nahrung hin... Ähnlich verhält sich nach den Untersuchungen Fleroffs *Mucor mucedo*, der ebenfalls nur geringe Mengen von Nahrungsstoffen anzusammeln

befähigt ist und folglich die dem Substrat entnommene Nahrung direkt verarbeitet¹.« Wenn auch bei *Phycomyces* besondere angeschwollene Myzeläste als Reservestoffbehälter angesehen werden können, so sind doch unmittelbar bei der Wachstumszone keine Reserven vorhanden, darauf deutet auch der Umstand, daß mit Beginn des Wachstums des Köpfchens das Wachstum des Hauptträgers sofort eingestellt wird und erst wieder beginnt, wenn mit der Ausbildung der Columella das Wachstum des Köpfchens beendet ist.

Dabei ist zu beachten, daß bei eintretendem Stoffmangel immer das Wachstum zugunsten der Atmung eingeschränkt wird und nicht umgekehrt. Wachstum kann auch nicht vorhanden sein, während »es noch nicht gelungen ist, ohne Tötung und unter normalen Allgemeinbedingungen in der turgeszenten Pflanze einen völligen Stillstand der Atmungstätigkeit herbeizuführen«². Die Atmung ist also eine Voraussetzung des Lebens und unter ungünstigen Lebensbedingungen werden zuerst alle anderen Funktionen eingestellt und die Atmung aufrechterhalten. Tatsächlich sehen wir ja bei den Versuchen Kosinskis, daß bei Nahrungsmangel das Wachstum sofort vollkommen eingestellt wird, während die Atmung wohl rasch abfällt, aber noch lange Zeit auf Kosten der plastischen Stoffe erhalten bleibt. Bei teilweisem Hungerzustand, sagt Kosinski, »braucht der Organismus die ersten Momente zum Sammeln eines genügenden Atmungsmaterials und erst, wenn das Bedürfnis befriedigt ist, wird das Mehrprodukt — das nun regelmäßig auftritt — auf das Wachstum verwendet«³.

Dieselbe Vermutung hat auch Blackman bei der Erklärung des Wachstumsoptimums ausgesprochen: Innere Faktoren, solche wie z. B. der Grad der Translokation von plastischem Material, werden zweifellos die Rolle von Grenzfaktoren (limiting factors) spielen, klare Beispiele für diese Beziehungen sind aber noch nicht vorhanden. Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß Mangel an plastischem Material eine Rolle bei Veränderung des Wachstums bei hohen Temperaturen spielt. Wenn die

¹) Kosinski. 22, 142—143.

²) Pfeffer. 27, 575?

³) Kosinski. 22, 149.

Temperatur über das Wachstumsoptimum steigt, so steigt die Atmung immer höher und große Mengen Kohlenstoff gehen für das Wachstum der Pflanze verloren. In einigen Fällen oder womöglich fast immer wird der Mangel an plastischen Stoffen in den stark atmenden Pflanzenteilen dem Wachstum eine Grenze setzen. Nehmen wir den hypothetischen Fall, daß die Stoffleitung in einer Zeiteinheit gerade so viel Stoffe zuführen kann, als für das Wachstum bei der optimalen Temperatur und der Atmung bei dieser Temperatur notwendig ist. Dann muß, wenn die Temperatur höher steigt und die Atmung immer intensiver wird, immer weniger Kohlenstoffmaterial für das Wachstum verbleiben. Der abfallende Schenkel der Wachstumskurve wird dem aufsteigenden Ast der Atmungskurve entsprechen, und es ist interessant, daß diese zwei Kurven im weitesten Maße dieses Aussehen haben¹.

Kehren wir nach diesen schon zu langen Auseinandersetzungen zu unserem Falle eines wachsenden Sporangiumträgers von *Phycomyces nitens* zurück. Nehmen wir einen im Dunkelgleichgewicht befindlichen Sporangiumträger. Die vom Myzel aus zugeführten Stoffe werden einerseits zum Wachstum, andererseits zur Atmung verbraucht. Da im Dunkelgleichgewicht das Wachstum und die Atmung konstant sind, so wird auch die Zufuhr der Stoffe in einer Zeiteinheit die gleiche bleiben. Wir wollen diese Größen der Einfachheit halber als normale bezeichnen. Wirkt jetzt ein plötzlicher wachstumsfördernder Reiz ein, so steigt die Wachstumsintensität stark an. Diese Wachstumszunahme kann, wie wir schon sahen, auch bei gleichbleibender Stoffzufuhr durch die Konzentrationserniedrigung bei Verschiebung des Gleichgewichts ermöglicht werden. Wie bereits erwähnt wurde, müssen wir annehmen, daß jede Wachstumssteigerung eine Atmungssteigerung zur Folge hat. Das muß auch in diesem Falle eintreten — die Atmung wird also über normal werden. Da aber die Stoffzufuhr eine bestimmte Größe hatte, und bei normalem Wachstum und normaler Atmung die in einer Zeiteinheit zugeführten Stoffe verbraucht wurden, so müssen jetzt, wo die Atmung übernormal ist, weniger Stoffe als vorher für das Wachstum zur Verfügung stehen. Es

¹) Blackman. 4, 293.

braucht kein absoluter Mangel einzutreten, schon eine Konzentrationserniedrigung muß nach dem Massenwirkungsgesetz eine Hemmung des Wachstums hervorrufen — dem Maximum wird ein Minimum folgen. Diese Wachstumshemmung muß wiederum einen Abfall der Atmung zur Folge haben, wodurch die Wachstumsintensität wieder ansteigen kann. Hat der Reiz aufgehört zu wirken, so wird das Wachstum jetzt wieder die normale Intensität annehmen — wie wir es auch bei der Blaauwschen Wachstumsreaktion bei Momentbelichtung sehen — die nur aus einem Maximum und einem Minimum besteht (s. Abb. 1). Wirkt aber der Reiz, dem eine größere Wachstumsintensität entspricht, dauernd ein, so steigt das Wachstum wieder übernormal — es tritt ein neues Maximum auf, das wieder einen Anstieg der Atmungskurve bedingt, wodurch das Wachstum wieder gehemmt wird und ein Minimum eintritt. Nach einiger Zeit werden die Schwankungen ausklingen, und da sich die Stoffzufuhr dem erhöhten Verbrauch entsprechend ebenfalls vergrößern wird, so wird ein dem neuen Reiz entsprechendes Gleichgewicht zwischen Wachstum und Atmung zustande kommen, beide werden etwas gefördert werden. Außer den Wachstumsschwankungen müßten wir auch Atmungsschwankungen beobachten können, nur werden letztere im Vergleich zu ersteren etwas nachhinken. Könnte man außer der beobachteten Wachstumskurve auch die Atmungskurve messen, so wäre die hier gegebene Erklärung der Wachstumsschwankungen exakt bewiesen. Leider ist das aber nicht möglich. Die Messungen müßten mindestens alle 5 Minuten gemacht werden. Nun wird aber die CO_2 -Bestimmung gewöhnlich alle $\frac{1}{2}$ —1 Stunde gemacht. Kolkwitz machte die Ablesung alle 10 Minuten. Um das aber zu ermöglichen, mußte er mit großen Kulturen arbeiten; da aber in solchen außer den wachsenden Sporangienträgern auch das Myzel und die reifenden Sporangien mitatmen, die Träger ohnedies in den verschiedensten Stadien vorhanden sein werden, so können wir nur Durchschnittswerte erhalten, und die Schwankungen werden ausgeglichen. Tatsächlich sind bei den Kurven von Kolkwitz deutlich Schwankungen, meist ein Maximum, zu sehen, aber man kann aus ihnen doch keinen endgültigen Schluß ziehen. Pfeffer nimmt jedenfalls für die

Atmung ebenfalls eine Übergangsreaktion an, wenn er sie auch nicht in einen ursächlichen Zusammenhang mit der Wachstumsreaktion bringt. So sagt er: »Bei einem schnellen Wechsel der Außenbedingungen dürfte die Atmung analog wie bei der Selbstregulation in Maschinen und Apparaten nicht nur nachhinken, sondern öfters vor dem definitiven Übergang in die neue Gleichgewichtslage eine gewisse transitorische Überregulation erfahren. Eine solche wird übrigens im gleichen Sinne zuweilen in Wachstums- und Bewegungsvorgängen bemerklich. . . .¹« Eben solche Atmungsschwankungen hat Kuijper in seinen Versuchen mit Lupinen, Erbsen und Weizen beobachtet. Diese Schwankungen traten bei Temperaturen auf, bei welchen das Wachstum am intensivsten war, so daß Kuijper auf das Wachstum als eine mögliche Bedingung der Atmungsschwankungen hinweist².

Ebenso wie die Förderungskurven lassen sich auch die Hemmungskurven durch diese Wechselbeziehungen zwischen Wachstum und Atmung erklären. Die durch den Reiz plötzlich eintretende Wachstumshemmung muß eine Atmungshemmung zur Folge haben. Dadurch werden weniger Stoffe verbraucht als vorher und durch die Ansammlung derselben muß nach dem Massenwirkungsgesetz ein Anstieg der Wachstumsintensität bedingt werden. Da aber durch die Stoffansammlung die Zufuhr sehr bald gehemmt werden muß, so wird es bald zu einer neuen Gleichgewichtslage kommen und die Schwankungen werden von geringer Amplitude sein, was mit den Beobachtungen vollkommen übereinstimmt.

Gehen wir jetzt zu den abnormen Reaktionsweisen über. Diese werden in der Physiologie meist gar nicht berücksichtigt, obgleich man aus ihnen oft interessante Schlüsse ziehen kann. Es ist klar, daß die abnorme Reaktionsweise mit den ungünstigeren Ernährungsbedingungen zusammenhängen muß, da sie bei schwächlichen und alten Trägern auftritt. Um aber den näheren Zusammenhang zu verstehen, müssen wir berücksichtigen, daß die Atmung nicht nur vom Wachstum beeinflusst wird, sondern auch direkt von den äußeren Faktoren abhängt.

¹) Pfeffer. 27, 572.

²) Kuijper. 23.

Der plötzliche Wechsel der Feuchtigkeit kann auch die Atmung beeinflussen. Wie die meisten chemischen Prozesse hängt die Atmung stark von dem Wassergehalt ab. Bei Samen ist sie äußerst gering, zeigte aber nach Kolkwitz eine deutliche Abhängigkeit vom Wassergehalt: die CO_2 -Abgabe in 24 Stunden bei Zimmertemperatur betrug für Gerste bei 10—12% Feuchtigkeitsgehalt 0,3—0,4 mg, bei 14—15% 1,3—1,5 mg, nach dem Einquellen bei 33% Feuchtigkeit stieg sie mit einmal auf 2000 mg^1 . Aber nicht nur solche große Unterschiede im Wassergehalt werden einen Einfluß auf die Atmung haben. Änderung der Luftfeuchtigkeit muß eine, wenn auch geringe Änderung im Wassergehalt zur Folge haben. Bonnier und Mangin haben auch tatsächlich gefunden, daß mit steigendem Feuchtigkeitsgehalt die Atmung bei Pilzen steigt.

Sie führen folgende Tabelle an:²

	Hygro- meterstand	Zeit	Tempe- ratur	Ausgeschiedene CO_2 auf 100
Agaricus campestris	{ 17—70 70—75	2 Std.	18°	2,7 3,5
Agaricus campestris	{ 25—73 73—78	2 Std.	18°	2,8 3,8
Polyporus versicolor	{ 48—70 70—80	2 Std.	16°	2,6 3,4

Auch Kuijper macht bei seinen Atmungsversuchen auf den großen Einfluß der Feuchtigkeit aufmerksam.

Bei einem schwächlichen Sporangiumträger kann schon vor der Einwirkung des Reizes der Zustrom seinen Maximalwert erreicht haben, wenn nun durch den Reiz die Atmung auch nur um ein geringes gesteigert wird, so muß das Wachstum gehemmt werden. Statt daß dem einwirkenden Reiz entsprechend die Wachstumsintensität ansteigt, sinkt sie auf sehr niedrige Werte. Diese fast vollkommene Hemmung des Wachstums wird aber eine teilweise Abnahme der Atmung zur Folge haben, es werden also geringe Stoffmengen frei werden, und da dem Reiz eigentlich eine große Wachstumsintensität entspricht, so wird das Wachstum sofort ansteigen. Dadurch wird nach einiger Zeit wieder eine Atmungssteigerung hervorgerufen

¹⁾ Kolkwitz. 20.

²⁾ Bonnier und Mangin. 6, 273.

und das Wachstum muß rasch abfallen. Diese Vorgänge werden sich die ganze Zeit wiederholen und es kann zu keinem Gleichgewicht kommen.

Bei mittelstarken Sporangienträgern kann der erhöhte Verbrauch für die Atmung die erste Zeit noch durch gesteigerten Zustrom gedeckt werden, der Wachstumsabfall wird deshalb nur nach einiger Zeit, wenn Erschöpfung eintritt, bemerkbar. Es ist interessant, daß mit diesem Abfall sofort auch die Wachstumskurve die zackige Form annimmt (s. Tabelle XVIII). Bei starken Sporangienträgern schließlich kann die erhöhte Stoffzufuhr die Stoffe sowohl für intensiveres Wachstum als auch für intensivere Atmung liefern; es wird dann ein neues Gleichgewicht eintreten. Auch die Amplitude der Wachstumsschwankungen wird sehr stark davon abhängen, ob die Stoffzufuhr rasch gesteigert werden kann oder nicht, daraus läßt sich teilweise wohl auch die verschiedene Form der Kurven erklären.

Nimmt man z. B. eine unbedeckte *Phycomyces*-Kultur, so daß die trockene Luft auch direkt auf das Myzel einwirkt, so fällt das Wachstum sehr rasch und darauf etwas langsamer auf Null. Stellt man jetzt auf Feuchtigkeit um, so tritt keine rasche Zunahme ein, sondern eine ganz allmähliche parallel mit der allmählichen Erholung des Myzels.

Stellt man von trockener Luft auf feuchte und darauf wieder auf trockene um, so muß man eigentlich nach dem zweiten Male wieder die ursprüngliche Wachstumsintensität erhalten, was auch zutrifft (s. Tab. XIV). In einzelnen Fällen war sie aber geringer als die anfängliche, was auf teilweise Erschöpfung in feuchter Luft, die durch die große Wachstums- und Atmungsintensität bedingt wird, zurückzuführen ist. Die Nachwirkung wird man bei vielen Reizen hauptsächlich auf die veränderten Ernährungsbedingungen zurückführen können.

Wir hatten die Wachstumshemmung bei den abnormen Fällen durch eine antagonistisch wirkende Atmungssteigerung zu erklären versucht, damit wäre zugleich auch das Feuchtigkeitsoptimum für schwächliche Sporangienträger auf dieselbe Weise erklärt, wie es Blackman für das Temperaturoptimum ausgeführt hat.

Jedenfalls sind Ernährung, Wachstum und Atmung — drei so eng miteinander verbundene Prozesse, daß man nicht nur einen herausgreifen und die anderen unberücksichtigt lassen kann. Jede Pflanze ist ein organisches Ganzes, was bei den physiologischen Versuchen nicht vergessen werden darf.

Auf den vorhergehenden Seiten ist versucht worden, die hemmende oder fördernde Wirkung der Reize, die Wachstumschwankungen und das Auftreten eines Optimums für das Wachstum zu erklären. Wie wir bei der Besprechung der hydrotropischen Krümmungen sahen, stellen diese kein neues Problem vor. Die tropistischen Krümmungen — die auffallendste und bisher fast allein beachtete Reaktion der Pflanze auf einseitige Reize, kommen wenigstens bei *Phycomyces nitens* durch ungleiches Wachstum auf Vor- und Rückseite zustande und dieses wird wieder durch die Intensitätsunterschiede des Reizes bedingt. Je größer die Intensitätsunterschiede des Reizes sind, desto empfindlicher wird die Pflanze sein, daher sind auch die photo- und geotropischen Krümmungen die auffälligsten. Sind die Unterschiede zu gering, so wird wohl eine Wachstumsreaktion, aber keine Krümmung zustande kommen. Die Empfindlichkeit, wenn wir die Krümmungen als ihr Maß ansehen wollen, wird in erster Linie durch die Form der Wachstumskurve, d. h. durch die Abhängigkeit des Wachstums von der Reizgröße bedingt — sie wird die erste Abgeleitete dieser Kurve sein. Das Webersche Gesetz wird in allen Fällen Gültigkeit haben, wenn die Kurve mit zunehmender Reizintensität erst rasch, dann immer langsamer ansteigt resp. abfällt, d. h. einer logarithmischen Kurve mehr oder weniger gleichkommt. Es soll z. B. bei den phototropischen Krümmungen von *Phycomyces* gültig sein¹. Blaauw gibt nun auf Grund allerdings sehr unkonstanter Zahlen an, daß die Wachstumsvermehrung bei der Photowachstumsreaktion proportional mit der Kubikwurzel aus der zugeführten Energiemenge steigt — eine Kurve, die auf eine Verringerung der Empfindlichkeit mit der Reizgröße schließen läßt.

¹) Nach Massart — siehe Stark, »Das Webersche Gesetz in der Pflanzenphysiologie«. Zeitschr. f. allg. Physiol. 18. Heft 3—4. S. 388.

Eine Umstimmung kommt dadurch zustande, daß wir das Optimum überschreiten. Da dieses aber mit zunehmendem Alter oft bei immer niederen Reizwerten liegt, so verstehen wir, daß ältere Individuen den jüngeren entgegengesetzt reagieren können. Da die Krümmungen durch ungleiches Wachstum zustande kommen und Reizleitung fehlt, so treten sie nur in dem Falle ein, wenn der Sporangiumträger im Wachsen begriffen ist und wenn die Wachstumszone unmittelbar vom Reiz getroffen wird. Während der Bildung des Sporangiums tritt deshalb keinerlei Krümmung auf einseitige Reizung ein.

Es ist selbstverständlich, daß die Verhältnisse bei *Phycomyces* sich nicht prinzipiell von denen der höheren Pflanzen unterscheiden. Doch dürfen diese Ausführungen nicht ohne weiteres verallgemeinert werden. Bei höheren Pflanzen treten so viele Komplikationen dazu (wie Vielzelligkeit, Gewebedifferenzierungen, Turgorschwankungen, Reizleitungsvorgänge), daß wir oft auf den ersten Blick widersprechende Resultate erhalten können. Jeder Fall muß nach den neuen Gesichtspunkten einzeln untersucht werden, bevor man ein endgültiges Urteil fällen kann. Erwähnt sei nur, daß die Wachstumsschwankungen auch bei höheren Pflanzen eine allgemein verbreitete Erscheinung sind, und wahrscheinlich bei jedem plötzlichen Reiz auftreten.

Versuchsergebnisse.

1. Die von Blaauw aufgestellte Lichtwachstumsreaktion ist nicht für den Lichtreiz spezifisch. Auch bei plötzlicher Feuchtigkeitsänderung bekommt man bei *Phycomyces nitens* ähnliche Wachstumsschwankungen. Es ist anzunehmen, daß bei jedem plötzlichen Reiz die Pflanze nicht direkt ins neue Gleichgewicht übergeht, sondern daß eine Übergangsreaktion eingeschoben wird.

2. Wird das Wachstum durch den plötzlich einwirkenden Reiz gefördert, so bekommen wir eine Förderungskurve, d. h. die Kurve beginnt mit einem Maximum, wirkt der Reiz hemmend, so bekommen wir eine Hemmungskurve, d. h. sie beginnt mit einem Minimum. Die Hemmungskurven klingen viel rascher aus, als die Förderungskurven, meist bestehen sie nur aus einer Schwankung.

3. Die schwächlichen oder älteren Sporangienträger zeigen eine abnorme Reaktionsweise. Bei größerer Feuchtigkeit tritt plötzlich eine starke Hemmung ein, darauf zeigt die Kurve einen äußerst zackigen Verlauf mit vielen spitzen Maxima, und es kommt kein neues Gleichgewicht zustande.

4. Die abnorme Reaktionsweise läßt sich durch viele allmähliche Übergänge leicht von den Förderungskurven ableiten.

5. Sehen wir von der Übergangsreaktion ab, so steigt die Wachstumsintensität mit zunehmender Feuchtigkeit zuerst langsam, dann rascher an. Bei schwächlichen Sporangienträgern dagegen muß ein Optimum auftreten, da das Wachstum bei größerem Feuchtigkeitsgehalt gehemmt wird.

6. Die hydrotropische Empfindlichkeit von *Phycomyces* in einem bestimmten Gefälle ist je nach dem Feuchtigkeitsgehalt verschieden. Sie wird mit der Größe des Feuchtigkeitsdefizits geringer. Deutlich negativ hydrotropisch reagieren die Sporangienträger deshalb nur in der Nähe eines feuchten Schirmes.

7. Die Krümmungen sind nicht die alleinige Reaktion auf einseitige Feuchtigkeitseinwirkung. Es tritt gleichzeitig immer eine Wachstumsreaktion ein. Diese fehlt auch in den Fällen nicht, wenn überhaupt keine Krümmung auftritt.

8. Wir haben die Krümmungen als sekundäre Erscheinungen aufzufassen, die dadurch zustande kommen, daß bei einseitiger Reizeinwirkung Intensitätsunterschiede auf den entgegengesetzten Seiten vorhanden sind, was ein ungleiches Wachstum zur Folge hat.

9. Da die dem feuchten Schirm zugekehrte Seite rascher wachsen wird, so treten meist negative Krümmungen ein. In einzelnen Fällen, wenn die Feuchtigkeit das Wachstum hemmt, werden die Krümmungen positiv sein.

10. Es wurde versucht, die Wachstumsschwankungen und die abnormen Fälle durch die zwischen Wachstum, Atmung und Stoffzufuhr bestehenden Beziehungen zu erklären.

Heidelberg, Botanisches Institut.

Literaturnachweis.

1. Blaauw, Licht und Wachstum I. Zeitschr. f. Bot. 1914. **6**. Heft 8.
2. —, Licht und Wachstum II. Ebenda. 1915. **7**. Heft 8.
3. —, Licht und Wachstum III. • XV. Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool. 1918.
4. Blackman, Optima and limiting factors. Ann. of Bot. 1905. **19**. No. 74.
5. —, Address to the Botanical Section. British Assoc. f. the Advance of Science. 1918.
6. Bonnier et Mangin, Recherches sur la respiration et la transpiration des vegetaux.
7. Burgeff, Unters. über Variab., Sexual. und Erblichk. bei *Phycomyces nitens* I. Flora. 1914. **7**.
8. —, Unters. über Variab., Sexual. und Erblichk. bei *Phycomyces nitens* II. Ebenda. 1915. **8**.
9. Dietz, Beiträge zur Kenntnis der Substratrichtung der Pflanzen.
10. Elfving, Über die physiologische Fernwirkung einiger Körper. Helsingfors. 1890.
11. —, Zur Kenntnis der pflanzlichen Irritabilität. Öfvers. af Finska Vet. Soc. Förh. **36**.
12. —, *Phycomyces* und die sogenannte physiologische Fernwirkung. Ebenda. **59**. Nr. 18.
13. Errera, Die große Wachstumsperiode bei den Fruchttägern von *Phycomyces*. Bot. Zeitg. 1884.
14. Grafe, Gedanken zur chemischen und physikalischen Analyse der Reizerscheinungen. Verh. der k. k. zool.-bot. Ges. in Wien. 1919.
15. Graser, Marie, Untersuchungen über das Wachstum und die Reizbarkeit der Sporangienträger von *Phycomyces nitens*. Dissertation. Würzburg. 1919.
16. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena. 1913.
17. —, Über die Reaktionsgeschwindigkeit im Organismus. Biol. Centralbl. 1906. Nr. 8.
18. Kanitz, Arbeiten über die R-G-T-Regel bei Lebensvorgängen. Biol. Centralbl. 1907. Nr. 44.
19. —, Weitere Beiträge zur Abhängigkeit der Lebensvorgänge von der Temperatur. Zeitschr. f. physik. Chemie. **70**.
20. Kolkwitz, Über den Einfluß des Lichts auf die Atmung der niederen Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot. **33**. Heft 1.
21. —, Über die Atmung der Gerstenkörner. Blätter für Gersten-, Hopfen- und Kartoffelbau. November 1901.
22. Kosinski, Die Atmung bei Hungerzuständen. Jahrb. f. wiss. Bot. **37**. Heft 1.
23. Kuijper, Über den Einfluß der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. Extr. du Rec. d. Tr. bot. Néerlandais. 1910. **7**.
24. Löwshin, Zur Frage über den Einfluß des Lichtes auf die Atmung der niederen Pilze. Beihefte z. Bot. Centralbl. 1907. **1**.
25. Noll, Über die Mechanik der Krümmungsbewegungen. Flora. 1895. Ergänzungsband.
26. —, Beitrag zur Kenntnis der physikal. Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zugrunde liegen. Arb. aus d. bot. Inst. Würzburg. **3**.
27. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Leipzig. 1897.
28. —, Studien zur Energetik der Pflanze. 1892.
29. Reinke, Untersuchungen über das Wachstum. Bot. Zeit. 1876.

30. Sierp, Untersuchungen über die durch Licht und Dunkelheit hervorgerufenen Wachstumsreaktionen usw. Zeitschr. f. Bot. 1921. Heft 3.
31. Smith, The application of the Theory of Limiting Factors to Growth Measurements. Ann. of the Royal Bot. Gardens, Peradeniya. 1906.
32. Steyer, Reizkrümmungen bei *Phycomyces nitens*. Dissertation. Leipzig. 1901.
33. Schwendner und Krabbe, Über die Beziehungen zwischen dem Maß der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe. Jahrb. f. wiss. Bot. 1893.
34. Vogt, Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. 1915. Heft 4.
35. Wortmann, Ein Beitrag zur Biologie der Mucorineen. Bot. Zeitg. 1881.
36. —, Über den Einfluß der strahlenden Wärme auf wachsende Pflanzenteile. Ebenda. 1883.
37. —, Zur Kenntnis der Reizbewegungen. Ebenda. 1887.
38. —, Beiträge zur Physiologie des Wachstums. Ebenda. 1889.
39. —, Einige weitere Versuche über die Reizbewegungen vielzelliger Organe. Ber. d. d. bot. Ges. 1887.

Neue Literatur.

Allgemeines.

Reinke, J., Biologische Gesetze in ihren Beziehungen zur allgemeinen Gesetzmäßigkeit der Natur. Verl. A. Barth, Leipzig. 1921. 30 S.

Zelle.

Mol, W. E. de, s. unter Fortpflanzung und Vererbung.

Mottier, D. M., On certain plastids, with special reference to the protein bodies of *Zea*, *Ricinus*, and *Conopholis*. (Ann. of Bot. 1921. **35**, 349—365.)

Gewebe.

Barbaini, M., s. unter Physiologie.

Hunziker, J., Beiträge zur Anatomie von *Rafflesia Patma* Bl. Diss. Zürich. 1920. 77 S.

Morphologie.

Schüepp, O., Zur Theorie der Blattstellung. (Ber. d. d. bot. Ges. 1921. **39**, 249—257.)

Physiologie.

Barbaini, M., Ricerche anatomo-fisiologiche sulle foglie delle »*Tillandsia*«. (Istituto Botan. della R. Università di Pavia [Labor. crittogamico]. 1921. Milano. 13 S.)

Beckmann, E., und **Liesche, O.**, Physikalisch-chemische Charakterisierung des Lignins aus Winterroggenstroh. (Biochem. Zeitschr. 1921. **120**, 293—310.)

Boresch, K., s. unter Cyanophyceen.

Boyle, C., Studies in the physiology of parasitism. VI. Infection by *Sclerotinia Libertiana*. (Ann. of Bot. 1921. **35**, 337—349.)

Fischer, H., s. unter Bakterien.

- Gaarder, T., und Hagem, O., Salpetersyredannelse i udyrket soord. (Medd. fra Vestlandets forstl. Forsøksstation. 1921. 2. 172 S.)
 —, —, s. unter Bakterien.
- Henrici, M., Influence de la conductibilité de l'air sur la photosynthèse (note préliminaire). (Arch. d. scienc. phys. et natur. 1921. 126, 276—286.)
- Kahho, H., Zur Kenntnis der Neutralsalzwirkungen auf das Pflanzenplasma. II. (Biochem. Zeitschr. 1921. 120, 125—142.)
- Iwanoff, N. N., Über die Verwandlung stickstoffhaltiger Substanzen bei den Endphasen der Hefenautolyse. Über Eiweißspaltung in Hefen während der Gärung. Über den Einfluß der Gärungsprodukte auf den Zerfall der Eiweißstoffe in den Hefen. (Ebenda 1—24, 25—61, 62—80.)
- Kumagawa, H., Über die Einwirkung von Salzen auf die Entfärbung des Methylenblaus durch verschiedene Hefesorten. (Ebenda. 150—163.)
- Loeb, J., Donnan equilibrium and the physical properties of proteins. IV. Viscosity. — continued. (Journ. Gen. Phys. 1921. 4, 73—96.)
 —, The reciprocal relation between the osmotic pressure and the viscosity of gelatin solutions. (Ebenda. 97—112.)
- Montemartini, L., Effetti della senilità delle piante. (Istituto Botan. dell'Università di Pavia [Labor. crittogamico]. 1921. 133—135.)
- Némec, A., und František, D., Versuche über Vorkommen und Wirkung der Saccharophosphatase im Pflanzenorganismus. (Biochem. Zeitschr. 1921. 119, 73—80.)
- Osterhout, W. J. V., Conductivity and permeability. (Journ. Gen. Phys. 1921. 4, 1—11.)
- Petry, E., Zur Kenntnis der Bedingungen der biologischen Wirkung der Röntgenstrahlen. I. (Biochem. Zeitschr. 1921. 119, 23—44.)
- Schenker, R., Zur Kenntnis der Lipase in *Aspergillus niger*. (Ebenda. 120, 164—196.)
- Somogyi, R., Wirkung von Säuren auf die Hefegärung. (Ebenda. 100—102.)
- Warburg, O., Physikalische Chemie der Zellatmung. (Ebenda. 119, 134—166.)

Fortpflanzung und Vererbung.

- Correns, C., Die ersten zwanzig Jahre Mendelscher Vererbungslehre. (Festschr. d. Kaiser Wilh. Gesellsch. z. Förder. d. Wiss. z. ihrem 10jähr. Jubiläum. Berlin. 1921. 42—49.)
- Dürken, B., und Salfeld, H., Die Phylogenese. Fragestellungen zu ihrer exakten Erforschung. (Abh. z. theoretischen Biologie v. Schaxel. Berlin. 1921. 59 S.)
- Haecker, V., Allgemeine Vererbungslehre. 3. Aufl. Verlag Vieweg & Sohn, Braunschweig. 1921. 444 S.
- Mol, W. E. de, De l'existence de variétés hétéroplôides de l'*Hyacinthus orientalis* L. dans les cultures hollandaises. Diss. Zürich. 1921. 100 S.
- Prell, H., Das Problem der Unfruchtbarkeit. (Naturw. Wochenschr. 1921. N. F. 20, 440—445.)
- Renner, O., Das Rotnervenmerkmal der *Önotheren*. (Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 264—270.)
 —, Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den *Önotheren*. (Zeitschr. f. Bot. 1921. 13, 609—637.)

Ökologie.

- Barbaini, M., s. unter Physiologie.

Algen.

- Pascher, A., Über die Übereinstimmungen zwischen den Diatomeen, Heterokonten und Chrysomonadinen. (Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 236—248.)

- Weber van Bosse, A.**, Liste des algues du Siboga. II. Rhodophyceae. I. partie. Protofloridae, Nemalionales, Cryptonemiales. (Siboga-Expeditie. 1921. 59 b, 185—310.)

Cyanophyceen.

- Boresch, K.**, Die wasserlöslichen Farbstoffe der Schizophyceen. (Biochem. Zeitschr. 1921. 119, 167—214.)

Bakterien.

- Beccard, E.**, Beiträge zur Kenntnis der Sauerteiggärung. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1921. 54, 465—471.)
Fischer, H., Über die Einwirkung saurer Humusstoffe auf die biologischen Vorgänge im Boden und im Wasser. (Ebenda. 481—486.)
Gaarder, T., und **Hagem, O.**, Versuche über Nitrifikation und Wasserstoffionenkonzentration. (Bergens Museums Aarbok. 1919—1920. Naturv. Raekke Nr. 6. 30 S.)
Löhnis, F., Ergebnisse amerikanischer, britischer und französischer Arbeiten auf dem Gebiete der landwirtschaftlichen Bakteriologie aus den Jahren 1915—1920. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1921. 54, 273—307.)

Pilze.

- Boyle, C.**, s. unter Physiologie.
Dastur, J. F., Cytology of *Tilletia Triticici*. (Ann. of Bot. 1921. 35, 399—408.)
Fischer, Ed., Zur Kenntnis von *Graphiola* und *Farysia*. (Ann. Mycologici. 1920. 18, 188—197.)
Iwanoff, N. N., s. unter Physiologie.
Pollacci, G., Miceti del corpo umano e degli animali. (Istituto Botan. R. Univ. di Pavia e Labor. crittogamico Italiano. Milano. 1921.)
Schenker, R., s. unter Physiologie.
Will, H., Einige Mitteilungen über die Beeinflussung des Sporenbildungsvermögens durch das Auftragen der Hefe auf den trockenen Gipsblock. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. 1921. 54, 471—481.)
Zillig, H., Unsere heutigen Kenntnisse von der Verbreitung des Antherenbrandes (*Ustilago violacea* [Pers.] Fuchs). Nachträge und Berichtigungen. (Ann. Mycolog. 1921. 19. Nr. 1. 1½ S.)

Flechten.

- Zahlbruckner, O.**, Catalogus lichenum universalis. Verl. Gebr. Borntraeger. 1921. 1. Bogen 1—10, 11—20. S. 1—160, 161—320.

Personalsnachricht.

In Halle hat sich Dr. Günther Schmid, Assistent am botanischen Institut, für Botanik habilitiert.

Druckfehlerberichtigung.

In der Arbeit von E. Lehmann, Über die pentasepalen Zwischenrassen usw. (Zeitschr. f. Bot., 1921, 13, 496) muß es in Tabelle 10 statt $M = 9,2$ heißen: $M = 92,2$.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Lehmann Ernst

Artikel/Article: [Über die Vererbungsweise der pentasepalen Zwischenrassen von Veronica Tournefortii. 481-511](#)