

Über Ruheorgane bei einigen Wasserpflanzen und Lebermoosen.

Von **Margarete Ringel-Suessenguth.**

Mit 1 Abbildung im Text.

I. Teil.

Die vorliegenden Untersuchungen knüpfen an einige Beobachtungen Goebels, der darüber in den „Pflanzenbiologischen Schilderungen“ II (S. 359 ff.) und im II. Teil der Organographie (S. 660—62) berichtet und an die Lützelburgs, in dessen „Beiträgen zur Kenntnis der Utrikularien“ (Flora 1909).

Über die Ruheperiode der Holzgewächse und Kräuter liegen eine ganze Reihe von Arbeiten vor. Sie sind größtenteils im Anschluß an die Forschungen Johannsens über das Frühlreibverfahren entstanden.

Dagegen war bis jetzt wenig bekannt über die Ruheperiode unserer Wasserpflanzen und der Lebermoose, und zwar sowohl hinsichtlich der Organe, mittels deren diese Pflanzen Ruheperioden überdauern, als auch der Lebensverhältnisse und physiologischen Faktoren, die den Eintritt dieser Ruhe als eines stationären Zustandes bedingen und dann seine Aufhebung herbeiführen.

Alle Untersuchungen, die sich überhaupt mit der Frage nach der Ruhe der Organismen befassen, gehen darauf hinaus, zu prüfen, ob wir darin etwas im Organismus der Pflanzen fest gegründetes vor uns haben, oder aber ob die Ruhe nur durch äußere ungünstige Lebensbedingungen hervorgerufen wird, ob also die Ruhe autonom oder aitiom ist.

Schimper und neuerdings Volkens und Simon hatten beobachtet, daß tropische Bäume in einem gleichmäßig warmen und feuchten Klima periodisch wachsen und ruhen. Sie sahen in dieser Unabhängigkeit von Temperatur und Luftfeuchtigkeit einen Beweis dafür, daß die Ruhe nur auf erblichen inneren Ursachen beruht. Im Gegensatz dazu zeigte Klebs 1911, daß diese Periodizität geändert werden kann.

Nach seiner Anschauung haben wir in der normal eintretenden Ruhe nicht den Ausdruck ererbter innerer Eigenschaften vor uns, sondern wir müssen darin den mittelbaren oder unmittelbaren Einfluß der Außenwelt erkennen.

Unabhängig von Klebs ist auch Lakon zum gleichen Ergebnis gekommen, während Kniep den angeführten Versuchen keine Beweiskraft zumißt, da die angewandten Mittel kein dauerndes Gedeihen der Pflanze gestatten, also nicht entscheidend sein können. Er sieht darin pathologische Erscheinungen und hält weiter an der autonomen Periodizität fest.

In den „Pflanzenbiologischen Schilderungen II,“ gibt Goebel an, daß es möglich sei, auch im Sommer jederzeit bei *Myriophyllum verticillatum* die Bildung von Winterknospen herbeizuführen. Turionen, die er im Herbst gesammelt hatte, trieben im warmen Zimmer im Januar aus und wuchsen dann in destilliertem Wasser weiter. Im April traten bereits neue Winterknospen auf. Ähnliche Resultate erhielt auch Wagner für die gleiche Pflanze.

Zunächst fragt es sich nun, wie der Versuch verläuft, wenn wir nicht von Winterknospen, sondern von kräftigen Pflanzen ausgehen, und ob die Pflanze da ebenso schnell mit der Bildung von Winterknospen reagiert, oder wenn wir die Frage nach dem physiologischen Kausalzusammenhang stellen, macht sich der Überschuß an Assimilaten gegenüber den nur in geringer Menge vorhandenen Aschenbestandteilen, der nach Goebel die Veranlassung zur Bildung der Winterknospen ist, auch unter diesen Umständen so bald fühlbar?

Das Versuchsmaterial war im Mai gesammelt. Die Pflanzen waren kräftig entwickelt, ca. 20—40 cm lang. Zunächst wurde versucht, sie auf gut durchfeuchtetem Torf unter einer Glasglocke als Landform zu kultivieren. Sie blieben frisch, wuchsen aber nur sehr wenig weiter und bildeten keine neuen Wurzeln. Als nach 6 Wochen, Anfang Juli, der Versuch abgebrochen wurde, hatten sich an jeder Versuchspflanze ein bis mehrere, teils end-, teils seitenständige Ruheknospen ausgebildet, die alle kaum mehr als 1 cm lang waren. Bei Versenken in Wasser konnten sie nicht sofort zum Austreiben und Weiterwachsen veranlaßt werden; vielmehr bildete die noch gesunde Mutterpflanze nach einiger Zeit neue Seitenzweige aus, die dann zunächst im Wachstum gefördert wurden. Leider wurden dann die ansitzenden Ruheknospen in ihrer Entwicklung nicht weiter beobachtet.

Eine andere Versuchsreihe wurde teils in Regenwasser, teils in destillierten Wasser angesetzt. Gut gereinigter Quarzsand diente zur

Befestigung der Wurzeln, während im andern Fall die Wurzeln abgeschnitten wurden.

Es trat bald die Bildung von Adventivwurzeln auf. Nährsalze hatten die Pflanzen in keinem Fall zur Verfügung. Trotzdem sie den ganzen Sommer in gutem Licht standen, zeigten sie keinen rechten Zuwachs, sahen kümmerlich und krank aus, bildeten aber weder den Hauptvegetationspunkt noch Seitensprosse zu Winterknospen um. Auch als in ein Kulturgefäß zweimal wöchentlich CO_2 eingeleitet wurde, fand keine Winterknospenbildung statt; das trat vielmehr erst Ende September ein, in zwei Fällen sogar erst im Oktober, als sowohl im Freien als auch in mit Nährlösung beschickten Kontrollversuchen deutlich Turionen ausgebildet waren.

Daß doch eine Salzaufnahme von wasserlöslichen Teilchen des Glases stattgefunden hat, ist mir nicht wahrscheinlich. Die Gläser hatten schon öfter zu Wasserkulturen gedient. Außerdem war es, wenn die Pflanzen in destilliertem Wasser aus Turionen herangezogen waren, auch zu einer baldigen Neuausbildung der Ruheorgane gekommen, wie in den Goebelschen Versuchen.

Zwei von den oben erwähnten Kulturen blieben dann den ganzen Winter über in einem an die Nordseite des Institutsgebäudes angebauten Kulturhaus („Nordhaus“) stehen. Sie bekamen nur morgens kurze Zeit Sonne. Die Turionen, die sich aus dem Vegetationspunkt gebildet hatten — seitenständige waren nicht aufgetreten — lösten sich nicht von den Mutterpflanzen. Sie trieben erst Ende März aus, hatten sehr fein zerteiltes, lichtgrünes Laub und kurze Internodien. Mitte Mai war das größte Pflänzchen erst 9 cm lang, das kleinste nicht ganz 7 cm. Ein erneutes Übergehen in den Ruhezustand war bis Ende Mai nicht zu beobachten.

Die geschilderten Versuche zeigen, daß eine Bildung von Turionen schon im Juni herbeizuführen ist (Torfkultur). Bei Wasserkultur, ohne Nährsalzzusatz traten die Winterknospen nur auf, wenn von Turionen, aber nicht, wenn von kräftigen Pflanzen ausgegangen wurde. Nicht Nährsalzmangel allein entscheidet also über das Auftreten der Hemmung, sondern auch die herabgesetzte Wasserzufuhr.

Ein im allgemeinen reaktionsfähigeres Material lag im *Utricularia vulgaris* vor. Hinderlich in der Kultur war die starke Bakterienflora, die sich sehr leicht in mit Utrikularien beschickten Aquarien auf den schleimigen Ausscheidungen der Pflanze ansiedelte.

Die Utrikularien reagieren auf Nährsalzmangel bei weitem leichter als *Myriophyllum* und auch hier wieder am leichtesten, wenn von einer Winterknospe ausgegangen wird, nicht von einer ganzen Pflanze.

Lützelburg zog auf ausgewaschenem feuchten Sand aus Turionen Pflänzchen heran, die er nach 17 Tagen für 5 Tage in Nährlösung brachte, damit sie sich kräftigen konnten, um sie dann von neuem auf feuchten Sand zu legen. Nach 27 Tagen hatten sich bei diesen Versuchen Turionen gebildet.

Ging ich bei meinen Versuchen von Winterknospen aus, so war die Neubildung ohne Zwischenschaltung einer Periode besserer Ernährung nach 19 Tagen, vom Tage des Austreibens an gerechnet, erfolgt. Ging ich aber von ca. 15 cm langen Pflanzen aus, die ich wie bei der *Myriophyllum*-kultur auf Torf legte, so starben die Pflanzen sehr bald von hinten her ab, hatten aber schon nach 12 Tagen Turionen gebildet, die, wie Lützelburg schon bemerkt, schwächer behaart waren wie die normal ausgebildeten. Nach 3 Wochen war die Mutterpflanze ganz abgestorben, und es waren nur noch die kugeligen Knospen übrig, die 14 Tage (bis 15. Juli) in einer feuchten Kammer aufbewahrt wurden. In Sachs'sche Nährlösung gebracht, spreizten sich die ersten Blätter schon nach 5 Tagen und die Knospen trieben sehr schnell aus. Auf diese Weise ließen sich während der ganzen Vegetationsperiode Knospen heranziehen, die meist in Mehrzahl, bis zu 11 an einer Pflanze, auftraten, aber nur den geringen Durchmesser von 1—2½ mm aufwiesen, während kräftige Pflanzen Turionen mit 1—2 cm Durchmesser ausbilden.

Wurden kräftige Pflanzen in destilliertes Wasser gebracht, so erfolgte Turionenbildung erst nach 7—8 Wochen. Daß Nahrungsmangel vorzeitige Ausbildung von Ruheknospen bewirkt, geht auch daraus hervor, daß ungefütterte Utrikularien Büsgens (vgl. Goebel 1893 S. 206) unter Absterben von hinten her schon Mitte August Winterknospen bildeten. In den vorher beschriebenen Fällen hatte aber die herabgeminderte Wasserzufuhr wie bei den Torfkulturen von *Myriophyllum* die Bildung von Winterknospen beschleunigt. Leider wurde aber versäumt nachzuprüfen, ob und wann bei Fütterung der Blasen aber ungenügender Wasserzufuhr, durch Kultur auf feuchtem Torf oder Sand, Bildung der Ruheorgane eintrat. Es wäre dann vielleicht leichter möglich zu entscheiden, ob dem Nährsalz- oder Wassermangel bei *Utricularia* eine größere Bedeutung zuzuschreiben wäre.

Während also Kulturen bei Nährsalzentzug und verminderter Wasserzufuhr dieselben Resultate brachten, wie diejenigen Lützelburgs,

führte der Lichtentzug zu wesentlich anderen Ergebnissen. Eine Dunkelkultur führte bei meinen Pflanzen nicht wie bei denen Lützelburgs nach 7 Tagen ein sicheres Absterben ohne vorherige Knospenbildung herbei. Ich setzte die Versuchspflanzen zunächst täglich eine Stunde lang diffusem Tageslicht aus und ließ die Kulturen die übrige Zeit im Dunkelraum bei einer Temperatur von 15°. Die Pflänzchen wuchsen kümmerlich weiter, bildeten aber erst nach neunwöchentlicher Kultur Winterknospen. Von den am 23. Juli dauernd ins Dunkle gestellten Pflanzen waren am 14. August noch alle am Leben — sie hatten also den Lichtentzug mehr als dreimal so lange ausgehalten als die Pflanzen Lützelburgs — starben aber vom Ende her langsam ab und zeigten die Anfänge einer Winterknospenbildung, die am 20. August, wo die Versuche abgebrochen wurden, beendet schien.

Unter günstigen Ernährungs- und Temperaturverhältnissen ans Licht gestellt, trieben diese Knospen sofort wieder aus, während ihnen im Dunkeln, auch bei Kultur in Nährlösung, eine längere Ruheperiode aufgezwungen werden konnte, die sich allein durch Lichtzufuhr schon nach wenigen Tagen aufheben ließ. — Es hatten also Nährsalzmangel, Lichtmangel und herabgesetzte Wasserzufuhr im Sommer die Bildung der Ruheorgane herbeiführen können.

Ähnliche Ergebnisse wie die Kulturen mit *Utricularia* hatten auch diejenigen mit *Myriophyllum* geliefert, nur daß hier nicht immer ein sofortiges Austreiben herbeizuführen war.

Als die Kulturen aus dem Dunkelraum genommen wurden, waren Blätter und Achse der Turionen dicht mit Stärke angefüllt.

Bei anderen Dunkelkulturen ging ich von 5 cm langen Teilstücken aus. Hier traten schon nach einer Woche blattachselständige Winterknospen auf, die aber, schon wenn sie nur 8 Tage länger im Dunkelraum verweilt hatten, durch bloße Lichtzufuhr nicht mehr zu so schnellem Austreiben veranlaßt werden konnten. In den meisten Fällen trat dann eine 3 wöchentliche Ruheperiode ein. Das entspricht der Angabe Goebels, wonach künstlich herangezogene Knospen erst „nach einer langen Ruhezeit“ austreiben sollen.

Wie ich auch an späteren Versuchen feststellen konnte, begünstigt offenbar der Zusammenhang der Winterknospe mit ihrer noch kräftigen Mutterpflanze das Austreiben gegenüber denen, die an einem Teilstück gebildet wurden. Möglicherweise bleiben Nährstoffe in der alten Pflanze, die nicht in die Knospe abtransportiert werden, aber später die Keimung zu begünstigen vermögen.

Die meisten mit *Hydrocharis morsus ranae* angestellten Versuche lieferten leider keine brauchbaren Resultate. Die Pflanzen waren in den Bassins und im Teich des botanischen Gartens und in den Gewässern der Umgegend nicht kultivierbar. Schuld daran, daß sie auch in destilliertem Wasser und Nährlösungen so schlecht weiter zu bringen waren, mag sein, daß die zu den Kulturen verwandten Glaswannen nicht groß genug waren und zu stark erwärmt wurden. Jedenfalls bildeten sie unter Verlust ihrer Blätter Ausläufer mit den meist sofort wieder austreibenden Knospen, durch die sie sich an ihnen zusagenden Standorten so überaus rasch vermehren. Aber nie wurden typische Winterknospen gebildet, die die Lamina ihrer äußersten Blätter gar nicht mehr richtig entwickeln und scharf gegen die Ausläuferachse zurückgebogen erscheinen (vgl. Glück II, Tafel VI, Fig. 74—76; Schenck, Biologie der Wassergewächse, Tafel VI, Fig. 6—8), während sämtliche Blätter der Sommerknospen als Schwimmblätter angelegt werden und die ganze Knospe eine Verlängerung der Achse bildet.

Die Sommerknospen waren aber immer in eine erzwungene Ruhe überzuführen, wenn sie rechtzeitig abgeschnitten wurden und in einer feuchten Kammer hell oder dunkel aufbewahrt wurden. So stand eine Anzahl von Knospen, die im Juli abgelöst wurden, bei günstigen Licht- und Temperaturverhältnissen bis zum Oktober, ehe sie wieder austrieben. Die Nahrungszufuhr war während dieser Zeit jedenfalls minimal, zumal keine Wurzelhaare gebildet wurden. Im August losgelöste Knospen, die bei schwachem Licht den Winter über gehalten wurden, trieben sogar erst aus, als Ende Februar helles, sonniges Wetter eintrat, die letzten sogar erst Mitte März. Wurden die Knospen aber vom Medium umspült, so konnte man bei letzteren schon im Januar ein Austreiben herbeiführen.

Die Pflanzen, die aus Winterknospen gezogen wurden und bald nach dem Austreiben in den Dunkelraum kamen, entwickelten ihre hier gebildeten Ausläuferknospen nicht weiter, sondern verharrten im Zustand der Ruhe. So konnten Pflanzen, die Ende November getrieben hatten und dann in Knop'scher Nährlösung ins Dunkle kamen, die Ausläufer, die sie gebildet hatten, lange Zeit in der hier sicher durch Lichtmangel erzwungenen Ruhe erhalten. Zwei von den Knospen, die in den ersten Maitagen noch nicht trieben, wurden abgeschnitten und ins Licht gestellt. Sie keimten schon nach 3 Tagen. Der Wundreiz hatte nicht das Austreiben bewirkt, denn zwei andere Knospen, die gleichfalls abgeschnitten, aber im Dunkelraum gelassen wurden, verharrten noch am 19. Juni in Ruhe.

Analog den Torfkulturen von *Myriophyllum* und *Utricularia* wurde die Kultur bei herabgeminderter Wasserzufuhr versucht. Ich pflanzte kräftige Exemplare von *Hydrocharis* in gut gereinigten Sand, den ich in einer Kultur mit Nährlösung, in einer anderen mit destilliertem Wasser feucht hielt. An den hier sehr kurzen Ausläufern wurden nach 14 Tagen Knospen gebildet, die erst austrieben, wenn sie wieder vom Wasser umspült wurden. — Ich möchte an dieser Stelle gleich erwähnen, daß auch die an Landformen von *Myriophyllum* gebildeten Turionen erst bei Überführung in Wasser zum Treiben gebracht werden können, sonst waren alle von mir versuchten Treibmittel wirkungslos. Dieser Vorgang konnte noch um einige Tage beschleunigt werden, wenn die Wurzeln vor dem Einsetzen in Erde entfernt wurden, während letzteres bei den Wasserkulturen keinen wesentlichen Einfluß hatte.

Ich kann hier zusammenfassend sagen, daß *Hydrocharis morsus ranae* nicht zur Ausbildung typischer Ruheorgane zu veranlassen war, daß aber die Sommerknospen, die sonst sofort weiter wachsen, in eine erzwungene Ruhe übergeführt werden konnten, und zwar durch Lichtentzug und Herabminderung der Wasserzufuhr. Eine Reaktion auf Nährsalzentzug bei Lichtzufuhr war nicht festzustellen. Das mag aber daran liegen, daß die Pflanzen nicht lange genug am Leben gehalten werden konnten, denn *Myriophyllum* und *Utricularia* reagierten ja auch erst nach längerer Zeit.

Um die Wirkung niedriger Temperatur zu prüfen, wurden Anfang Juli die Kulturgefäße mit den verschiedensten Lösungen beschickt und bei guter Beleuchtung dauernd auf 13—14° C abgekühlt, während vorher die Temperatur oft über 20° betragen hatte. Die Kulturgefäße enthielten Lösungen von $MgSO_4$, KH_2PO_4 , KNO_3 , KCl, Nährlösungen nach Knop und Sachs, abgekochtes Regenwasser und Leitungswasser. Schon nach 3 Wochen waren bei *Utricularia vulgaris* sämtliche Hauptvegetationspunkte zu kräftigen Winterknospen umgewandelt und wenige Tage später hatten sich auch in Blattachsen noch einzelne Turionen gebildet. Ein Unterschied in der Bildungsdauer bei Pflanzen in den verschiedenen Lösungen konnte nicht festgestellt werden. Der Mangel einzelner oder aller Salze hatte sich in der kurzen Zeit noch nicht bemerkbar machen können. — Alle bisher für *Utricularia vulgaris* angegebenen Versuche wurden auch mit *Utricularia flexuosa* unternommen, ohne daß es jemals zur Bildung einer Winterknospe gekommen wäre. Diese tropische Art scheint die Fähigkeit zur Knospenbildung ebensowenig zu besitzen wie *Hottonia palustris*, für die Schenck (Biologie der Wassergewächse) seinerzeit die Bildung von Hibernakeln angab. Weder Wasser-

noch Landform vermögen Turionen auszubilden, wie mir die verschiedensten Kulturversuche zeigten. Die Landform wuchs sogar, ohne einen Wachstumsstillstand zu zeigen, im hellen Gewächshaus üppig weiter, und die Wasserform hatte Glück den ganzen Winter im Freien beobachtet und festgestellt, daß nie die geringste Anlage einer Knospenbildung entsteht. — Die auf $13-14^{\circ}$ abgekühlten Kulturgefäße, in denen die Winterknospenbildung bei *Utricularia vulgaris* eingetreten war, enthielten auch gleichzeitig Versuchspflanzen von *Myriophyllum verticillatum*. Auch diese bildeten meist zwei bis drei sowohl end- als seitenständige Turionen. An bewurzelten Exemplaren in Knopscher und Sachscher Nährlösung waren sie in der Entwicklung um wenige Tage gegenüber den unbewurzelten und sämtlichen in den anderen Lösungen gehaltenen zurück. Dieser Ausschlag scheint durch die verminderte Nahrungszufuhr bedingt zu sein. Nicht der Mangel oder das Vorhandensein eines bestimmten Salzes beschleunigt den Eintritt der Ruhe oder schiebt ihn hinaus, sondern alle scheinen in gleicher Weise zusammenzuwirken.

Eine noch schnellere Bildung von Winterknospen infolge niedriger Temperatur an Pflanzen, die zuvor verhältnismäßig warm kultiviert wurden, konnte erzielt werden, wenn sie in einem Gebirgswasser bei einer Temperatur von $9\frac{1}{2}^{\circ}$ standen. Hier hatten sich bereits nach 14 Tagen an den Vegetationspunkten Winterknospen gebildet. Die Reaktion gegenüber den nur auf 14° abgekühlten, die bei etwas günstigerem Licht gestanden hatten und nach 4 Wochen ihre Turionen bildeten, trat also in der halben Zeit ein. Das wäre von den Fällen, in denen von einer gut ernährten ganzen Pflanze ausgegangen wurde, derjenige, in dem die Turionenbildung am schnellsten eintrat. Eine schnellere Bildung war nur dann zu erzielen, wenn Teilstücke in Dunkelkultur gehalten wurden, wie weiter oben schon ausgeführt wurde. Daraus geht deutlich hervor, einen wie wichtigen Anteil die niedere Temperatur an der Bildung typischer Winterknospen hat¹⁾. — Während an den meisten mir bekannten Standorten *Myriophyllum verticillatum* Anfang September noch keine Anlage einer Winterknospenbildung zeigte, wenn die Pflanzen in 60—70 cm Tiefe standen und der Boden des Gewässers üppige Vegetation trug, konnten die ersten Anfänge dazu an sämtlichen Exemplaren gefunden werden, die am 2. Sept. 1919 in seichten Tümpeln im Dachauer Moor gesammelt wurden. Als einzige

1) Wahrscheinlich spielt hier auch die verminderte Nahrungszufuhr gleichzeitig eine Rolle, denn es steht fest, daß bei Herabsetzung der Temperatur auch die Nahrungsaufnahme eine wesentlich verminderte ist.

Vertreter höherer Pflanzen standen die Myriophyllen hier in einer Tiefe von 25—30 cm. Der Wasserspiegel war seit dem Sommer um 30 cm gefallen. Die vorhergehenden Wochen hatten bei hoher Tagestemperatur schon empfindlich kühle Nächte gebracht, und in dem seichten Tümpel waren die Pflanzen starken Temperaturschwankungen ausgesetzt. Das mochte die Ursache gewesen sein, die die Bildung so beschleunigt hatte. Daß nämlich gerade starke Temperaturschwankungen den Eintritt der Ruhe zu beschleunigen vermögen, geht aus einem Versuch im Februar hervor. Utrikularien, die im warmen Gewächshaus bei guter Ernährung kräftig entwickelt waren, wurden den Tag über bei einer Temperatur von durchschnittlich 25° kultiviert und standen nachts im Freien, wo die Temperatur oft unter 10° sank. Die Folge davon war, daß nach 18 Tagen eine Turionenbildung eintrat. Jedenfalls war das 5 Wochen später bei Freising gesammelte und das mir 7 Wochen später von Herrn Professor Glück in liebenswürdiger Weise übersandte Material — es stammte aus alten Torfstichen zwischen Hohenheim und dem Insultheimer Hof auf der Rheinebene — kaum so weit in der Entwicklung der Ruheknospen.

Der Unterschied von 5 Wochen, um den die Ruheperiode im Dachauer Tümpel früher eintrat, ist um so merkwürdiger, da ja der Standort von dem Freisinger nicht so weit entfernt ist, während der spätere Eintritt der Ruheperiode in der Rheinebene durch das dort herrschende milde Klima leicht verständlich erscheint. Denselben auffallenden Unterschied hatte übrigens auch *Utricularia* gezeigt. Das im Moor von Kirchseeon bei Rosenheim gesammelte Material zeigte im Oktober schon eine viel festere Ruhe als das aus Heidelberg gesandte, so daß dabei eine bloße Temperaturerhöhung kein sofortiges Austreiben mehr zur Folge hatte. Der Unterschied zwischen dem beiderlei Material trat auch schon äußerlich deutlich hervor. Zwar hatten sich die Turionen schon von den Mutterpflanzen gelöst und schwammen frei an der Oberfläche, doch erschienen die Heidelberger noch grün, während die bei Kirchseeon gesammelten braun aussahen und von einer dickeren Schleimschicht umgeben waren. Reservestoffe waren in beiden Knospenarten ungefähr in der gleichen Menge gespeichert. Es liegt also ein ähnlich verschiedenartiges Verhalten vor, wie es schon Goebel in den Pflanzenbiologischen Schilderungen erwähnt. Ihm gelang es in dem einen Jahr, die Knospen sofort durch erhöhte Temperatur zum Austreiben zu bringen, während im anderen „die unter gleichen Bedingungen gehaltenen Knospen erst im Januar austrieben“. Dieser auffallende Unterschied zwischen dem beiderlei Material machte sich auch während

des ganzen Winters bemerkbar. Während die Heidelberger Utrikularien, wenn sie erst einmal angefangen hatten zu treiben, unter günstigen Lebensbedingungen kräftig weiterwuchsen, blieben die anderen meist auf den ersten Stadien stehen. Die Achse streckte sich höchstens um ihre eigene Länge, ein Weiterwachstum war aber nicht zu beobachten. Das trat erst nach mehreren Wochen ein. Offenbar sind diese Unterschiede in der Festigkeit der Ruhe zurückzuführen auf Differenzen in der Ernährung in der Zeit vor oder während der Bildung der Knospen. Vielleicht spielt auch der Zeitraum, in dem die Knospen gebildet wurden, eine Rolle, daß vielleicht die, die schnell entstehen — oft geht das in wenigen Tagen —, einer anderen Ruheperiode bedürfen als die, deren Bildung langsam vor sich geht. Wie bedeutsam der Mangel an Nährsalzen (Kultur in destilliertem Wasser), mehr aber noch an genügender Wasser- und Lichtzufuhr (Torfkultur, Kultur im Dunkelraum) und schroffe Temperaturunterschiede (Kultur im Gebirgsbach und Wechsel zwischen Gewächshausaufenthalt und dem im Freien im Februar) für den Organismus der Pflanze zu werden vermögen, geht aus den vorliegenden Versuchen zur Genüge hervor. Ich möchte an dieser Stelle noch einen Versuch erwähnen, auf den ich später in anderem Zusammenhang noch einmal zurückkommen muß. Am 7. Nov. 1919 hatte ich Turionen vom Heidelberger Material in ein gut geheiztes Gewächshaus gebracht und die Kultur (in Knopscher Nährlösung) unter einen Dunkelsturz gestellt. Während alle anderen Turionen erst Ende Januar trieben, hatte sich die eine Winterknospe schon am 22. Nov. um ihre eigene Länge gestreckt. Die End- und Seitenknospen gingen aber bald in neue Winterknospen über, die ans Licht gestellt sofort austrieben, während die anderen in der durch Dunkelheit erzwungenen Ruhe verharrten. Die erhöhte Temperatur und reichliche Nahrungszufuhr hatten den ungünstigen Einfluß der Dunkelheit nicht aufzuheben vermocht.

Ich habe oben schon darüber berichtet, daß es bei den Hydrochariskulturen in feuchtem Sand von Einfluß war für die frühere oder spätere Bildung von Ausläuferknospen, ob die Wurzeln der Versuchspflanzen abgeschnitten wurden oder nicht. Ich komme darauf bei Versuchen mit *Pinguicula vulg.* zurück. Normalerweise überwintert diese Pflanze durch Ausbildung von ein bis mehreren zwiebelartigen Ruheorganen. Die Zellen dieser Zwiebelblätter sind hier nicht nur ganz mit Reservestärke vollgepfropft, sondern die Membranen sind stark verdickt, während die Sommerblätter sehr dünne Zellwände ausbilden im Verhältnis zur Größe der Zellen. Jedes Zwiebelblatt besitzt nur ein ein-

ziges Gefäßbündel, das normale Blatt sieben bis neun. Drüsenhaare finden sich nur äußerst selten.

Wurzellos kultivierte Pflanzen bildeten schon nach 2 Wochen ihre Ruheorgane aus.

Das gleiche Ergebnis brachten Kulturen, die zwar bewurzelt, aber in sterilem Sand gezogen wurden und solche, die für 3 Wochen in destilliertem Wasser standen.

Es wurden dann noch Versuche vorgenommen, bei denen die Töpfe von unten her abgekühlt wurden, aber guter Besonnung ausgesetzt waren. Das Ergebnis war das gleiche wie bei den Kulturen der Wasserpflanzen¹⁾. Zusammenfassend kann ich also über die mit *Pinguicula vulgaris* vorgenommenen Versuche sagen, daß dieselben Faktoren, die eine Ausbildung von Ruheorganen bei Wasserpflanzen bedingen, auch hier Zwiebelbildung hervorrufen²⁾. *Pinguicula caudata* und *gypsicola* bilden keine zwiebelartigen Ruheorgane aus. Die Blätter sind nur bedeutend kleiner, aber wie im Sommer flach ausgebreitet. Die der Vollständigkeit wegen mit diesen beiden Arten unternommenen Parallelversuche brachten das gleiche Ergebnis. Die Reaktion trat aber erst nach längerer Zeit (4—6 Wochen) ein, die wurzellosen Exemplare starben zum Teil vorher ab, so daß ich da nur dreimal die Umbildung in Wintertriebe herbeiführen konnte, während Kontrollexemplare normal weiter wuchsen.

Konnte einerseits die Bildung der Winterknospen bei *Myriophyllum* künstlich hervorgerufen oder in anderen Fällen wenigstens beschleunigt werden, so bestand andererseits auch die Möglichkeit, die Ruheperiode der betreffenden Pflanze künstlich hinauszuschieben, im Maximum bis zum Dezember, während im Normalfall die Winterknospen im Oktober fertig ausgebildet sind.

Glück hatte ein solches Hinausschieben der Ruheperiode auch schon im Freien beobachtet.

Wurden die Pflanzen während der Vegetationsperiode in möglichst geräumigen Gefäßen, die mit Sand untermischte Erde und darüber Regenwasser enthielten, herangezogen, so wuchsen sie kräftig weiter, ohne daß Anthocyanbildung eintrat, wie das im Freien infolge starker Beleuchtung zu geschehen pflegt. Mit Eintritt der ungünstigen Jahreszeit wurde die Wanne in ein anderes Haus gebracht, das zwar auch ungeheizt, aber besser beleuchtet war. Hier zeigten sich an einigen

1) Auch in diesem Fall trat Zwiebelbildung ein.

2) In Dunkelkulturen mit und ohne Nährsalzzusatz etiolierten die Pflanzen stark, ohne daß es in 10 Wochen zu einer Zwiebelbildung gekommen wäre.

Pflanzen erst in den letzten Novembertagen, an den anderen Mitte Dezember die ersten Anfänge einer Winterknospenbildung. Die Mutterpflanzen blieben trotzdem bis zum Frühjahr lebensfähig.

Die ersten Knospen trieben im Februar langsam aus, blieben aber auch jetzt noch mit der Mutterpflanze in Verbindung und wuchsen gemeinsam weiter.

Der Grund für die angegebene Verzögerung der Winterknospenbildung dürfte darin zu suchen sein, daß die Kulturbedingungen, wie sie während der Sommermonate bestanden hatten, künstlich länger als das am natürlichen Standort der Fall sein kann, erhalten wurden.

Ebenso läßt sich auch die Ruheperiode für *Utricularia vulgaris* hinausschieben oder verhindern. Die jüngsten Blätter meiner Pflanzen umschlossen den Vegetationspunkt fest und die Pflanze verharrte in diesem Zustand während der ungünstigsten Zeit, wuchs aber jeweils bei Verbesserung der Lichtverhältnisse nach einigen sonnigen Tagen sofort weiter. Ähnliche Beobachtungen teilt Klebs schon mit. Es lag also wie bei der oben erwähnten *Myriophyllum*kultur der Ansatz zur Knospenbildung vor, der wieder rückgängig gemacht wurde. Dieses Übergangsstadium war also einzig und allein durch ungünstige Lebensverhältnisse bedingt.

Die Ausbildung der Ruheorgane tritt demnach nicht aus inneren Gründen ein, denn sonst würde die Bildung ja nicht rückgängig gemacht, sondern wir haben auch in den vorliegenden Fällen eine durch äußere Faktoren induzierte Hemmung vor uns.

Die bei einer Anzahl von Lebermoosen in so reichlicher Menge gebildeten Brutknospen, ich erinnere nur an *Lunularia* und *Blasia*, treten in einzelnen Fällen auch als Überwinterungsorgane auf. So zieht die in Japan heimische *Fegatella supradecomposita* bei uns regelmäßig jeden Herbst ein, nachdem sie zuvor am Vegetationspunkt, der sich rasch hintereinander reichlich teilt, eine große Anzahl linsenförmiger Knöllchen gebildet hat. (Abb. bei Goebel *Organographie* II 1 Fig. 615). Nur in ganz vereinzelter Fällen bildet sich nur eine Knospe aus, besonders wenn die Kulturen bei verhältnismäßig sehr schwachem Licht den Sommer über gestanden haben. Wo beide Arten nebeneinander vorkommen, handelt es sich, wie schon Goebel vermutet hat, um zeitlich nacheinander entstehende Organe. Zur Bildung der ersten großen Knospe wird der Hauptvegetationspunkt aufgebraucht, während zur Bildung der 8—14 Tage später entstehenden kleineren Knospen junge Seitenlappen des Thallus verwandt werden. Das Wachstum der Knöllchen geht am Grunde fort, wo sich lange ein breiter Streifen meristematischen

Gewebes erhält, in dem auch später die Trennungsschicht entsteht. Die Knöllchen sind dicht mit Reservestärke gefüllt. An den größeren Knospen findet in der Nähe der Vegetationspunkte schon früh eine Differenzierung des Gewebes statt, so lassen sich die Anlagen der Luftkammern deutlich unterscheiden. Ein besonderer Knospenstiel wird nicht entwickelt, sondern es ist eine Zellschicht als besonderes Trennungsgewebe ausgebildet. Diese tritt schon an ungefärbten Schnitten sehr junger Knospenanlagen durch ihre dunkelbraune Färbung deutlich hervor. Sie umfaßt zunächst nur die Membran zwischen zwei Zellreihen, wird aber später als Grenzschicht in einer ganzen Zellreihe ausgebildet und geht als solche in die Epidermis des Knöllchens über. Die darunter liegenden, sehr dünnwandigen Zellen des Thallus zersetzen sich und machen die Ruheknospe dadurch frei.

Fegatella supradecomposita bildet ihre Winterknospen noch regelmäßig jeden Herbst aus. Dagegen nutzt ihre bei uns heimische Verwandte, *Fegatella conica*, diese Fähigkeit nicht aus. Ich verstehe dabei unter Winterknospen nicht die bloße Aufrollung des Thallusrandes über dem Scheitel, die fast regelmäßig an allen Vegetationspunkten zum Herbst eintritt und die Bolleter (1905) so nennt, sondern die nicht ganz stecknadelkopfgroßen kugligen Knöllchen, die mitunter zahlreich an der Mittelrippe zwischen den Rhizoiden entstehen, und die von Karsten zum ersten Mal beschrieben wurden. Er stellt sie den Brutknospen der *Lunularia* gleich, doch scheinen sie nicht so häufig und regelmäßig, wie er annimmt, aufzutreten.

Bolleter sieht in der Knöllchenbildung ebenso wie in den reichlich entwickelten Schleimgängen noch eine erhalten gebliebene xerophile Anpassung, die früher vielleicht einmal an trockenen Standorten Bedeutung für die Pflanze hatte; jetzt haben die Knöllchen aber die Fähigkeit, eine Trockenperiode zu überdauern, nicht mehr. Karsten ließ sie 7 Tage lang lufttrocken liegen, konnte sie dann aber nicht mehr zum Austreiben bringen und bei meinen Versuchen büßten 90% durch nur 40 Stunden dauernde Lufttrockenheit ihre Keimfähigkeit ein.

Widerstandsfähiger sind die Knöllchen von *Fegatella supradecomposita*, die eine mehrtägige Trockenheit gut ertragen. Sie sind aber durch die dickere Cuticula besser für eine Ruhezeit eingerichtet. Da bei *Fegatella conica* im Freien nur äußerst selten Knöllchenbildung beobachtet werden kann, war von vornherein klar, daß sie auch experimentell schwerer hervorzurufen sein würden als das bei *Fegatella supradecomposita* und den untersuchten Wasserpflanzen der Fall war.

Eine Einwirkung niedriger Temperatur führte zu keiner Knöllchenbildung, doch überraschte mich die Tatsache, daß sie auch bei Entzug der Nährsalze unterblieb. Es wurden zahlreiche Versuche auf sterilem Sand, auf mit destilliertem Wasser getränktem Filtrierpapier, auf Kalktuff und Topfscherben angesetzt, ohne daß ich jemals ein Knöllchen hätte finden können, ganz gleichgültig ob von kräftigen Thallusstücken oder von eben ausgekeimten Knöllchen ausgegangen wurde. In letzterem Fall war der gespeicherte Reservestoff bald zur Bildung des kleinen schmalen Thallus aufgebraucht, der dann weiter wuchs auf Kosten des Gewebes, das von hinten her abstarb. So konnten die Pflänzchen 2—3 Monate vegetieren. Hunger, Trockenheit, Dunkelheit allein oder in Verbindung miteinander vermochten ebensowenig eine Knöllchenbildung hervorzurufen, wie Sauerstoffmangel, dem doch scheinbar nach Versuchen Karstens und Bolleters ein Hauptanteil an der Bildung zugeschrieben werden muß.

Karsten war von ca. 5 cm langen Thallusstücken ausgegangen, die auf einen Blumentopf gelegt und dann mit wassergesättigter Pappe fest zugedeckt wurden. In dieser Versuchsordnung konnte er in 3 Wochen Knöllchenbildung hervorrufen. Bolleter erzielte die besten Resultate, wenn er die ganzen Rasen in einer Botanisiertrommel mehrere Wochen aufhob und nur für genügende Feuchtigkeit sorgte. Im Frühjahr, wo der Versuch am raschesten gelang, brauchten die Pflanzen dazu 4 Wochen. Ich habe diese Versuche wiederholt, brauchte aber jedesmal 7—8 Wochen, ehe ich die ersten Knöllchen finden konnte. Am meisten konnte ich heranziehen, wenn Rasenstücke in Wasser schwimmend ins Dunkle gestellt wurden. Es traten hier am Thallus am schnellsten Zersetzungserscheinungen auf, die nach meinen Erfahrungen erst eine Knöllchenbildung hervorrufen. Auch im Licht ist sie hervorzurufen, aber nur, wenn eine Zersetzung des Thallus herbeigeführt wird, dadurch, daß die Kulturen gleich mit fauligem Wasser angesetzt werden und die Luftzirkulation möglichst vermieden wird. Wenn Fäulnis eintritt, bilden sich an den manchmal nur noch ein bis wenige Quadratmillimeter großen lebensfähigen Thallusstellen Knöllchen in großer Menge. Daß dabei die Mittelrippe stark bevorzugt ist, ist nur eine Folge der größeren Widerstandsfähigkeit dieses Gewebestranges, doch können, selbst wenn die Mittelrippe noch vorhanden ist, auch an den Thallusflügeln mitunter Knöllchen aufgefunden werden. Diese sind deutlich gestielt, doch wird hier nicht, wie bei der verwandten Form, ein Trennungsgewebe ausgebildet, sondern die parenchymatischen Schichten des Knöllchens gehen in den Stiel über, der mit dem absterbenden Thallus zum größten Teil zugrunde geht

und das Knöllchen frei macht, das nach nicht allzulanger Ruhe austreibt und rasch zum neuen Pflänzchen heranwächst. Besonders lang und makroskopisch gut sichtbar sind die Stiele an Knospen, die sich mitunter an einem vorher etiolierten Thallus bilden.

Ich kann mir das Auftreten dieser Knöllchen nur so erklären, daß, wenn gewisse Thallusteile infolge ungünstiger Vegetationsbedingungen lebensunfähig werden, alle Reservestoffe zu den lebensfähigen Zellkomplexen wandern und hier die Bildung von Adventivsprossen hervorgerufen. Unter dem Einfluß eines Zersetzungsprodukts kommt es dann zu der Hemmung, die die Knöllchenbildung bedingt.

Daß hier nicht einem relativen Überschuß an Assimilaten gegenüber den Nährsalzen der Hauptausschlag zuzuschreiben ist, scheinen mir zwei Kulturen zu beweisen, an denen diese Zersetzungserscheinungen hervorgerufen waren. Zur ersten war Material verwendet, das infolge 3monatlicher Kultur in sauerstoffarmer Luft reichlich mit Reservestärke gefüllt war, während das Material der zweiten nur geringe Spuren aufwies. Es bildeten sich an den 20 Thallusstücken der ersten Kultur im ganzen nur acht Knöllchen aus, trotzdem doch dabei der Überschuß an Assimilaten leichter die Bildung hätte bewirken müssen als im zweiten Fall, wo die gleiche Anzahl von Thallusstücken 123 Knöllchen gebildet hatte.

Vielleicht ist das so zu erklären, daß bei reichlicher Stärkespeicherung die Zersetzung in geringerem Maße stattfindet und so die Hemmung nicht so deutlich zum Ausdruck kommt.

Weder die Kultur in Stickstoff (in dem Rezipienten, unter dem die Pflanzen bei gutem Licht gestanden hatten, war die Luft täglich durch Stickstoff ersetzt und nur jeden 3. Tag eine ganz geringe Menge CO_2 zugeleitet worden; ein Zuwachs war in den 3 Monaten nur an sehr wenigen Exemplaren festzustellen), noch der darauf folgende Nährsalzmangel hatte eine Knöllchenbildung hervorrufen können. Der Sauerstoffentzug wurde auch dadurch versucht, daß ein Gemisch von Pyrogallollösung und konzentrierter Kalilauge unter den Rezipienten gebracht wurde, oder unter dem gut auf den Teller passenden Rezipienten wurde eine Kerze angezündet und dann die Glocke noch mit Wachs und Kolophonium abgedichtet. Bei dieser Art des Sauerstoffentzuges wurde zwar das Wachstum unterbunden, eine Knöllchenbildung trat aber bei *Fegatella conica* nie ein, während bei *Fegatella supradecomposita* an jedem Vegetationspunkt ein Knöllchen gebildet wurde (nach 7 Wochen, Mitte Juli).

Dieses verschiedene Versuchsergebnis unter gleichen Lebensbedingungen deutet schon auf die verschiedene Reaktionsfähigkeit der beiden Fegatellaarten hin. Die Winterruhe der Fegatella supradecomposita, die sehr regelmäßig in jedem Frühjahr eintritt, konnte selbst unter sehr günstigen Licht- und Temperaturverhältnissen nur in wenigen Fällen bis zum Dezember hinausgeschoben werden. Sie ganz zu unterdrücken, ist mir bisher noch nicht gelungen. Leider liegen gar keine Angaben darüber vor, wie sie sich in Bezug auf die Ruheperiode in ihrer japanischen und chinesischen Heimat verhält. Läßt man die normal im September bis Oktober gebildeten Ruheorgane im Januar austreiben — bei Verwendung warmen Gießwassers gelingt es nach 4—6, nach einem 20stündigen Warmwasserbad von 30° schon nach 1—2 Tagen —, so sind sie sehr leicht dazu zu bringen, schon nach wenigen Wochen neue Knöllchen zu bilden.

Am 22. Januar wurden so herangezogene Pflänzchen — der Thallus war nur 3—4 qmm groß — auf mit destilliertem Wasser getränktem Filtrierpapier in den Dunkelraum gebracht. Bis zum 6. Februar hatten alle mehrere Knöllchen ausgebildet. Das gleiche trat ein, wenn statt des destillierten Wassers Nährlösung verwandt wurde.

Kamen sie bei Nährsalzmangel in ein ungeheiztes, gut beleuchtetes Kulturhaus, so trat bis zum 20. Februar Neubildung der Knöllchen an allen Pflanzen ein, im gut geheizten Haus dagegen und unter sonst gleichen Bedingungen bildeten sich diese bis 25. Februar nur sehr vereinzelt; an den meisten Thallomen erst Anfang März.

Im Gegensatz dazu zeigten gut ernährte und beleuchtete Kontrollversuche keine nochmalige Ausbildung von Ruheknospen.

Zusammenfassend wäre also über diese Versuchsreihe zu sagen, daß im Dunkeln selbst bei höherer Temperatur und Nährsalzzufuhr erneut Ruhe eintrat, am Licht bei Nährsalzmangel desgleichen, daß aber bei Temperatursteigerung der Eintritt der Ruheperiode hinausgeschoben werden konnte. Wurden jedoch genügend Nährsalze gegeben, so konnte, selbst bei geringerer Temperatur aber gutem Licht ein Weiterwachstum erreicht werden.

Ein gleiches baldiges Überführen in den Ruhezustand war auch bei Wasserkulturen zu erreichen, wenn von Knöllchen ausgegangen wurde. Goebel berichtet in der Organographie II 1, daß Knospen, die in Leitungswasser zum Austreiben gebracht wurden, an ihren kümmerlichen Thallomen wieder Ruheorgane bildeten, mit denen dann das Wachstum abgeschlossen wurde. Bei gleichzeitiger Kultur auf mit

Nährlösung getränktem Fließpapier unterblieb jedoch in 86% der Fälle diese Neubildung.

Bei Kultur kräftiger Rasen von *Fegatella supradecomposita* und *conica* unter Wasser war eine Knöllchenbildung nicht herbeizuführen, die Pflanzen etiolierten vielmehr stark, um auf diese Weise die Wasseroberfläche zu erreichen, an der dann ein normaler Thallus ausgebildet wurde.

Bei den folgenden Versuchen ging ich von der Annahme aus, daß, wenn tatsächlich ein Überschuß an Assimilationsprodukten gegenüber den Aschenbestandteilen das Zustandekommen der Ruheorgane bedingt, diese um so schneller auftreten müßten, je rascher dieser Überschuß erzielt werden könnte. Daß ich bei *Myriophyllum*kulturen — jedoch erfolglos — versucht hatte, das durch reichlichere CO_2 Zufuhr zu erreichen, habe ich bereits erwähnt. Jetzt versuchte ich, den Pflanzen organische Nahrung bei mangelnder Nährsalzzufuhr zu bieten. Ähnliche Versuche mit Wasserpflanzen waren daran gescheitert, daß ich trotz täglichen Wechsels der Lösung diese nicht pilz- und bakterienfrei halten konnte, die Pflanzen mir also jedesmal nach wenigen Tagen eingingen.

Verwendet wurden für diese Versuche 0,2%ige Lösungen von Laevulose, Stärke, Traubenzucker und Leucin in destilliertem Wasser, während zur Kontrolle $\frac{1}{4}$ %ige Knopsche Nährlösung diente. Die Pflanzen waren am 23. Februar bei Beginn des Versuchs ca. 8 qmm groß und standen in einem hellen ungeheizten Kulturhaus.

In Leucin waren die Pflanzen nicht weitergewachsen, sondern zersetzten sich sehr bald; doch war nach 22 Tagen an jedem Vegetationspunkte eine sehr große Knospe gebildet.

Laevulose und Stärke hatten nach 40 Tagen auch überall neue Ruheorgane hervorgerufen, ohne daß hier Zersetzungerscheinungen zu beobachten gewesen wären.

Besonders merkwürdige Erscheinungen traten bei der Kultur mit Traubenzucker an mehreren Exemplaren zutage. Hier etiolierte der Sproß zunächst, um dann an seiner Spitze doch noch eine Knospe auszubilden.

Bei der Vergleichskultur in Knopscher Nährlösung war bis zum Abbruch des Versuchs ein zwar langsames aber normales Weiterwachstum festzustellen.

Ähnliche Versuche, im Sommer mit kräftigen ausgewachsenen Thallusstücken vorgenommen, blieben ergebnislos. Es entstanden jedesmal normale Adventivsprosse, die dann schneller oder langsamer weiterwachsen aber nie ein Ruheknöllchen ausbildeten.

Von Anfang Oktober noch durchaus frischem, lebensfähigem Material von *Fegatella supradecomposita* wurden am 3. Okt. ca. 3 cm lange Thallusstücke (alle ohne Vegetationspunkt) zurechtgeschnitten. Das Fließpapier in der Kulturschale wurde zunächst nur mit destilliertem Wasser befeuchtet und die Thallusstücke — teils mit der morphologischen Oberseite, teils mit der morphologischen Unterseite nach oben — daraufgelegt.

An den hell kultivierten Teilstücken hatten sich der apikalen Schnittfläche zu acht normale Adventivsprosse ausgebildet mit zunächst schmalem Thallus, der sich aber dann bald verbreiterte. Fünf Adventivsprosse — sie waren mit einer Ausnahme alle an den Stücken entstanden, die mit der morphologischen Unterseite dem Licht zugekehrt waren — zeigten eine merkwürdige Ausbildung. Auf einem zunächst radiären Stiel saß ein schildförmiger Thallus (Fig. I—III), der nach der Mitte zu etwas eingesenkt war.

An diesen zunächst fast radiären Sprossen entwickelten sich bald zwei Vegetationspunkte, die dann das Wachstum nach einer Richtung hin fortsetzten. Außerdem hatten sich, besonders der basalen Schnittfläche zugekehrt, Knöllchen entwickelt, die hier nicht, wie normal, randständig gebildet wurden, sondern wie bei *Fegatella conica* an der Mittelrippe des alten Thallus. Die Zersetzungserscheinungen an den kultivierten Stücken hatten am basalen Teil begonnen und wohl infolgedessen die sofortige Ausbildung der Ruheorgane gegenüber den Adventivsprossen am apikalen Pol bedingt.

Lange hielt jedoch das Wachstum der normalen Adventivsprosse nicht mehr an, trotzdem schon im Oktober Knopsche Nährlösung statt des destillierten Wassers zum Befeuchten des Fließpapiers verwendet wurde. Mitte November waren sie alle, auch die normalen Adventivsprosse, zur Knöllchenbildung übergegangen, trieben aber, in ein gut geheiztes Haus gebracht, sofort wieder aus (24. Nov.). An den im ungeheizten Haus gelassenen erfolgte das Austreiben in den ersten Dezembertagen, da infolge sonnigen Wetters die Temperatur in den Mittagsstunden mehrere Tage hintereinander auf $24\frac{1}{2}^{\circ}$ stieg und nachts nicht unter $+10^{\circ}$ sank.

Die Thalli der Parallelversuche, die gleichzeitig im Dunkelraum angesetzt wurden, gingen meist auch dem apikalen Pol zu sofort zur Knospenbildung über. Nur in einem Fall hatten sich die oben beschriebenen schirmförmigen Adventivsprosse entwickelt, ohne aber so kräftig zu werden (Fig. IV). Auf kurzem, gedrungenem Stiel saß nur eine kleine Scheibe, die entweder selbst zur Ruheknospe wurde oder

eine solche ausbildete. Eine Übergangsbildung zwischen hutförmigem Adventivproß und Knöllchen zeigt auch Fig. II rechts, die nach einer im Hellen gezogenen Pflanze gefertigt wurde. Wir sehen in diesen schildförmigen Sprossen den Keimscheiben von Lebermoosen ähnliche Gebilde vor uns.

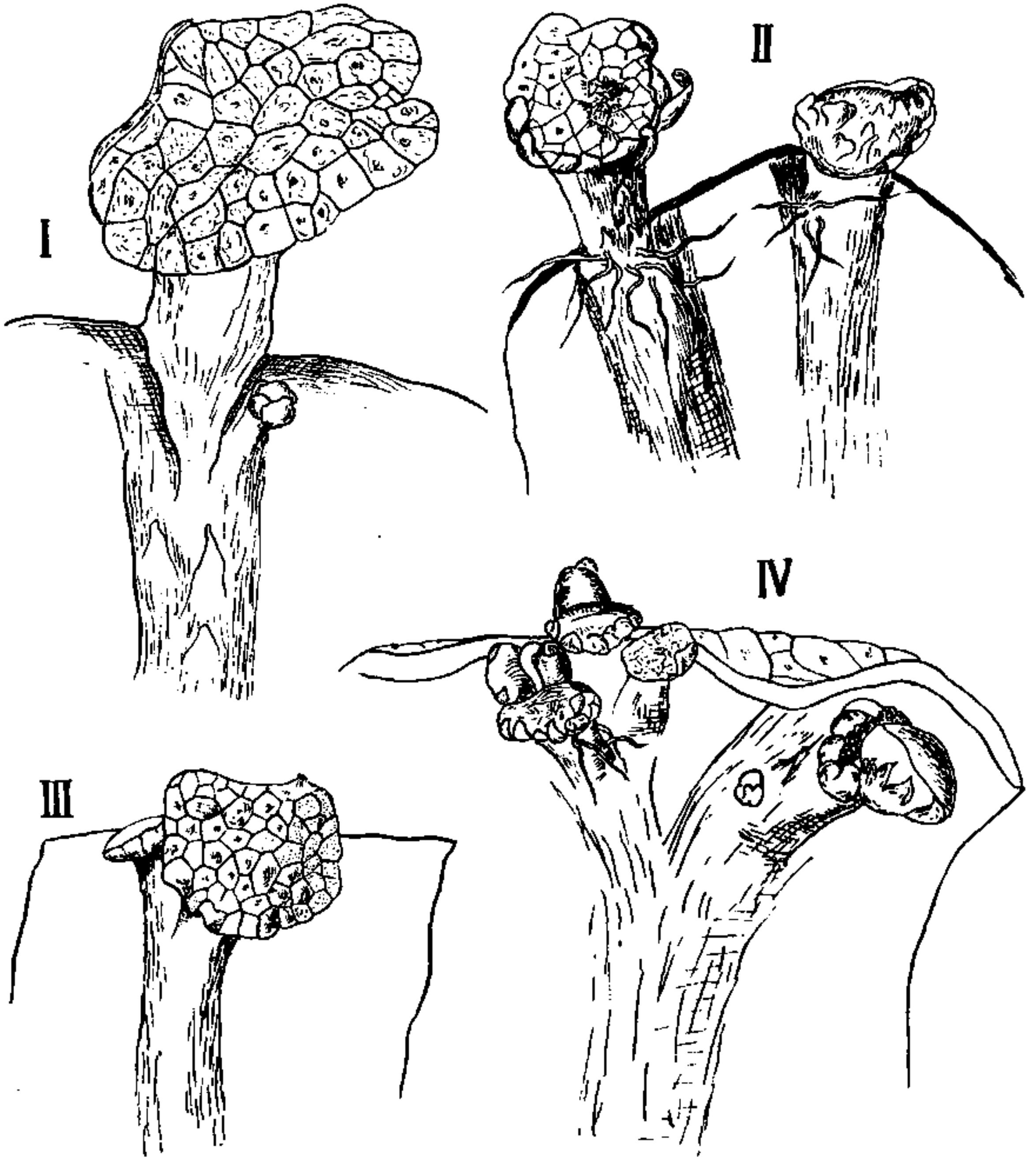


Fig. 1.

Die im Dunkeln entstandenen Knospen blieben hier teils stehen und hatten bis Ende Januar noch nicht ausgetrieben, während die bald nach ihrer Bildung ins Helle gestellten nach Weihnachten sämtlich getrieben, aber sogleich wieder neue Ruheknospen entwickelt hatten.

Unter gleichen Bedingungen mit *Fegatella conica* unternommene Versuche riefen hier im Hellen normale Adventivsproßbildung meist am apikalen Pol hervor, im Dunkeln kümmerliche etiolierte Sprosse, die nach ungefähr 6 Wochen, als der alte Thallus sich schon fast ganz zersetzt hatte, mehrfache Knöllchenbildung zeigten.

Auf einem weit früheren Entwicklungsstadium als *Fegatella supradecomposita* bleibt *Pellia calycina* in der Ausbildung ihrer Wintertriebe stehen. Diese von vielen Bryologen als Varietät *furcata* bezeichnete Form tritt fast regelmäßig zum Herbst bei Verminderung der Beleuchtung auf. Der Thallus gabelt sich rasch hintereinander und bildet hirschwurmartig verzweigte Ästchen, die sich vertikal aufrichten. Sie sind dicht mit Reservestoffen angefüllt und dienen entweder als Bruchäste oder bleiben, was meist der Fall ist, mit dem Mutterthallus in Verbindung. Bei Eintritt der günstigeren Jahreszeit wachsen sie dann weiter, indem sie sich zunächst von unten aus durch Vergrößerung ihrer Zellen verbreitern.

Die rasche Verzweigung bei Eintritt des Winters weist darauf hin, daß wir hier in der Anlage die gleichen Gebilde vor uns haben wie bei *Fegatella supradecomposita*, ohne daß es hier noch zur Ausbildung typischer Knospen kommt.

Diese Winterästchen lassen sich jederzeit experimentell durch Verminderung der Lichtzufuhr hervorrufen. Besonders schnell ging das, wenn vorher gut beleuchtete und ernährte Kulturen an eine schattige Stelle des feuchtwarmen *Viktoria regia*-Hauses gestellt wurden.

Völliger Lichtentzug ruft ihre Bildung nur äußerst selten hervor, da meist alles Wachstum aufhört. Eine große Anzahl solcher Ästchen fand ich auch an fruchtenden Exemplaren im Sommer, während an anderer, ebenfalls etwas schattiger Stelle keine Anlage zu sehen war. Diese fruchtenden Pflanzen wurden an eine hellere Stelle gebracht und gingen hier bald zu normalem Wachstum über, das den ganzen Herbst und Winter anhielt, ebenso wie bei Pflanzen, die im Sommer keine Ästchen gebildet hatten, aber am gleichen hellen Ort standen.

Kulturen auf sterilem Sand und auf Kalktuff riefen ebenfalls nach längerer Zeit die Bildung von Wintertrieben hervor, jedoch in geringerer Zahl als bei abgeschwächtem Licht.

Also auch hier ist, wie in den meisten anderen Fällen, dem Licht- und Nährsalzmangel ein wichtiger Anteil an der Ausbildung der Ruheorgane zuzuschreiben.

Daß Gifte (Kupfersulfat, Essigsäure, Weinsäure, Cyankali, Salpetersäure) in Konzentrationen, die das Wachstum zwar schädigen aber

noch nicht verhindern oder den Organismus gar töten, in keinem Fall — weder bei den höheren Pflanzen noch bei den Moosen — ein Auftreten der Ruheorgane bedingen konnten, sei hier nur der Vollständigkeit halber hinzugefügt.

II. Teil.

Liegen schon eine ganze Reihe von Versuchen vor (Klebs 1903), die darauf abzielen, den Eintritt des Ruhezustandes künstlich hinauszuschieben oder sogar ein dauerndes Weiterwachstum des Organismus herbeizuführen, so sind diejenigen noch weit zahlreicher, die sich bemühen, die einmal eingetretene Ruhe sofort aufzuheben oder wenigstens abzukürzen.

Da die Fröhrtreibverfahren für gärtnerische Zwecke von großem Wert waren, wurden auch von gärtnerischer Seite die ersten Versuche ausgeführt.

Der erste, der diese Treibversuche auf wissenschaftlicher Grundlage anstellte, war Joha n n s e n. Seine Versuche wurden sämtlich mit *Syringa vulgaris* angestellt, von der bekannt war, daß sie sich schon frühzeitig zum Austreiben bringen ließ. Und zwar konnte die Ruhe hier durch mehrstündigen Aufenthalt der Pflanze im Ätherraum bedeutend abgekürzt werden.

Als Nachwirkung der Narkose hatte er stark gesteigerte Respiration feststellen können und schließt daraus, daß sämtliche Lebensprozesse gesteigert werden und so ein verfrühtes Austreiben bedingen.

In seiner Untersuchung über die Winterruheperiode der Pflanzen fand Howard, daß besonders Frieren mit starker nachfolgender Ätherisierung einen großen Einfluß auf die Ruheperiode der Pflanzen ausübt. Jedoch ließ sich dieselbe Wirkung wie mit Ätherbehandlung auch durch mehrtägiges Trocknen herbeiführen. All die zahlreichen Versuche, die ich nach dieser Richtung anstellte, endeten aber schon bei ganz kurzer Einwirkung mit einer bedeutenden Schädigung der betreffenden Organe.

Einen von den Versuchen, wo es noch zu einem, wenn auch verzögerten Austreiben kam — es wurde 1 ccm Äther auf 12 l Luft-raum gerechnet —, geben folgende Zahlen wieder. Material war von *Fegatella supradecomposita* genommen, der Versuch am 27. Dezember

morgens angesetzt. Das Austreiben erfolgte ziemlich regelmäßig und wurde auf den Mittelwert von sämtlichen Knöllchen einer Kultur berechnet.

Einwirkung der Ätherbehandlung	Tag des Austreibens	Treibdauer
48 Std.	4. I. 19 abends	8 $\frac{1}{2}$ Tag
38 „	3. I. 19 abends	7 $\frac{1}{2}$ „
24 „	2. I. 19 morgens	6 „
12 „	31. XII. 18 abends	4 $\frac{1}{2}$ „
Kontrolle	29. XII. 18 mittags	2 $\frac{1}{4}$ „

Eine Ätherisierung der Turionen von Wasserpflanzen ergab jedesmal eine schwere Schädigung, ebenso wie eine Frostbehandlung.

Auf ein für meine Versuchsobjekte weit geeigneteres Verfahren machte mich eine Arbeit von Fr. Weber (1911) aufmerksam. Er versuchte Knospen von *Syringa vulgaris*, die er an der Basis mit der Spritze anstach, zu injizieren und zwar verwandte er 15 ccm Wasser für eine Knospe.

Ich versuchte gleichfalls eine Injektion der Pflanzen auf diese Art zu erreichen, muß aber bemerken, daß wohl keine Aufnahme der Flüssigkeit in die Gewebe stattgefunden haben kann. Wie Weber 15 ccm Flüssigkeit durch das Gewebe einer einzigen Syringaknospe hindurchgepreßt haben will, ist mir unklar. Entweder drang die Flüssigkeit bei meinen Versuchen neben der Anstichstelle heraus, dann konnte aber nur die Verletzung das Austreiben veranlaßt haben, oder es wurden die äußersten Blätter gewaltsam auseinander gepreßt, dann kam eben der mechanischen Öffnung der Knospe in Verbindung mit der Verletzung die erhöhte Treibbeschleunigung gegenüber der bloßen Verletzung zu.

Zunächst versuchte ich es erst einmal mit einer Injektion der betreffenden Flüssigkeit unter einer Wasserstrahlpumpe, um die gleichzeitige Wirkung der Verletzung auszuschließen. Als Injektionsflüssigkeit wurden verwandt abgekochtes Regenwasser, destilliertes Wasser und 5 % ige Diastaselösung. Da nach Klebs der Austritt aus der Ruheperiode durch eine Aktivierung der Fermente hervorgerufen wird, hoffte ich durch Zusatz eines stärkeabbauenden Ferments das Wachstum in den Knospen anzuregen. Von all den zahlreichen Versuchen, die mit Ruheknospen von *Fegatella supradecomposita*, *Utricularia* (Material aus Kirchseeon), *Hydrocharis* und *Myriophyllum* angesetzt wurden, ergab kein einziger eine, wenn auch noch so geringe Treibbeschleunigung.

Versuchs- und Kontrollknospen keimten immer gleichzeitig. Um auch Unterschiede auszuschließen, die durch den verschiedenen Grad der Ruhe (Johannsen unterscheidet Vor-, Mittel- und Nachruhe, in denen die Treibmittel verschieden wirken) bedingt sein konnten, wurden die Versuche während der ganzen Ruhezeit in Abständen von ungefähr 3 Wochen angesetzt, doch ergaben alle die gleiche Unwirksamkeit des Verfahrens.

Infolgedessen sollte also eine Injektion mit Hilfe der Spritze versucht werden. *Fegatella supradecomposita* als Versuchsmaterial war nicht zu gebrauchen, infolge der geringen Größe der Knöllchen. Der Einstich mit der Kanüle wurde direkt in die Knospenachse vorgenommen, und zwar bildeten die Turionen von *Hydrocharis* das beste Versuchsobjekt, da die Achse verhältnismäßig dick ist. Außerdem konnten die behandelten Knospen ans Licht gestellt werden, ohne daß dadurch das Versuchsergebnis merklich geändert wurde, denn Temperaturerhöhung und genügende Lichtzufuhr vermochten hier keine Treibbeschleunigung auszulösen.

Es handelte sich bei dieser Behandlung weniger um ein Einpressen der Flüssigkeit in das Gewebe als um eine bloße Stichverletzung, die in einzelnen Fällen durch das gewaltsame Auseinanderpressen der den Knospenschutz bildenden häutigen Nebenblätter noch verstärkt wurde. Gegenüber den unbehandelten Winterknospen und den gleichzeitig unter der Wasserstrahlpumpe injizierten ergab sich hier ein baldiges Austreiben, und zwar wurde es dann noch um 3—5 Tage beschleunigt, wenn die mechanische Öffnung durch das Durchpressen der Flüssigkeit gelang. Die günstige Wirkung, die ein solches Lockern der Knospenblätter zur Folge hat, zeigte sich auch, als mit einer feinen Nadel sorgfältig die äußersten Nebenblätter nach außen gebogen wurden. Eine Verletzung durch dieses Verfahren konnte bei den Winterknospen, die tatsächlich eine Treibbeschleunigung von 8 Tagen gegenüber den unbehandelten gezeigt hatten, nicht festgestellt werden. Sie wäre auch unwirksam gewesen, da ein mehrmaliges Durchstechen der Knospe mit der gleichen feinen Nadel keine Treibbeschleunigung hervorrief. Die Verletzung muß also, wie weitere Versuche zeigen sollen, einen bestimmten Grad erreichen, um Treibwirkung hervorzurufen.

Bei einer Längsteilung der *Hydrocharis*knospen, die nach Klebs auch Katic erfolgreich angewandt hatte, um im Winter stets *Hydrocharis*pflanzen zur Verfügung zu haben, ließen sich die besten Treiberfolge erzielen, und zwar hatten jeweils nach längstens 10 Tagen sämtliche Teilstücke ausgetrieben. — Dabei war es gleich, in welchem

Zeitpunkt der Ruheperiode der Versuch gemacht wurde. — Das Austreiben erfolgt bei den längsgespaltenen Turionen so, daß sich zunächst nicht die häutigen Nebenblätter zurückschlagen, sondern die inneren Blätter schieben sich nach der Schnittfläche zu aus der noch fest schließenden Hülle heraus, die sich erst mehrere Tage später, wie im Normalfall, zurückschlägt. Daß die mechanische Hemmung, die beim Austreiben der Knospen zu überwinden ist, nicht unterschätzt werden darf, zeigten auch Versuche, in denen die Schnittfläche sorgfältig mit einem Gemisch von Wachs und Kolophonium verstrichen wurde. Das Austreiben wurde dadurch um 16 Tage verzögert, ohne daß die Pflanze einen anderweitigen Schaden davongetragen hätte.

Bei all diesen Versuchen hatte eine Berührung der Wundfläche mit dem Sauerstoff der Luft keinen sichtbaren Einfluß ausgeübt.

Wie ausschlaggebend die Größe der Verletzung für die Treibbeschleunigung ist, zeigten Versuche, die mit Ruheknospen von *Fegatella supradecomposita* vorgenommen wurden. Daß eine Injektion im Weberschen Sinn oder eine Verletzung durch die Injektionsspritze hier wegen der geringen Größe der Objekte nicht möglich war, wurde oben schon erwähnt. So wurden die Stiche mit verschieden starken Nadeln möglichst immer gleich tief ausgeführt. Dabei zeigte sich deutlich, daß das Austreiben um so früher erfolgte, je größer die Verletzung war, doch wenn diese so groß wurde, daß sie ungefähr einer Halbierung der Knospen entsprach, so litten diese schließlich.

Zu den Treibversuchen hatte ich meist die *Utriculariaturionen* verwendet, die aus dem Moor von Kirchseeon stammten, da diese eine feste Ruheperiode zeigten, die durch Licht- und Wärmezufuhr allein nicht vor Januar aufgehoben werden konnte. Im Dunkelraum trieben die ersten im März aus, die anderen im April, während das Heidelberger Material, ans Licht gestellt, schon im Oktober—November trieb, wenn die meisten Turionen auch in der Dunkelheit bis Ende Februar, vereinzelt sogar bis in den April in ihrer Ruhe erhalten werden konnten.

Dieser Einfluß des Lichtes, ich deutete das im I. Teil schon an, konnte durch bloße Temperaturerhöhung bei weitem nicht ersetzt werden. Am 12. Nov. wurden solche Turionen in destilliertem Wasser in ein gut geheiztes Haus gestellt. Die am Licht stehenden hatten am 20. Nov. sämtlich ausgetrieben. Von den unter einem Dunkelsturz gehaltenen, spreizte sich die erste Knospe am 22. Nov. Im Februar erst begannen die übrigen Knospen auszutreiben und zeigten damit noch eine Treibbeschleunigung von 2—3 Wochen gegenüber den in einer 10° niedrigeren Temperatur gehaltenen. Wir können demnach auch der Tem-

peraturerhöhung eine wenn auch geringere Treibbeschleunigung zuschreiben.

Bei *Myriophyllumturonen* vermochte die bloße Lichtzufuhr kein Austreiben zu bewirken, auch nicht, wenn sie mit einer Temperaturerhöhung verbunden war.

Es kam zwar in vereinzelten Fällen zu einem Spreizen der untersten Blattwirtel, dem aber keine Weiterentwicklung folgte. Auch zeigten die Kontrollpflanzen ein so ungleiches Verhalten, daß alle hiermit angestellten Versuche kein einheitliches Bild ergaben und deshalb für die Beurteilung der Ruhe nicht in Betracht kommen können.

Daß Wärme- und Lichtzufuhr vor Januar kein Austreiben der *Hydrocharisturonen* bewirkten, erwähnte ich schon in anderem Zusammenhang. Von da ab war aber ein normales Treiben möglich, das jedoch durch Lichtmangel verhindert werden konnte. Noch am 9. Juni 20 hielt ich eine größere Menge von *Hydrocharisturonen* im Dunkeln in ihrer Ruhe, die, ans Licht gebracht, nach 2—3 Tagen austrieben.

Daß die Knöllchen von *Fegatella conica*, ans Licht gestellt, sofort austrieben, bemerkt schon Karsten (1887), doch konnten auch sie durch Lichtentzug zu einer Ruhe gezwungen werden, durch die aber, wenn sie 7 Monate überschritt, die Ruheknospen so stark geschädigt wurden, daß sehr bald Zersetzung erfolgte. Ein normales Austreiben an allen Knöllchen konnte nach der halben Zeit noch durch Lichtzufuhr erreicht werden, doch leidet von da ab schon die Keimfähigkeit einzelner.

Einen ebenso wichtigen Einfluß übte das Licht auch auf die Knöllchen von *Fegatella supradecomposita* aus. Auch hier war selten bei völligem Lichtentzug eine Keimung zu erzielen. Bei Verletzung im Dunkelraum trieben sie zum Teil sehr kümmerlich, blieben aber stets auf den ersten Stadien stehen. Wärmezufuhr vermochte den Lichtmangel nicht auszugleichen. Dagegen konnte selbst bei einer Temperatur von 15° Wärme, die durch schmelzenden Schnee täglich mehrere Stunden herabgemindert wurde, bei Dauerbeleuchtung sehr schnell Keimung hervorgerufen werden. Bei dieser Versuchsanordnung zeigte sich die Temperatur nur von sehr geringem Einfluß auf die Treibgeschwindigkeit.

Es geht also daraus hervor, daß das Licht einen wichtigen Faktor für das Treiben der Überwinterungsorgane bedeutet, ebenso wie es starken Einfluß auf ihre Ausbildung ausübte, und daß es zum Teil nicht in vollem Umfang (*Hydrocharis*), zum Teil überhaupt nicht (*Fegatella conica*) ersetzt werden kann.

Nun machte sich aber auf eine andere Weise die Wirkung höherer Temperatur auf das Austreiben bemerkbar. Mir war es aufgefallen, daß in dem einen Gewächshause trotz verhältnismäßig geringer Temperatur schon Ende Januar austreibende Knospen von *Fegatella supradecomposita* zu finden waren (auch Goebel's Beobachtungen über die Zeit des Austreibens wurden wohl im gleichen Hause gemacht), während im anderen ungefähr gleich temperierten Hause erst 2—3 Wochen später gleiche Stadien zu finden waren. Es stellte sich heraus, daß das von dem Gärtner verwendete Gießwasser verhältnismäßig warm war, während ich meine Kulturen mit kaltem Wasser gegossen hatte.

Ich hatte hier etwas Ähnliches vor mir wie in den schon früher angewendeten Warmwasserbädern. Molisch empfiehlt, ruhende Pflanzenteile in warmem Wasser mehrere Stunden zu baden. Nach seinen Versuchen ergab sich dadurch bei *Syringa vulgaris* eine Treibbeschleunigung von 14 Tagen gegenüber unbehandelten Pflanzen. Auch Späth erzielte mit 6stündigem Bad von 25—30° C gute Erfolge, als er sich bemühte, auf diese Weise ruhende Knospen zur Johannistriebbildung zu veranlassen.

Ich gebe im folgenden ein Protokoll einer Kultur von *Fegatella supradecomposita* vom 10. Januar. Die Knospen waren vorher immer mit kaltem Wasser gegossen und kamen jetzt nach dem Bad in ein etwas wärmeres Haus. Das Wasserbad von 30° C hatte 5 Stunden lang eingewirkt.

- | | | |
|---|----------------|----------|
| 1. Bei konstanter Beleuchtung und einer Temperatur von 16° trieben die ersten Knospen am 14. Januar, die letzten am 17. Januar aus. | Keimdauer also | 4—7 Tage |
| 2. Bei 16° C in schwachem Licht vom 20.—24. Jan. | „ „ | 10—14 „ |
| 3. Bei 25—28° C in „ „ „ 16.—17. Jan. | „ „ | 6—7 „ |
| 4. Im Dunkeln nicht bis zum Abbruch der Versuche am 28. Februar. | | |
| 5. Die Kontrollpflanzen, die bei schwachem Licht wie 2 u. 3 im ungeheizten, doch unter Mittag verhältnismäßig warmem Haus standen, trieben vom 29. Januar bis 6. Februar. | Keimdauer | 19—27 „ |

Im allgemeinen ergab sich nur eine beschleunigende Wirkung von 3—7 Tagen, desgleichen in den Versuchen mit *Myriophyllum* und *Utricularia* (Kirchseeon), während das Warmwasserbad für *Hydrocharis* kein vorzeitiges Austreiben herbeiführt.

Ich möchte hier noch einmal auf den Einfluß des Dauerlichtes (elektr. Lampe von nur 100 Kerzen Lichtstärke in einer Entfernung von 35 cm) gegenüber dem Wechsel zwischen diffusem Licht am Tag und Dunkelheit in der Nacht aufmerksam machen, das eine weitere Beschleunigung von 6—7 Tagen bewirkt hatte, während andererseits

das Warmwasserbad nicht die das Austreiben bewirkenden Stoffwechselvorgänge in den ruhenden Organen hervorzurufen vermochte, die durch absoluten Lichtmangel eben verhindert wurden.

Die mit dem Warmwasserbad angestellten Versuche waren übrigens die einzigen, die deutlich zeigten, daß eine Abnahme in der Festigkeit der Ruhe vorhanden ist, denn die früher angestellten Versuche hatten im November gar keine Treibbeschleunigung, Anfang Dezember eine solche von 3—4 Tagen, gegen Ende Dezember von 5—7 Tagen hervorgerufen und, wie das Protokoll zeigt, im Januar von über 10 Tagen. Nach dem Ergebnis dieser Versuche können wir also von einer abklingenden Ruhe reden, während die Treibmittel bei den anderen Objekten jederzeit schon nach sehr wenigen Tagen gewirkt hatten, also kein Unterschied in der Reaktionszeit sich geltend machte.

Klebs machte in seinen Arbeiten wiederholt darauf aufmerksam, wie bedeutsam ein relativer Nährsalzmangel für den Eintritt der Ruhe werden kann und wie unter reichlicher Nährsalzzufuhr diese ganz ausgeschaltet oder wenigstens hinausgeschoben werden kann, und wie andererseits auch durch erneute Nährsalzzufuhr der Ruhezustand wieder aufgehoben werden konnte. Unabhängig davon wies Lakon nach, daß Zweige ruhender Holzgewächse durch bloßes Einstellen in Knopsche Nährlösung bald austreiben. Diesen wichtigen Einfluß konnte ich an den Knöllchen von *Fegatella supradecomposita* auch feststellen. Der Versuch wurde am 17. Jan. 19 angestellt. Normal trieben die Ruheknospen aus dieser Kulturschale erst Mitte bis Ende Februar aus; als Nährsalzlösung wurde solche nach Marschal verwandt oder Traubenzucker in Verdünnung von 1:100 und 5:100.

			Treibt am	Differenz der Treibgeschwindigkeit
a	Nährlösung	hell	24. Jan.	14 Tage
b	Regenwasser		7. Febr.	
c	Nährlösung	dunkel	29. Jan.	30 Tage
d	Regenwasser		28. Febr.	
e	Regenwasser	sehr hell und warm	31. Jan.	
f	1 % Traubenzucker	hell	4. Febr.	7 Tage
g	5 %		28. Jan.	

Der Einfluß, der der Nährlösung zuzuschreiben ist, geht sogar so weit, daß er ein Austreiben im Dunkelraum zu bewirken vermag, doch sollte *Fegatella supradecomposita* das einzige Objekt bleiben, an dem ich wiederholt diesen Einfluß — auch Traubenzucker hatte gleich gewirkt — feststellen konnte. Zu den Versuchen mit Turionen von der Wasserform von *Myriophyllum* und *Utricularia* wurden sogar 2 %ige Nährlösungen nach Knop und Sachs versucht, ohne daß sich hier ein Ausschlag ergeben hätte.

Mit einer anderen Art von Treibversuchen machte mich noch eine Arbeit von Weber (1918) bekannt. Er erzielte durch Behandlung mit Zyankali, wenn es in der Nachruhe angewendet wurde, bei *Syringa vulgaris* eine günstige Treibwirkung.

Wurde bei Turionen der Landform von *Myriophyllum* ein solches Bad von 0,1 %iger Lösung angewendet, so trieben die behandelten Winterknospen um 5 Tage früher aus als die Kontroll Exemplare. Eine Lösung von 0,05 % rief eine Beschleunigung von 3 Tagen hervor. (Angewendet waren die Bäder am 10. Dezember.)

Diese Treibwirkung hatte Weber der die Permeabilität der Plasmahaut erhöhenden Wirkung des Zyankali zugeschrieben. Da nun auch Aluminiumsalze nach Untersuchungen von Fluri den gleichen Einfluß haben, so sollte auch ihr Einfluß trotz weit vorgeschrittener Ruhe noch nach Möglichkeit untersucht werden. Es wurden die Versuche mit Knöllchen von *Fegatella supradecomposita* vorgenommen und zwar wurde ein Bad von Aluminiumsulfat (1 %, 0,1 %, 0,01 %) 24 Stunden lang angewendet.

Merkwürdig war, daß bei Anwendung der 0,1 %igen Lösung schnellere Keimung erzielt wurde als bei einer 0,01 %igen Lösung, wo doch die Kontrollpflanze noch vor den mit stärkerer Lösung behandelten austrieben.

Ich setzte also am 26. Februar mit Knöllchen, die im Dunkelraum 6 Wochen Zeit zu ihrer völligen Reife gehabt hatten, neue Kulturen an. Das Bad von 1-, 0,5- und 0,25 %iger Aluminiumsulfatlösung hatte 22 Stunden eingewirkt. Schon nach 3 Tagen hatten behandelte wie Kontrollpflanzen, die hell und warm gestanden hatten, ausgetrieben, so daß kein Unterschied zu sehen war. Dieser machte sich erst 2 Wochen später in überraschender Weise geltend. Die gebadeten Pflanzen wuchsen sichtbar schneller und kräftiger, und bei Abbruch des Versuchs am 22. März hatten sie mit 1 %iger Lösung behandelten Pflanzen einen 4—5 mal so großen Thallus entwickelt. Das Wachstum war bei dieser Versuchsreihe annähernd proportional der Stärke des Bades. Ein am

8. März angesetzter Versuch, bei dem wieder Bäder von 1- und 0,5%iger Aluminiumsulfatlösung verwendet wurden, die diesmal 48 Stunden wirkten, ergab wieder keine Treibbeschleunigung, wohl aber wieder in der Woche nach dem Austreiben die gleiche Wachstumsförderung. Das ist umso merkwürdiger, da bei den Zyankalibädern, die in der gleichen Richtung wirken sollen, wohl ein baldiges Austreiben eintrat, dem aber dann ein Zurückbleiben in der Entwicklung folgte. Eine qualitative Aschenanalyse von *Fegatella supradecomposita* ergab einen so bedeutenden Gehalt an Aluminium, daß angenommen werden muß, dieses wird ebenso wie von *Lycopodium* auch von *Fegatella* als Baustoff verwendet. Vielleicht könnten dann durch Zusatz eines Aluminiumsalzes zur Nährlösung die Thalli den ganzen Winter über im Wachstum erhalten werden.

Aus Mangel an geeignetem Material konnte nun aber nicht weiter nachgeprüft werden, ob etwa stärkere Konzentrationen günstiger wirken, welches das Optimum ist und wo die Schädigung anfängt und ob etwa in Verbindung mit Nährsalzbehandlung eine noch weitergehende Wachstumssteigerung zu erzielen ist. Die Kulturen, die bisher angeführt wurden, standen sämtlich im Licht. Wurden Parallelversuchsreihen im Dunkelraum angestellt, so ließ sich auch hier wieder keine Keimung herbeiführen, sondern die Knöllchen litten nach kürzerer oder längerer Zeit empfindlich. Am 6. Dez. 19 in 0,01-, 0,1- u. 1%iger Aluminiumsulfatlösung gebadete Utriculariaturionen konnten dort ebensowenig zum Treiben veranlaßt werden, wie die Fegatellaknöllchen, doch hatten sie bis zum 12. Mai 20 ihre Keimfähigkeit noch nicht verloren, sondern trieben, als ich sie da in einen hellen Raum brachte, nach 3 Tagen aus.

Zusammenfassend ließe sich das Resultat der Arbeit dahin formulieren:

1. Es ließ sich bei den angeführten Wasserpflanzen (*Hydrocharis m. r.*, *Myriophyllum verticillatum*, *Utricularia vulgaris*) und den Lebermoosen (*Fegatella conica*, *Fegatella supradecomposita* und *Pellia calycina*) einschließlich *Pinguicula vulgaris* auch im Sommer die Bildung der Ruheorgane herbeiführen. (Die Ausläuferknospen von *Hydrocharis* zur Ruhe zwingen.)

2. Die Faktoren, die dabei einen wesentlichen Einfluß ausübten, waren Nährsalzmangel, Wassermangel, niedere Temperatur oder schroffer Temperaturwechsel und Lichtmangel, in aufsteigender Reihe.

3. Andererseits ließ sich auch die Bildung der Ruheorgane künstlich hinausschieben (*Myriophyllum*; *Utricularia* und *Myriophyllum* nach

Angaben von Klebs und Glück) oder verhindern (Pellia) durch Aufrechterhaltung derselben Kulturbedingungen, die im Sommer vorhanden waren.

4. Auch an der Aufhebung der Ruhe hat das Licht einen wichtigen Anteil. So kann Lichtmangel das Austreiben verhindern (*Fegatella conica*, *Hydrocharis*), Dauerbeleuchtung es aber fördern.

5. Durch erhöhte Temperatur oder noch besser durch ein mehrstündiges Warmwasserbad ließ sich das Austreiben um einige Tage früher herbeiführen, doch vermochten diese Faktoren das mangelnde Licht nicht zu ersetzen.

6. Mit der Ätherbehandlung konnte keine Treibbeschleunigung erzielt werden, es trat in allen Fällen eine Verzögerung, wenn nicht gar eine schwere Schädigung ein.

7. Die frühtreibende Wirkung eines Zyankalibades konnte an Winterknospen der Landform von *Myriophyllum verticillatum* festgestellt werden, doch ergaben Bäder von Aluminiumsulfat, das in der gleichen Weise wirken soll, nie eine Treibbeschleunigung, wohl aber nach gleichzeitigem Austreiben mit den Kontrollpflanzen eine folgende Wachstumsförderung (*Fegatella supradecomposita*).

8. Als bestes Treibmittel erwies sich die Verletzungsmethode, und zwar war die Treibbeschleunigung annähernd proportional der Größe der Verletzung.

9. Erhöht wurde diese Wirkung noch durch eine mechanische Lockerung der den Knospenschutz bildenden Nebenblätter bei *Hydrocharis*.

10. Eine Injektion von Wasser oder Diastase hatte keinen treibenden Einfluß.

11. In einzelnen Fällen vermochte Nährlösung eine Treibwirkung auszuüben.

12. Genügende Nährsalzzufuhr in Verbindung mit guter Beleuchtung erhielt immer das einmal eingetretene Wachstum auch im Winter aufrecht, während bei Weiterkultur in dest. Wasser sehr bald erneute Ausbildung der Ruheorgane stattfand.

13. Wenn sich aber diese Ruhe durch ungünstige Kulturbedingungen auch im Sommer herbeiführen, durch Aufrechterhaltung der früheren vermeiden läßt, und auch die einmal eingetretene Ruhe willkürlich, gleichgültig wie lange sie schon besteht, unterbrochen und das Wachstum dann aufrecht erhalten werden kann, so kann sie unmöglich als autonom angesehen werden. Wir müssen vielmehr sagen, daß durch Vererbung die betreffenden Organismen die Möglichkeit haben, bei Ein-

tritt ungünstiger Vegetationsbedingungen in den Ruhezustand überzugehen. Wenn es gelänge, optimale Wachstumsbedingungen für jeden einzelnen Organismus zu schaffen, so würde wohl auch keine Ruhe eintreten.

14. Ich möchte die Ruheperiode rechnen von dem Zeitpunkt, wo die betreffenden Organe vollständig ausgebildet sind bis zu dem, wo sie unter optimalen Bedingungen von selbst wieder austreiben. Diese Zeit bezeichnet Johannsen als Mittelruhe, während die Ausbildung der Organe in die Vorruhe fällt, doch kann da ja noch Rückbildung und Weiterwachstum stattfinden, also von eigentlicher Ruhe nicht gesprochen werden. Die an die Mittelruhe anschließende Nachruhe Johannsens wird besser als erzwungene Ruhe bezeichnet. Sie kann durch günstigere Lebensbedingungen ohne weiteres aufgehoben werden, während in der eigentlichen Ruhe (Mittelruhe nach Johannsen) stärkere Reize angewendet werden müssen, um sie aufzuheben.

Vorliegende Arbeit wurde auf Anregung meines sehr verehrten Lehrers, Herrn Geheimen Rat von Goebel, gemacht, dem ich für seine stete freundliche Unterstützung auch an dieser Stelle aufrichtig danken möchte.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

- Bolleter, Eugen, *Fegatella conica*. Beihefte zum botan. Zentralblatt 1905.
Glück, Hugo, Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Jena 1906.
Goebel, K. v., Pflanzenbiologische Schilderungen II, 2. Marburg 1893.
Ders., Organographie der Pflanzen II, 1. Jena 1915.
Howard, Untersuchung über die Winterruheperiode der Pflanzen. Diss. Halle 1906.
Johannsen, W., Äther- und Chloroformnarkose und deren Nachwirkung. Bot. Zentralblatt 1896, Bd. LXVIII.
Ders., Das Ätherverfahren beim Frähtreiben. 2. Aufl. Jena 1906.
Karsten, G., Beiträge zur Kenntnis der *Fegatella conica*. Bot. Zeitung 1887.
Klebs, Georg, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
Ders., Probleme der Entwicklung. Biolog. Zentralblatt 1904.
Ders., Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. Sitzungsber. der Heidelberger Akademie der Wissenschaften 1911.
Ders., Über die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen. Biolog. Zentralblatt 1912.
Ders., Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen. Sitzungsbericht der Heidelberger Akad. d. Wiss. 1913.

58 Margarete Ringel-Suessenguth, Über Ruheorgane bei einigen Wasserpflanzen.

Ders., Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche. Ebenda 1915.

Ders., Über Wachstum und Ruhe tropischer Baumarten. Pringsheims Jahrb. f. wissenschaftliche Botanik 1915.

Ders., Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. Biolog. Zentralbl. 1917.

Lakon, G., Die Beeinflussung der Winterruhe unserer Holzgewächse durch die Nährsalze. Zeitschrift für Botanik 1912.

Ders., Über den rhythmischen Wechsel von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. Biolog. Zentralblatt 1915.

Lorenz, Hans, Kenntnis zur Keimung der Winterknospen von *Hydrocharis morsus ranae*, *Utricularia vulgaris* und *Myriophyllum verticillatum*. Diss. Kiel 1903.

Luetzelburg, Ph. v., Beiträge zur Kenntnis der Utricularien. Flora 1909.

Molisch, Hans, Das Warmwasserbad. Jena 1909.

Schenck, Heinrich, Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.

Simon, S. V., Studien über die Periodizität der Lebensprozesse der in dauernd feuchten Tropengebieten heimischen Bäume. Pringsheims Jahrb. 1914, Bd. LIV.

Späth, H., Der Johannistrieb. Diss. Berlin 1912.

Wagner, R., Über die Anpassungsfähigkeit von *Myriophyllum verticillatum*. Zeitschrift für Entwicklungslehre. Stuttgart 1907.

Weber, Friedl., Über die Abkürzung der Ruheperiode der Holzgewächse durch Verletzung der Knospen, beziehungsweise Injektion derselben mit Wasser. Sitzungsber. der mathem.-naturw. Klasse d. Akad. d. Wiss. Wien 1911.

Ders., Über das Treiben der Buche. Ber. der deutschen bot. Ges. 1916.

Ders., Studien über die Ruheperiode der Holzgewächse II. Sitzungsber. d. mathem.-naturw. Klasse d. Akademie d. Wiss. Wien 1918.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [115](#)

Autor(en)/Author(s): Ringel-Suessenguth Margarete

Artikel/Article: [Über Ruheorgane bei einigen Wasserpflanzen und Lebermoosen 27-58](#)