

P 192
N° 5 B.

MAI

1914

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES

DE CRACOVIE

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES

ANZEIGER

DER

AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN

IN KRAKAU

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

REIHE B: BIOLOGISCHE WISSENSCHAFTEN



CRACOVIE

IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ

1914



L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE A ÉTÉ FONDÉE EN 1873 PAR
S. M. L'EMPEREUR FRANÇOIS JOSEPH I.

PROTECTEUR DE L'ACADÉMIE:

Vacat.

VICE-PROTECTEUR:

Vacat.

PRÉSIDENT: S. E. M. LE COMTE STANISLAS TARNOWSKI.

SECRÉTAIRE GÉNÉRAL: M. BOLESLAS ULANOWSKI.

EXTRAIT DES STATUTS DE L'ACADÉMIE:

(§ 2). L'Académie est placée sous l'auguste patronage de Sa Majesté Impériale Royale Apostolique. Le Protecteur et le Vice-Protecteur sont nommés par S. M. l'Empereur.

(§ 4). L'Académie est divisée en trois classes:

a) Classe de Philologie,

b) Classe d'Histoire et de Philosophie,

c) Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

(§ 12). La langue officielle de l'Académie est la langue polonaise.

Depuis 1885, l'Académie publie le «Bulletin International» qui paraît tous les mois, sauf en août et septembre. Le Bulletin publié par les Classes de Philologie, d'Histoire et de Philosophie réunies, est consacré aux travaux de ces Classes. Le Bulletin publié par la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles paraît en deux séries. La première est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques.

Publié par l'Académie
sous la direction de M. **Ladislav Kulczyński**,
Secrétaire de la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

31 lipca 1914.

Nakładem Akademii Umiejętności.

Kraków, 1914. — Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządkiem Józefa Filipowskiego.

Przyczynek do analizy kojarzeń tańcuchowych. — Contribution à l'analyse de l'association en chaînes.

Mémoire

de M^{lle} **S. ADLER,**

présenté, dans la séance du 3 Février 1914, par M. N. Cybulski m. t.

Le but de ce travail était d'ajouter quelques observations au sujet de la loi qui régit l'apparition spontanée des idées.

L'apparition d'une idée associée est liée à la direction de l'attention spontanée et elle est précédée d'une variation de cette direction. La direction de l'attention spontanée, d'après M. Ribot¹⁾, est toujours déterminée par les états affectifs. Les états affectifs sont toujours accompagnés de tendances affectives sous la forme d'une impulsion ou d'une intention.

Nous pouvons donc supposer, en principe, que l'association spontanée dépend des tendances affectives et qu'elle est même une certaine manière de les satisfaire. Nous nous proposons, dans ce travail, de vérifier cette hypothèse par l'expérience. Dans nos expériences associatives, nous nous sommes servis d'un excitant (évoqueur de l'association) composé de deux mots pour mieux montrer les tendances affectives qu'il contenait. On présente le mot contenant l'idée affective en même temps qu'un autre mot qui est une solution désirable ou non désirable d'un souhait accompagnant la première idée.

L'emploi de deux mots comme excitant nous a permis de saisir d'une façon plus objective la tendance affective qui accompagne l'idée non indifférente, il nous a aidés aussi à mieux faire com-

¹⁾ Ribot: Psychologie de l'attention. Paris. Alcan.

prendre l'excitant à la personne examinée. M. E. Moravcsik¹⁾ a effectué des expériences semblables en se servant d'excitants composés de plusieurs mots. Cependant, dans les expériences de M. Moravcsik il ne s'agissait que de questions de diagnostique. Ce savant ayant en vue d'étudier les différences qui existent dans la manière de réagir des divers individus, ne s'occupe pas du rôle joué dans l'association par les tendances affectives.

Pour compléter les observations effectuées sur la manière dont réagit la personne examinée en réponse aux différentes solutions de la tendance, nous nous sommes servis également d'excitants qui ne pouvaient être commentés ni comme solution positive ni comme solution négative de la tendance. Dans ce but on a composé des groupements absurdes. Un tel groupement se compose de deux idées dont la seconde dans la vie réelle n'est jamais liée à la première et par conséquent ne peut être considérée comme solution d'une tendance.

Nous avons donc trois groupements d'excitants affectifs:

- 1) Les groupements où la tendance a reçu une solution positive.
- 2) Les groupements où la tendance a reçu une solution négative.
- 3) Les groupements où la tendance n'a reçu aucune solution.

Pour l'analyse du rôle de la tendance affective, nous ne pouvions pas nous contenter de l'observation de l'association des idées uniquement à des excitants affectifs. On a dû observer, au contraire, les réactions vis-à-vis des excitants indifférents et comparer ces deux genres de réaction.

Pour assurer l'uniformité de l'expérience, les excitants indifférents étaient également composés de deux mots. Aucune tendance affective n'est éveillée pendant la présentation d'un excitant indifférent; grâce à ce fait on n'a pas pu distinguer, parmi les excitants indifférents, des groupements où une tendance pourrait trouver une solution quelconque. Les groupements diffèrent seulement par leur caractère naturel ou absurde.

Les groupements naturels sont ceux qui se composent de deux idées qui peuvent être liées l'une à l'autre dans la vie réelle. Le groupement „table-encrier“ peut servir d'exemple de ce genre de groupements.

¹⁾ E. Moravcsik: Diagnostische Assocationsuntersuchungen. Allgem. Zeitschrift f. Psychiatrie 1911.

Les groupements absurdes sont ceux dont les deux idées ne sont jamais liées dans la vie réelle, par exemple „soleil-buvard“. Evidemment une pareille distinction est tout à fait relative. Il y a des personnes pour lesquelles les groupements absurdes peuvent être des groupements naturels. Dans nos expériences, ce cas était rare.

L'emploi de deux mots comme excitant complique beaucoup la réaction. Si l'excitant est un groupement naturel, la personne examinée fait la synthèse de ces deux idées et associe à elle comme à une totalité. Dans les groupements absurdes, la synthèse est impossible. Comme il n'est pas toujours possible de synthétiser les deux idées qui composent l'excitant, la personne examinée ne pouvait pas quelquefois exprimer l'association par un seul mot. On a donc prié la personne examinée d'indiquer toutes les représentations et toutes les idées qui s'associaient successivement dans son esprit. L'expérimentateur avait ainsi devant lui toute une chaîne d'idées. De cette manière, la personne examinée pouvait associer non seulement à une synthèse, mais aussi séparément à chacune des deux idées de l'excitant. Le sujet associe alors soit seulement à la première, soit à la seconde idée de l'excitant. Quelquefois la personne examinée associe quelques idées à chacun des mots de l'excitant, commençant par le premier mot ou bien par le second. Dans certains cas, la personne examinée associe quelques mots à la première idée de l'excitant, puis quelques autres à la seconde; elle revient ensuite de nouveau à la première.

Les expériences que nous avons faites étaient disposées de la manière suivante. Sur un carton du mnémomètre de Ranschburg sont écrits les deux mots de l'excitant unis par un trait. On a employé pour une expérience 50 paires de mots, 40 paires étaient des groupements affectivement indifférents et les 10 autres étaient des groupements affectifs. Les excitants affectifs étaient placés entre les excitants indifférents d'une façon irrégulière afin de ne pas permettre à la personne examinée de prévoir quand arriverait un excitant affectif.

Au moment où l'excitant apparaît à l'ouverture du mnémomètre, on fait marcher le chronomètre de M. d'Arsonval qui s'arrête au moment où le sujet prononce la première association. A la fin de l'expérience, le sujet lit tous les groupements et fait ses observations à propos des excitants qui l'ont particulièrement intéressé.

Pour éclairer les associations peu compréhensibles pour l'expérimentateur, on posait des questions à la personne examinée.

Dans l'expérience associative, nous pouvons prendre, pour base de l'analyse des résultats obtenus, le temps de la réaction et son caractère qualitatif. La durée de ce temps est un facteur objectif et mesurable. Ce n'est que l'interprétation des augmentations et des diminutions de la durée du temps des réactions qui reste subjective. Quant à la qualité de la réaction, aucun critère absolu n'existe. Les classifications adoptées par différents observateurs (MM. Wundt, Aschaffenburg, Kräpelin, Bourdon, Claparède, Sommer) ont un caractère soit pratique, soit purement logique.

Comme il ne s'agissait pas, dans nos expériences, de grouper les résultats d'une façon logique ou statistique, mais surtout d'ajouter quelques observations à celles qui se rapportent à l'analyse psychologique de l'origine des idées associées, nous ne nous sommes servis d'aucune classification. Nous avons commencé par essayer de démontrer les différences psychologiques qui existent entre les réactions provoquées par les excitants affectifs et celles qui correspondent aux excitants affectivement indifférents.

Les qualités des réactions associatives qui doivent indiquer le caractère affectif de l'excitant ont été déterminées par MM. Jung et Riklin¹⁾ et par d'autres observateurs appartenant à l'école de Zurich. Mais dans leurs recherches ces auteurs ont particulièrement poursuivi des buts de pratique médicale; pour définir les différentes façons de réagir, ils ont employé des termes grammaticaux et logiques sans s'arrêter à les analyser au point de vue de la Psychologie.

M. Radecki²⁾ montre que toutes les qualités des réactions correspondant aux excitants affectifs qui ont été établies par l'école de Zurich, s'expliquent psychologiquement comme une indication du choix actif qui accompagne ces réactions.

Les tendances affectives spontanées nous poussent toujours à rechercher le plaisir et à éviter le déplaisir. Mais il n'est pas possible de formuler une loi générale d'après laquelle, dans l'association, l'agréable pourrait être atteint ou le désagréable évité. Il im-

¹⁾ Jung et Riklin, Diagnostische Assocationsstudien. Journal f. Psychologie u. Neurologie 1905.

²⁾ W. Radecki, Psychologie de l'association des idées (en polonais) 1913.

porte cependant de remarquer que les sujets examinés confirment, dans les chaînes d'associations, les groupements qui contiennent la solution conforme à leurs vœux. Dans certains cas particuliers, des réactions se produisaient même sous la forme d'un vœu expressément formulé. Si comme excitant nous appliquons un groupement qui contient une solution désagréable, la réaction présente toujours la protestation de la personne examinée contre le contenu de l'excitant. Le tableau No. 1 confirme ce fait.

TABLEAU No. 1.

Les groupements affectifs où la tendance a trouvé une solution positive.

Nombre général des groupements	40
Nombre de cas où le sujet examiné acceptait la solution positive	36

Les groupements affectifs où la tendance a reçu une solution négative.

Nombre général des groupements	25
Nombre de cas où la personne examinée protestait contre la solution négative	21

Les groupements affectifs absurdes.

Nombre général des groupements	24
Nombre de cas où la personne examinée nommait les idées contenant une solution positive de la tendance	16

Le tableau No. 1 montre en même temps qu'une solution positive est en général trouvée par les sujets, même dans les cas où l'on n'a donné aucune solution à la tendance, c'est-à-dire dans les groupements absurdes.

Les réactions vis-à-vis des excitants affectifs peuvent être caractérisées comme une description de la solution positive des tendances éveillées par l'excitant. Evidemment, la chaîne des associations ne peut pas être traitée comme une description logique; considérée ainsi, elle devient souvent incompréhensible pour l'expérimentateur et même pour le sujet. Ce dernier fait se rencontre surtout dans les chaînes d'associations à des excitants qui éveillent des tendances multiples. Dans les autres cas, le manque de liaison logique s'explique par le fait que les associations prononcées sont associées par voie indirecte. Mais, bien que faiblement liées au

point de vue logique, les associations aux excitants affectifs ne perdent presque jamais la liaison proche et intime qui les rattache à l'idée de l'excitant.

Le fait contraire est à noter dans les réactions vis-à-vis d'excitants affectivement indifférents. Nous observons dans ce cas les réactions dont le contenu s'éloigne excessivement de l'idée de l'excitant.

Pour les premières réactions de la chaîne, nous notons le phénomène inverse. Les premières réactions vis-à-vis des excitants indifférents sont, au point de vue purement logique, plus étroitement liées au contenu de l'excitant que les réactions vis-à-vis des excitants affectifs. En général, les réactions vis-à-vis des excitants indifférents peuvent être caractérisées de la manière suivante: les deux ou trois premières réactions de la chaîne sont nommées automatiquement et sans intérêt. Le sujet prend ensuite intérêt à l'une des représentations nommées et commence à associer à cette représentation comme à un excitant plus ou moins affectif.

L'absence de tendances affectives qui accompagneraient l'excitant est la cause pour laquelle l'influence sur la réaction d'une tendance affective liée à l'excitant ne peut pas être admise. L'individu non-excité affectivement ne possède qu'une seule tendance invariable: celle de ne pas faire d'effort.

C'est cette dernière tendance qui fait que la réaction a un caractère automatique et dépend en première ligne des habitudes et des adaptations préalables du sujet. Si parfois la chaîne des réactions perd son caractère automatique, le choix des réactions trahit alors les tendances affectives indépendantes des idées de l'excitant.

La tendance à éviter l'effort se réfléchit aussi dans le fait que, partout où la synthèse des deux idées de l'excitant était possible, les sujets la faisaient tout d'abord, avant de commencer à réagir. Sur 200 groupements naturels, dans 160 cas cette synthèse a été constatée.

On a même parfois essayé de trouver une idée qui pouvait avoir des rapports logiques avec les deux mots des groupements absurdes (par ex. réaction de „sécher“ envers l'excitant „soleil-buvard“).

Pourtant, si le groupement naturel touchait à un événement désagréable pour le sujet, celui-ci refusait souvent de le considérer comme synthèse et l'associait soit aux deux mots pris séparément, soit à l'un des deux mots. Ce fait démontre qu'en cas de conflit

entre la tendance de l'économie de l'effort et la tendance positive d'éviter un déplaisir, c'est la seconde tendance qui devient décisive.

Comme second critère d'analyse, on a pris les durées du temps de réaction. Par l'effet de certaines difficultés dans la technique, on a pu noter seulement le temps de la première réaction, c'est à dire le temps qui s'écoule depuis le moment où l'on présente l'excitant jusqu'au moment où le sujet commence à prononcer la première association.

La possibilité de synthétiser les deux mots était le premier facteur qui exerçait une certaine influence sur les temps de réaction. La statistique montre que la possibilité de synthétiser les deux mots provoque la diminution de la durée du temps de réaction. Les excitants affectivement indifférents, où la possibilité de synthétiser était le seul facteur influençant les temps de réaction, donnent les différences de réaction suivantes: la moyenne des temps de réaction vis-à-vis des excitants composés de groupements naturels est égale à 3.35 sec.; la moyenne des temps de réaction vis-à-vis des excitants composés de groupements absurdes est de 4.24 sec. Moyenne générale 3.40 sec.

En considérant en second lieu l'influence du caractère affectif de l'excitant nous notons les nombres suivants: la moyenne des temps de réaction envers les excitants affectifs est de 4.63 sec., la moyenne des temps de réaction envers les excitants indifférents est égale à 3.40 sec.

L'augmentation du temps de réaction associative en rapport avec le caractère affectif de l'excitant a déjà été discutée par MM. Mayer et Orth¹⁾, Jung²⁾ et Radecki³⁾. Dans nos expériences, il s'agissait surtout de comparer l'action accélératrice ou inhibitrice des différents genres de tendances pour mieux éclairer le rôle de la tendance affective dans l'association.

Le tableau No. 2 donne sous ce rapport les renseignements suivants:

¹⁾ Mayer et Orth. Zur qualitativen Untersuchung der Association. Zeit. f. Psychologie. XXVI.

²⁾ Jung. Ouvr. cité.

³⁾ Radecki. Ouvr. cité et Contribution à l'analyse de l'application en médecine des expériences associatives (en polonais). Neurol. Pol. 1913.

TABLEAU No. 2.

Moyennes des temps de réaction vis-à-vis des excitants affectifs:	
Moyenne générale	4:63 sec.
" " des groupements naturels	4:83 "
" " " " absurdes	4:05 "
Moyenne des groupements naturels où les tendances ont reçu une solution positive	4:80 "
Moyenne des groupements naturels où les tendances ont reçu une solution négative	5:30 "
Moyenne des groupements des idées désagréables auxquels on ajoutait une solution négative	5:59 "
Moyenne des groupements des idées désagréables auxquels on ajoutait une solution positive	4:43 "
Moyenne des groupements des idées agréables auxquels on ajoutait une solution négative	5:01 "
Moyenne des groupements des idées agréables auxquels on ajoutait une solution positive	4:64 "

En comparant d'abord les temps de réaction en réponse aux excitants groupés d'une manière naturelle ou absurde, nous remarquons un phénomène contraire à celui qui a été constaté par l'analyse des excitants affectivement indifférents. La moyenne des temps de réaction vis-à-vis des excitants groupés d'une manière absurde est plus petite (4:05) que la moyenne des temps de réaction vis-à-vis des excitants groupés d'une façon naturelle. Ce phénomène s'explique par le fait que, dans les groupements affectifs absurdes, le mot affectif absorbe toute l'attention du sujet et raccourcit le temps du choix de la première source d'association. En réalité, les mots affectifs étaient toujours cette source dans les groupements absurdes. Sur 24 cas, 24 fois les sujets ont commencé la chaîne des associations par une idée associée à la représentation affective.

La comparaison des deux moyennes suivantes du tableau No. 2 est particulièrement caractéristique. Les groupements où la tendance était tranchée d'une manière positive donnent des temps de réaction plus courts (4:80) que les groupements où la tendance a reçu une solution négative (5:30). Nous voyons ici sous une forme nouvelle l'expression du contentement des sujets dans les premiers cas et de leurs sentiments de protestation dans les seconds. Dans ces derniers cas, la personne qui refuse d'accepter la solution proposée dans le groupement doit trouver une autre forme pour satisfaire

la tendance; c'est ce qui rend la réaction plus longue. En acceptant la direction de l'association suggérée dans les groupements où la tendance a reçu une satisfaction positive, le sujet ne cherche rien, il complète seulement le contenu suggéré.

La comparaison des dernières moyennes du tableau No. 2 met encore plus en relief le fait que la direction (voulue ou non voulue) de la solution d'une tendance est le facteur décisif dans l'association.

Le caractère qualitatif de l'idée qui sert d'excitant n'a aucune influence sur le prolongement du temps de réaction. Les solutions positives (voulues) raccourcissent les temps de réaction, indépendamment de l'idée agréable ou désagréable qu'elles suivent. Par contre, les solutions négatives (non voulues) provoquent toujours une augmentation.

Il est intéressant de noter les diminutions les plus considérables qui accompagnent les réactions en réponse aux excitants contenant une idée désagréable accouplée à une autre exprimant une solution positive. Dans ce cas, le sujet reconnaissant l'idée désagréable dans les liaisons associatives, en général désagréables, accepte d'autant plus volontiers la solution proposée, en diminuant d'autant le temps du choix de la réaction.

Les résultats généraux de notre discussion peuvent être résumés comme il suit:

1) L'association, en tant qu'elle représente un processus psychique spontané, dépend des tendances affectives.

2) Les tendances qui dirigent l'association sont ou bien liées à l'idée de l'excitant associatif (excitants affectifs) ou elles sont indépendantes de cette idée (excitants affectivement indifférents).

3) La satisfaction des tendances pendant l'association à des excitants affectifs a lieu en général par une description de la solution voulue de ces tendances. D'ailleurs, cette description peut manquer de liaison logique, grâce à la multiplicité des tendances éveillées et grâce à la circonstance que plusieurs idées sont associées médiatement.

4) L'association aux excitants affectivement indifférents satisfait, par son caractère automatique, la tendance à éviter tout effort. Souvent l'association devient alors l'expression des tendances affectives indépendantes du contenu de l'excitant (association esthétique, spirituelle etc.).

Les prémisses sur lesquelles nous avons basé ces conclusions sont les suivantes:

1) Dans les chaînes d'association à des excitants affectifs, le sujet protestait contre le groupement où la tendance recevait une solution négative; il exprimait un consentement au contenu des excitants qui exprimaient une solution voulue des tendances affectives.

2) Le contenu des idées associées à des excitants affectifs, même dans les chaînes très longues, reste toujours lié au contenu des excitants.

3) Les temps de réaction qui sont plus longs dans les réactions vis-à-vis des excitants affectifs, plus courts dans les réactions qui suivaient les excitants affectivement indifférents, éprouvent une augmentation particulièrement considérable précédant les associations aux groupements où la tendance a été tranchée d'une manière négative.

4) Le caractère absurde des groupements affectifs diminue le temps de réaction, le même caractère des groupements indifférents prolonge le même temps.

5) La diminution de la durée des temps de réaction qui suivent les groupements naturels affectivement indifférents prouve qu'une tendance existe vers la synthèse des deux mots de l'excitant et qu'en même temps il y a une tendance à économiser l'effort.

6) Le contenu des idées associées à des excitants affectivement indifférents dans la chaîne d'association perd en général une liaison directe avec l'idée de l'excitant.

7) Les premières réactions vis-à-vis des excitants indifférents sont logiquement plus proches du contenu de l'excitant que les réactions vis-à-vis des excitants affectifs.

Ce travail a été exécuté sous la direction de M. W. Radecki. Je tiens à le remercier bien sincèrement de m'avoir suggéré le problème dont je me suis occupée et de m'avoir aidée d'une manière très complaisante dans l'exécution des expériences et la rédaction du Mémoire.

Studia nad rozwojem beztlenowców w pożywkach z wolnym dostępem i bez dostępu powietrza. — Étude comparative de la culture des anaérobies dans des milieux privés d'air et dans des milieux exposés à l'air.

Note

de M. T. **DZIERZKOWSKI**,

présentée, dans la séance du 4 Mai 1914, par M. E. Godlewski fils.

Il y a quelques ans encore, on ne connaissait d'autre culture d'anaérobies que la culture dans des milieux privés d'air, c'est à dire des milieux dont on avait aspiré l'air à l'aide d'une machine pneumatique, ou bien dans lesquels l'air était refoulé et remplacé par un gaz inerte, généralement l'hydrogène, ou enfin dans lesquels l'oxygène de l'air était absorbé par une substance très oxydable, comme par exemple l'acide pyrogallique en solution alcaline. Cependant les recherches de M. Tarozzi, de M. Wrzosek et de divers autres auteurs montrèrent qu'il était possible de cultiver les anaérobies dans les milieux liquides usuels à condition d'additionner par exemple le bouillon d'une quantité déterminée d'une substance réductrice, comme par exemple le tissu végétal ou animal. Ce nouveau moyen de culture offre des facilités considérables au point de vue de la technique. Je me suis proposé de comparer l'ancienne et la nouvelle méthode de culture et de rechercher si des différences dans l'intensité et dans le temps de développement de ces cultures et de leurs spores existent.

J'ai poursuivi mes études sur 3 espèces d'anaérobies: le bacille du charbon symptomatique, le vibrion septique et le tétanos. Les germes de ces bacilles furent cultivés pendant quelques années au laboratoire dans du bouillon additionné de différents tissus animaux et végétaux et exposé au libre accès de l'air. Pour effectuer mes

expériences, je me servais d'un bouillon contenant 1% d'extrait de viande de Liebig, 1% de peptone et 0.5% de chlorure de sodium, auquel j'ajoutais chaque fois un morceau de tissu animal ou végétal frais ou bien séché dans les quantités suivantes:

1. foie frais de veau ou de souris blanche: 1.0 gr.,
2. foie séché de veau ou de souris: 0.5 gr.,
3. pomme de terre fraîche: 1.0 gr.,
4. pomme de terre séchée: 0.4 gr.,
5. betterave blanche fraîche: 2.0 gr.

Dans les dernières expériences, touchant le tétanos, j'ai essayé d'augmenter les doses des tissus additionnés; je supposais, en effet, que les quantités énumérées ci-dessus ne suffisaient pas pour le développement abondant du tétanos. Dans mes premières expériences, j'ai opéré sur 10 cm³ de bouillon, dans les autres sur 15 cm³, vu qu'un bon développement d'anaérobies exigeait une couche plus profonde de liquide. On peut résumer de la manière suivante le procédé de la préparation de ces milieux. On dépose les tissus exactement pesés (la pomme de terre et la betterave étaient toujours préalablement pelées et lavées) dans des tubes de bouillon. Il est important d'éviter la compression des tissus (surtout dans le cas du foie frais) car le sang qui en sort embrouille les bouillons et empêche d'apercevoir que celui-ci est devenu trouble par suite du développement de la culture. On stérilise les milieux à l'autoclave pendant 20' à 120° C. et l'onensemence après le refroidissement. En cas d'un retard dans l'ensemencement, il est préférable de stériliser à nouveau. Les milieux ainsi traités ne perdent rien de leur limpidité première; seul le bouillon additionné de foie séché prend une teinte plus foncée; la pomme de terre séchée se réduit en bouillie dont les parcelles ne tardent pas à se déposer au fond du tube laissant au dessus d'elles une couche de liquide légèrement opalescent. Ce n'est que dans les dernières expériences avec le tétanos que l'on a pu obtenir un bouillon tout à fait transparent et qui ne présentait aucune trace d'opalescence.

Au cours de mes études je comparais le développement des anaérobies dans ces milieux avec le développement dans des milieux privés d'air, ou dans des milieux dans lesquels la pénétration de l'air était restreinte. Ces milieux étaient: le bouillon habituel dans des tubes de Novy et Maassen où les anaérobies se développaient au sein d'une atmosphère d'hydrogène; des tubes de Buch-

ner, la gélose glucosée à 0.2% en couche profonde, le bouillon glucosé à 0.2% sous une couche de paraffine solide. L'hydrogène que je laissais passer par les tubes de Novy et Maassen provenait d'un appareil de Kipp et était dépourvu d'As et de O₂ par barbotage dans une solution de nitrate d'argent à 10% et dans une solution d'acide pyrogallique à 10%, additionnée de quelques gouttes de lessive de soude. Le passage d'hydrogène par ces tubes n'était interrompu que lorsque le gaz qui s'échappait du tube s'allumait sans explosion. Je me servais de deux types de tubes de Buchner. Les uns étaient plus grands et pouvaient contenir 10 à 15 cm³ de bouillon, les autres, plus petits, ne contenaient que 5 cm³. En employant les premiers, je plaçais dans le tube extérieur 1 gr. d'acide pyrogallique, 9 cm³ d'eau et 1 cm³ de lessive de potassium: en me servant des seconds, je ne mettais que la moitié de ces quantités. Tous ces milieux, de même que les milieux exposés à l'air, étaient stérilisés pendant 20' à 120° C. etensemencés de 3 anses de culture de bouillon d'anaërobies dont je faisais l'étude. Je les transportais dans une étuve réglée à 37° C. et je notais ensuite les effets de la culture, en premier lieu le temps dans lequel ces milieux commençaient à devenir troubles, la quantité des gaz produits par les anaërobies et leur faculté de produire des spores. Je me suis contenté de 9 expériences, trois avec chaque espèce d'anaërobies en question, mais tout en ensemençant plusieurs séries de ces milieux. Ces expériences me conduisirent aux conclusions suivantes. Les milieux les plus propices à la culture des bacilles du charbon symptomatique, du vibrion septique et du tétanos sont les suivants: le bouillon additionné de pomme de terre séchée (bouillon 10—15 cm³, pomme de terre 0.4—0.75 gr.) et le bouillon additionné de foie de veau ou de souris frais ou séché (bouillon 10—15 cm³, foie séché 0.5—0.75 gr., foie frais 1.0—1.5 gr.). Le développement des anaërobies dans les milieux cités a été plus rapide que dans la gélose glucosée à 0.2% en couche profonde, dans le bouillon glucosé à 0.2% sous une couche de paraffine solide, dans les tubes de Novy, Maassen et Buchner. Malgré l'exposition à l'air, les anaërobies se développaient toujours dans ces milieux, tandis que, dans les milieux privés d'air, le développement était irrégulier et variable. Les spores se formaient également dans les milieux privés d'air et dans les milieux exposés à l'air.

Przyczynek eksperymentalny do analizy wyboru wyobrażeń skojarzonych. — Contribution expérimentale à l'analyse du choix des représentations associées.

Note

de M^{lle} R. NUSSENBLATT,

présentée, dans la séance du 4 Mai 1914, par M. N. Cybulski m. t.

Pour faciliter l'analyse des facteurs qui influent sur le choix des représentations nommées pendant l'expérience associative, on a remplacé celle-ci par l'expérience du choix d'un des deux mots présentés simultanément au sujet. Cette technique de l'expérience permettait à l'expérimentateur de noter non seulement les idées choisies mais également les idées omises.

Les mots ont été présentés, groupés par deux, à l'ouverture de l'écran du mnémomètre de Ranschburg. Le temps de la première réaction était noté à l'aide du chronomètre de M. d'Arsonval à $\frac{1}{100}$ de seconde.

Après la présentation de 60 excitants on répétait l'expérience.

Désirant élucider particulièrement le rôle que joue dans le choix de l'idée associée son caractère affectif, on a pris en considération, pendant la préparation des excitants, surtout le caractère soit affectif soit affectivement indifférent des représentations présentées au sujet. Parmi les excitants affectifs, on distinguait d'avance les représentations positivement affectives et celles qui ont un caractère affectif négatif. Le facteur émotionnel ne pouvait pas être pris en considération d'avance, cependant on a souvent constaté son influence *a posteriori*. Les expériences ont abouti aux données suivantes:

1. Si l'on présentait au sujet une paire de mots dont un ou

deux désignaient des idées affectives pour lui, celui-ci choisissait régulièrement les représentations affectives positives, omettant les idées affectivement négatives. Ainsi, sur 269 représentations affectivement positives pour les sujets respectifs, on en a choisi 254 c'est-à-dire 94·5%.

Sur 135 représentations affectivement négatives, on en a omis 121 (89·5%).

Les exceptions notées étaient provoquées par: a) la nécessité de choisir une idée désagréable quand les deux mots présentés simultanément désignaient tous les deux de telles idées b) par l'omission des idées agréables que les sujets considéraient comme irréalisables pour eux c) par l'impossibilité de détourner l'attention d'une idée désagréable émotive si elle était présentée avec un mot indifférent.

2. Le caractère sentimental marqué des excitants facilitait le choix et diminuait la durée du temps de réaction, le caractère émotionnel inhibait la réaction. Les valeurs moyennes des temps de réaction envers les excitants sentimentaux sont égales à 2·514 sec. (dans les premières expériences) et à 1·312 sec. (dans les expériences répétées). Les moyennes des temps de réaction émotionnelle sont égales à 5·593 sec. et à 2·628 sec. Les moyennes des temps de réaction pour les excitants affectivement indifférents sont égales à 3·656 sec. et à 2·121 sec.

3. Les résultats du choix d'une des deux idées affectivement indifférentes présentées simultanément dépendaient uniquement d'une actualité plus ou moins grande de l'une des deux idées. Au cas où les deux mots exprimaient des idées peu ou également actuelles, le choix était inhibé ou même il devenait impossible (on a noté 9 cas où le sujet a refusé de choisir).

4. Dans les expériences répétées, le choix restait en général invariable; sur 585 réactions répétées, dans 543 cas (92·83%) le choix tombait, dans la seconde expérience, sur le même mot que dans la première.

5. Les rares exceptions se rattachent surtout aux excitants affectifs (32 cas), puis, en second lieu, aux indifférents (10 cas). Le choix d'un excitant affectif différent, à la seconde reprise d'une expérience, de celui qui avait été fait dans la première, dépendait dans certains cas d'une reconnaissance modifiée de l'excitant; dans d'autres cas, dans lesquels on avait à choisir des idées avec un

contenu affectif faible, la disposition affective momentanée (la „Stimmung“) décidait du choix.

Les modifications du choix des excitants indifférents dépendaient surtout d'une tendance à varier l'expérience qui causait de l'ennui au sujet.

6. Les temps de réaction sont plus courts dans les expériences répétées; des diminutions particulièrement considérables sont à noter quand on répète l'expérience avec des excitants émotionnels. La moyenne des temps de réaction dans les premières expériences est de 3.399 sec., la même moyenne dans les expériences suivantes est 2.102 sec. Pour les excitants émotionnels, nous notons les nombres respectifs de 5.593 sec. et 2.628 sec.

Les conclusions que nous avons déduites de ces résultats et qui se rattachent à l'analyse des processus associatifs sont les suivantes:

1. Le choix d'une idée associée à un excitant affectif se distingue par son caractère psychiquement actif. La direction de l'association dépend de la direction et du contenu des tendances affectives éveillées par l'excitant.

2. Les processus qui consistent à nommer une idée agréable ou d'omettre une idée désagréable satisfont les tendances affectives.

3. Les réactions vis-à-vis des excitants émotionnels sont inhibées.

4. L'association à des excitants indifférents est un processus psychiquement passif et automatique qui dépend exclusivement des adaptations et des habitudes préalables du sujet.

Ce travail a été exécuté sous la direction de M. W. Radecki. Je le remercie cordialement de m'avoir suggéré le problème dont je me suis occupée et de m'avoir aidée et conseillée pendant son exécution.

O warunkach rozwoju letnich jaj wioślarek. — Untersuchungen über die Entwicklungsbedingungen der Sommer-eier von Daphnia pulex und anderen Cladoceren.

Mémoire

de M. M. RAMUET,

présenté, dans la séance du 4 Mai 1914, par M. M. Siedlecki m. c.

Die Eibildung und die Embryonalentwicklung bei den verschiedenen Gattungen der Cladoceren wurde schon mehrmals untersucht. A. Weismann war der erste, der die Frage der embryonalen Ernährung während des Aufenthaltes der Embryonen in dem Brutraume des Muttertieres bearbeitet hat. Er kam zu der Ansicht, daß bei allen Arten der Cladoceren die Ernährung der Embryonen im Brutraume mittels eines Nährsaftes stattfindet; er hat dies jedoch nur für manche Gattungen, wie *Moina*, *Polyphemus* und *Bythotrephes* mit voller Sicherheit bewiesen. Eine Neubearbeitung dieser Frage seitens anderer Autoren habe ich nicht gefunden. In manchen Arbeiten (Grobben, Samter) bin ich nur einzelnen Bemerkungen begegnet, die sich ausschließlich auf die embryonale Ernährung bei den Gattungen *Moina* und *Leptodora* beschränken, jedoch die Frage der Ernährung bei den ganz anders gestalteten Arten der Gattung *Daphnia* und ihrer Verwandten nicht berühren; in der Arbeit Weigold's über *Euryercus* (Biologische Studien, 1910, S. 12, Z. 22—27) finde ich eine Notiz, die die Auschauung Weismann's vollkommen bestätigt. In meinen Untersuchungen habe ich deswegen vor allem die Frage berührt, ob und auf welche Weise die Ernährung der Embryonen stattfindet in dem Brutraume bei *Daphnia pulex*, *Euryercus lamellatus* sowie manchen anderen Arten, und zwar solchen, in deren Brutraume A. Weismann keine Nährflüssigkeit sezernierenden

Organe gefunden hat, deren Eier reichlich mit Dotter ausgestattet sind und bei denen der Größenunterschied zwischen dem in den Brutraum aus dem Ovar übergetretenen Ei und dem den Brutraum verlassenden Embryo nicht so auffallend groß ist wie bei den Gattungen *Moina*, *Polyphemus* und *Bythotrephes*.

Material und Methoden.

Zu meinen Beobachtungen und Experimenten habe ich vorwiegend die Art *Daphnia pulex* De Geer gebraucht. Zur Vergleichung dienten mir die Gattungen *Eurycercus*, *Sida*, *Simocephalus*, *Peracantha*, *Lathonura*. *Daphnia pulex* und *Eurycercus lamellatus* wurden in der Umgebung von Krakau, andere Arten in den an der galizisch-schlesischen Grenze gelegenen Teichen gesammelt. Die Beobachtungen machte ich stets in derselben Gegend, wo die Tiere gefangen wurden, da der Transport der lebenden Cladoceren im Eisenbahnzuge auf weitere Entfernung hin einen schädigenden Einfluß auf ihre Lebensfähigkeit ausübt. Die gefangenen Tiere züchtete ich oft längere Zeit in mit Teichwasser gefüllten Aquarien.

Meine Experimente bezogen sich auf die sogenannten Sommer Eier und die sich aus denselben parthenogenetisch entwickelnden Embryonen. Ich suchte in dem frisch gefangenen oder in dem kultivierten Material die trächtigen Weibchen heraus, zog mit einer Nadel vorsichtig die Eier bzw. die Embryonen aus dem Brutraume hervor und züchtete sie in destilliertem Wasser bzw. einer anderen Flüssigkeit auf Uhrgläschen in einer feuchten Kammer in der Zimmertemperatur. Große Aufmerksamkeit verwendete ich darauf, die Embryonen während des Herausnehmens nicht zu verletzen, da sie sich sonst nicht weiter entwickelten und bald zugrunde gingen. In vielen Fällen war eine genaue Bestimmung des Alters der betreffenden Embryonen nötig; zu diesem Zwecke nahm ich Weibchen, die im Ovar reifende Eier besaßen, notierte den Zeitpunkt des Übertretens der Eier in den Brutraum und holte diese immer nach einer bestimmten Zeit hervor.

I. Untersuchungen über die Reaktion des Darmes bei erwachsenen Daphnien und älteren Embryonen.

Da es nicht ausgeschlossen erschien, daß von dem nahe am Brutraume gelegenen Darms der erwachsenen Daphnien einige

Stoffe in den Brautraum diffundieren könnten, wollte ich, bevor ich mich mit der Frage der embryonalen Ernährung beschäftigte, zuerst die Beschaffenheit des Darmkanals der *Daphnia pulex* besser kennen lernen. Zu diesem Zwecke untersuchte ich mit Hilfe verschiedener Farbstoffe den Darmkanal der *Daphnia*.

Mittels Lackmus und Neutralrot erhielt ich im vorderen Darmabschnitt eine Färbung, die auf eine saure Reaktion hinweist; die Färbung tritt am stärksten in den sogenannten Leberhörnchen auf. Im vorderen, dicht hinter dem Kopfabschnitte liegenden, gebogenen Teil des Darmes zeigt Lackmus eine deutliche rote Färbung; diese Reaktion wird schwächer und tritt weniger deutlich in dem zwischen dem Herzen und der hinteren Darmbiegung gelegenen Abschnitte hervor. Der im Postabdomen gelegene Teil des Darmrohres weist, mit Lackmus untersucht, keine deutliche alkalische Reaktion auf; Neutralrot wird in diesem Darmteile orange-gelb, was auf eine schwache alkalische Reaktion schließen läßt.

Bei Verabreichung von roten Fettfarbstoffen mit der Nahrung (am besten eignet sich dazu Sudan III und IV) färbt sich der Darm intensiv rot, und zwar auch nur im vorderen und mittleren Abschnitte. Man kann also annehmen, daß die Sudan lösende Substanz bei der *Daphnia* sich nur im vorderen Darmabschnitt befindet, und zwar in der Gegend, wo auch eine Säure auftritt.

Dieselben Reaktionen erhielt ich auch in Versuchen mit Embryonen, die in späteren Stadien der Entwicklung standen, also nachdem sich in ihrem Darmkanal bereits ein Lumen gebildet hatte. Den zur Färbung verwendeten Fettfarbstoff verabreichte ich sowohl erwachsenen Tieren wie auch reifenden Embryonen „in substantia“ im Wasser fein verteilt. Die sich im Wasser lösenden Indikatoren wurden in Lösung verwendet.

Ebenso wie bei erwachsenen Tieren konnte ich auch bei Embryonen im vorderen Darmabschnitte eine saure, im mittleren eine neutrale und im hinteren eine nicht sehr deutlich auftretende alkalische Reaktion konstatieren. Beachtenswert ist dabei, daß schon bei Embryonen, bei denen der Darm noch nicht zu funktionieren begonnen hat, der Unterschied der Reaktion einzelner Darmteile vorhanden ist. Dieser Umstand dürfte auf eine Vorbereitung des Darmes zur späteren Funktion hindeuten.

II. Die intravitale Färbung der jungen Embryonen der *Daphnia pulex* mittels der Fettfarbstoffe.

Ich habe bemerkt, daß während der Ernährung eines trächtigen Weibchens mittels eines Fettfarbstoffes dieser nach kurzer Zeit in den Ölkugeln der im Brutraume sich befindenden Embryonen auftrat. Man konnte also scheinbar mit Recht annehmen, es handle sich in solchen Fällen um ein Übertreten des Fettfarbstoffes in gelöstem Zustande aus dem Mutterkörper durch die Brutraumflüssigkeit in das Innere der Embryonen. Man hätte also darin einen unmittelbaren Beweis für das Übertreten auch der ernährenden, Sudan lösenden Substanzen aus dem Muttertiere in den Körper der Embryonen.

Um diese Frage zu lösen, versuchte ich zuerst trächtige Weibchen, die entweder nur reifende Eier im Ovar oder junge Eier bezw. junge Embryonen im Brutraume führten, in einer mit Sudan III oder IV gefärbten wässrigen Ölemulsion zu züchten, doch ergaben die Experimente keine befriedigenden Resultate, weil die Tiere nur wenig Öl von der Emulsion aufnahmen. Ich fütterte deshalb trächtige Weibchen fortan mit fein pulverisiertem Sudan III und IV und erreichte damit auch meinen Zweck, da die Tiere in der Tat sehr viel von dem Farbstoffe aufnahmen.

I. Bei Daphnien mit reifenden Eiern im Ovar tritt nach Aufnahme von Sudan „in substantia“ die rote Farbe zuerst im Darmkanal, eine kurze Zeit später in den Ölkugeln der reifenden Eier auf. Diese Erscheinung ließe sich unschwer durch die von Weismann bewiesene, im Ovar stattfindende Ernährung der Eier erklären. Man steht hier aber vor zwei Möglichkeiten: entweder wird der Fettfarbstoff von den Darmzellen in das Blutplasma aufgenommen, dort reduziert und entfärbt und erscheint nachher wieder im Ei in seiner ursprünglichen Farbe, oder er sammelt sich, ohne seine Beschaffenheit zu verändern, in gelöstem Zustande oder als feine Emulsion im Ei bezw. in den Embryonen an. Da ich an Daphnien, die farbloses Blut besitzen, trotz der intensiven Färbung des Darmes keine Färbung des Blutes konstatieren konnte, da weiter die Nährzellen im Eierstock keine nachweisbare Färbung mit Sudan aufwiesen, so erscheint mir der erstgenannte Weg, den der Farbstoff durchlaufen muß, mehr plausibel.

II. Wenn ich die Daphnien, die bereits im Brutraume Eier oder

Embryonen enthielten, mit Sudan fütterte, erschien die rote Farbe in der Nachkommenschaft erst später (nach einigen bis zehn Stunden) und mit Sicherheit war sie erst in den von Eischalen schon befreiten Embryonen nachweisbar.

In jungen, aus dem Brutraume herausgenommenen Embryonen, die ich auf Uhrgläschen im Wasser mit pulverisiertem Sudan züchtete, war die rote Färbung auch, und zwar auch bei sehr jungen Embryonen erst nach dem Bersten der Eihaut. [Für Kulturen außerhalb des Muttertieres gebrauchte ich statt Sudan auch manchmal das etwas giftige Indophenol. Die Färbung erschien in ganz analoger Weise erst nach dem Bersten der Eihaut.] In diesen Fällen war die Anwesenheit einer ernährenden, Sudan lösenden Substanz ausgeschlossen, und dennoch konnte der Fettfarbstoff „in substantia“ die Fettelemente eines Embryos färben.

Bei Tieren, die in Wasser mit fein verteiltem Fettfarbstoff gezüchtet werden, ist es nicht ausgeschlossen, daß die im Brutraum befindlichen Embryonen den Farbstoff nicht durch Vermittlung des Mutterkörpers und seiner Säfte, sondern direkt aus dem umgebenden Wasser aufnehmen, welches bei heftigen Bewegungen des Rumpfes in den geöffneten Brutraum gelangen und sich mit der denselben erfüllenden Flüssigkeit vermischen kann.

In den parallelen Experimenten mit der Indophenolemulsion gingen die Embryonen in einem gewissen Stadium zugrunde, ohne die ausgebildete Form erreicht zu haben, wahrscheinlich infolge der giftigen Beschaffenheit dieses Farbstoffes; nach dem Tode der Embryonen wurde die Färbung in den Ölkugeln intensiver.

III. Die künstlichen Kulturen der Sommereier und Sommerembryonen außerhalb des Brutraumes.

In Experimenten mit den Farbstoffen konnte ich fast immer beobachten, daß die dem Brutraume entnommenen Embryonen nicht nur am Leben blieben, sondern sich auch weiter entwickelten. Diese Tatsache stand im Widerspruche mit den Beobachtungen Weismanns, der angibt, daß in seinen Versuchen über die Zucht der dem Brutraume entnommenen Embryonen welcher auch immer Cladoceren die Kulturtiere stets dahinstarben. Ich habe mir also die Frage gestellt, ob der Aufenthalt im Brutraum überhaupt für die Entwicklung der *Daphnia*-Embryonen unentbehrlich

sei. Ich wollte erst nach der Entscheidung dieser Frage die eventuelle ernährende Beschaffenheit des Brutraumes untersuchen.

A. Weismann nimmt an, daß bei *Daphnia* und anderen Cladoceren-Gattungen (*Moina*, *Polyphemus* und *Bythotrephes* ausgenommen) die Ernährung der Embryonen auf solche Weise stattfindet, daß das Blutplasma aus dem in der Schalenduplikatur strömenden Blute unter erhöhtem Drucke durch die innere, äußerst dünne Schalenlamelle in den Brutraum filtriert wird.

In diesem Fall ernährt das Blutplasma als ein Bestandteil der Brutraumflüssigkeit die Embryonen. A. Weismann führt als einen Beweis für seine Vermutung den Umstand an, daß die aus Wintereiern auschlüpfenden, zum selbständigen Leben bereits befähigten Embryonen eben so groß wie die aus den Sommereiern ausgeschlüpfen, den Brutraum verlassenden sind und daß dennoch die Sommereier bedeutend kleiner sind als die Wintereier. Ohne Nahrungszufuhr könnte dieser Größenunterschied nicht ausgeglichen werden.

Um die von Weismann scharf betonte Unentbehrlichkeit des Brutraumes näher zu prüfen, holte ich auf die oben beschriebene Weise die Embryonen aus dem Brutraume des Muttertieres heraus und kultivierte sie teils in destilliertem, teils in filtriertem Teichwasser. In welchem Stadium immer die Embryonen herausgenommen worden waren, entwickelten sie sich, falls der Eingriff ohne Verletzung des Embryos geschehen war, weiter in ähnlicher Weise wie im Brutraume und die zur völligen Entwicklung nötige Zeitdauer war die gleiche.

Diese Beobachtung bezieht sich nicht nur auf die schon von der Eischale befreiten Embryonen, sondern auch auf die jüngeren Formen, die in der Eischale, der sog. Dotterhaut, eingeschlossen sind. Diese Schale platzt gewöhnlich am zweiten Tage der Entwicklung, etwa 30—40 Stunden nach dem Übertreten des Eies in den Brutraum; der befreite Embryo besitzt schon die Anlagen der Beine und der Antennen, die paarige Anlage des Auges dagegen ist noch nicht sichtbar.

Die jungen, noch in der Eihaut eingeschlossenen Embryonen entwickeln sich jedoch außerhalb des Brutraumes nicht immer so regelmäßig und die Regelmäßigkeit der Entwicklung ist in gewissem Grade von der Zeit, die die Eier im Brutraume verblieben waren, abhängig.

Zu den Eierkulturen erwiesen sich außer der Art *Daphnia pulex* besonders die Arten *Simocephalus vetulus* und *Eurycercus lamellatus* als geeignet. Ich kann als sicher feststellen, daß bei allen diesen drei Arten die Eier, in denen das Blastoderma schon gebildet wurde, zur selbständigen, normalen Entwicklung fähig waren. Die Entwicklung verlief normalerweise bis zur Erreichung des Stadiums, in welchem die Embryonen den Brutraum in natürlichen Verhältnissen verlassen. In manchen Kulturen gelang es mir, noch weitere Entwicklungsstadien zu erhalten, indem ich die in der Kultur herangezüchteten Embryonen in ein größeres Gläschen übertrug und eine kleine Menge von grünem Algenfutter zusetzte.

Die weitere Entwicklung verlief in solchen Fällen ebenso regelmäßig, wie die vorher erwähnte embryonale. Die Resultate meiner diesbezüglichen Forschung sind aus den nachstehenden Untersuchungen ersichtlich.

A. *Daphnia pulex*.

Aus einer größeren Anzahl von *Daphnia*-Eierkulturen wurden ungefähr zwanzig ausgewählt, um die Entwicklungsfähigkeit dieser Eier unter künstlichen Bedingungen außerhalb des Brutraumes zu prüfen.

Eine solche Kultur bestand gewöhnlich aus Eiern, die gleichzeitig in einem Wurf aus dem Ovar eines Muttertieres in den Brutraum übergetreten waren. Zu den Kulturen war entweder destilliertes oder filtriertes oder auch unfiltriertes Teichwasser gebraucht. Die Eier wurden in verschiedenen Stadien herausgenommen; als jüngste Stadien wurden zur Untersuchung solche Eier verwendet, an denen zwar noch keine Differenzierung der äußeren Körperteile des Embryos zu bemerken war, jedoch die Entwicklung bereits begonnen hatte.

Die Qualität des gebrauchten Wassers übt in der Regel keinen Einfluß auf die Entwicklung solcher Eier aus. Nicht einmal destilliertes Wasser wirkt auf die Entwicklung hemmend. (Nur sehr junge Eier verhalten sich in destilliertem Wasser etwas anders, worüber unten näher berichtet wird). Nicht gleichgültig für die Entwicklung der Eier ist aber die Anwesenheit der Mikroorganismen, die in Teichwasser gewöhnlich in großer Anzahl vorhanden sind. Infusorien und andere Mikroorganismen wie Bakterien u. s. w. sammeln sich in großer Menge um die bewegungslosen Eier an und

wirken oft nachteilig auf die Weiterentwicklung, und manchmal habe ich im Teichwasser geführte Kulturen mit unzähligen Mikroorganismen infiziert gefunden.

Die überwiegende Mehrzahl (90%) der Kulturen von Daphnieniern entwickelte sich jedoch vollkommen normal und es resultierten daraus sowohl in unfiltriertem als auch in filtriertem und sogar in destilliertem Wasser aus Eiern, die dem Brutraume entnommen worden waren, vollständig normal entwickelte, zum selbständigen Leben befähigte Tiere aus.

B. *Simocephalus vetulus*.

Die Eier und Embryonen dieser Art züchtete ich in sieben Kulturen in filtriertem Wasser. Jede Kultur bestand aus Eiern, die

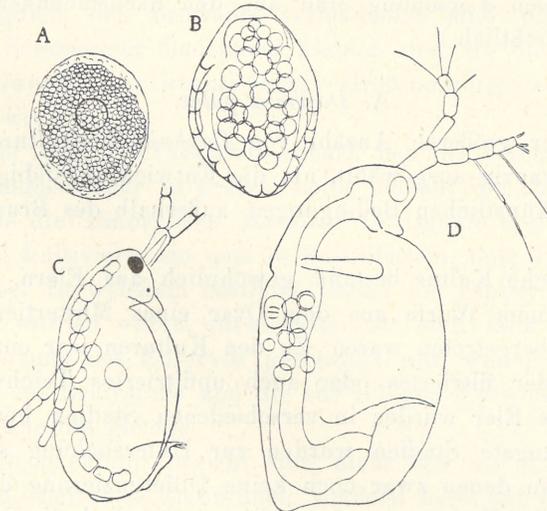


Fig. 1. *Simocephalus vetulus* (aus einer Kultur der aus dem Brutraume herausgenommenen Eier in filtriertem Wasser). A: Anfangsstadium der Kultur; B, C: Übergangsstadien; D: ein Embryo aus derselben Kultur, 80 Stunden später. A—D: Vergr. 1 : 90.

von einem Muttertiere gleichzeitig in den Brutraum gelegt worden waren. Zu den Kulturen wählte ich Eier und Embryonen von verschiedenem Alter. Von diesen mißlangen zwei; fünf andere entwickelten sich regelmäßig und ergaben zum selbständigen Leben befähigte Stadien. Die jüngste gut entwickelte Kultur bestand aus Eiern, die sich im Stadium des sich bildenden Blastoderms befanden.

den (Fig. 1). Nur ganz junge Eier, die eine Viertelstunde nach dem Übertreten in den Brutraum herausgenommen worden waren, zeigten keine Spur von Entwicklung.

In einer Kultur, in der sich von 10 gezüchteten Eiern 6 zu jungen Tieren entwickelt haben, beobachtete ich die Entwicklung derselben während längerer Zeit und verabreichte den jungen Tieren feine grüne Algen als Futter. Drei von diesen Tieren lebten 28 Tage, ohne es aber in dieser Zeit bis zur Entwicklung von Eiern zu bringen. Das Tempo der Entwicklung der Eier und Embryonen, sowie des Wachstums der späteren jungen Formen war sehr ähnlich wie bei den sich normal entwickelnden Tieren.

C. *Eurycercus lamellatus*.

Diese Art gehört zwar zu einer anderen Familie (*Chydoridae*) als *Daphnia* und *Simocephalus*, eignet sich aber zu Vergleichsstudien mit Daphniden wegen der ähnlichen Beschaffenheit des Brutraumes und des ebenfalls vorhandenen rundlichen Zipfels, sowie wegen der gleich großen Zahl der auf einmal produzierten Eier, der Größe derselben im Vergleich zu der Größe des Muttertieres und endlich wegen der absoluten Größe der Tieres.

Ich legte zwölf Kulturen von Eiern und Embryonen dieser Art an und verwendete hiezu meist Teichwasser oder filtriertes, einmal auch destilliertes Wasser. In acht Kulturen versuchte ich es mit Eiern in verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung, in vier Fällen mit jungen, noch unbeweglichen, noch von der ersten Larvalhaut umgebenen, jedoch schon von der Eihaut befreiten Embryonen. Von den acht Eierkulturen zeigten vier eine gute Entwicklung. Hingegen entwickelten sich Eier, die bald nach dem Übertritt in den Brutraum aus demselben herausgenommen worden waren, gar nicht; die jüngsten Eier, deren Kultur noch gelang, zeigten am Beginne des Experimentes noch keine äußere Differenzierung (Fig. 2 A). Alle außerhalb des Mutterkörpers im Wasser gezüchteten Embryonen entwickelten sich zu vollständig normalen jungen Tieren. In destilliertem Wasser entwickelten sich die Eier ebenso gut wie in Teichwasser. Eine Eikultur, die in Teichwasser die ganze embryonale Entwicklung durchlaufen hatte, wurde auch während ihrer späteren Entwicklung beobachtet. Von vier gezüchteten und mit Algen genährten jungen Tieren begann eines am 17. Lebenstage Sommereier zu produzieren (Fig. 2 D). Aus diesen

Eiern entwickelten sich im Brutraum des Muttertieres ganz normale Embryonen, die nach dem Verlassen des Brutraumes in separaten Gläsern weiter beobachtet wurden. Auch diese begannen nach einigen (etwa 17) Tagen Eier abzulegen.

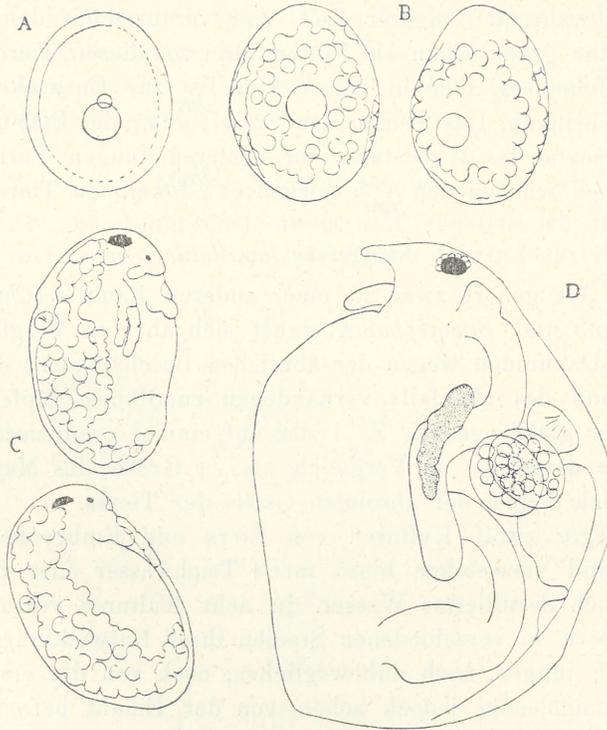


Fig. 2. *Eurycercus lamellatus* (aus eiger Kultur der aus dem Brutraum herausgenommenen Eier in Teichwasser). A: Anfangsstadium der Kultur; B, C: spätere Stadien; D: ein Individuum aus derselben Kultur, 20 Tage später. A, B, C: Vergr. 1:90, D: etwas schwächere Vergr.

Das außerhalb des Brutraumes gezüchtete Tier produzierte während längerer Zeit mehrere normale Eier, wie es nachstehende Tabelle zeigt:

25. X.	29. X.	3. XI.	8. XI.	11. XI.	16. XI.	19. XI.	23. XI.	28. XI.	2. XII.
Nummer des Wurfes:									
I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.
Zahl der gelegten Eier:									
2.	2.	2.	2.	5.	8.	4.	5.	2.	4.

Nach dem zehnten Wurf starb das Tier. Die gesamte Eierproduktion betrug also 36 Eier; das Tier lebte im ganzen 57 Tage. Die Zucht des Eies außerhalb des Brutraumes beeinträchtigt also die Zeugungsfähigkeit des späteren Tieres gar nicht.

Die normalerweise im Brutraume dieses Tieres gezüchteten Embryonen fingen nach einiger Zeit ebenfalls an, Sommereier zu produzieren, doch beobachtete ich diese Erscheinung nur bei jungen Tieren aus dem zweiten und dritten Wurf, und zwar trat sie bei der zweiten Generation ungefähr in derselben Zeit wie bei dem Muttertiere auf, bei einem Individuum sogar genau am 17. Lebens-tage, so wie es beim Muttertiere der Fall gewesen war.

E. Einige andere Arten.

Ich führte auch ähnliche Versuche mit Eiern und Embryonen anderer mehr oder weniger verwandter Arten aus. Die Eier wurden auf dieselbe Weise aus dem Brutraume herausgenommen und in filtriertem oder natürlichem Teichwasser gezüchtet. Vorwiegend erhielt ich ähnliche günstige Resultate.

Sida cristallina. Junge, noch augenlose, mit Bein- und Antennenanlagen versehene, bald nach dem Platzen der Eihaut aus dem Brutraume herausgenommene Embryonen entwickelten sich nach zwei Tagen zu freischwimmenden, den unter normalen Bedingungen den Brutraum verlassenden sehr ähnlichen Formen.

Daphnia longispina. Die Embryonen wurden in demselben Stadium wie bei *Sida cristallina* herausgenommen; die Entwicklung erreichte eine ähnliche Stufe wie bei der vorigen Art.

Lathonura rectirostris. Die nach dem Platzen der Eihaut aus dem Brutraume herausgenommenen Embryonen entwickelten sich normal bis zum selbständig lebenden Stadium. Eier, in denen die Differenzierung der Körperteile des Embryos bereits begonnen hatte, entwickelten sich außerhalb des Brutraumes einige Zeit, kamen aber niemals zur vollen Entwicklung.

Peracantha truncata. Bei dieser Art versuchte ich es zweimal, die Eier im Stadium des sich bildenden Blastoderms aus dem Brutraume herauszunehmen, und züchtete sie in filtriertem Wasser weiter. Nach drei Tagen erreichten die Eier ein Stadium, in dem schon alle Organe regelmäßig ausgebildet waren; das Herz pulsierte ungefähr 50-mal in einer Minute. Leider gingen die Embryo-

nen infolge der Anwesenheit der Mikroorganismen in dem Kulturwasser vorzeitig ein (Fig. 3).

Bei *Peracantha* sowie auch bei anderen Chydoriden (*Eurycercus* ausgenommen) wird der Brutraum weniger gut als bei *Daphnia* geschlossen, da bei diesem Tiere die zum Verschließen dienenden Zipfel fehlen. Die Schalenhälften bilden aber, bevor sie sich an der Hinterseite trennen, eine deutliche Einsattlung, die das rein passive Herausfallen der Eier in hohem Grade verhindert. Die Eier dieser Art sind verhältnismäßig viel größer als die der *Daphnia pulex*; deswegen findet man in einem Brutraume nie mehr als zwei gleich-

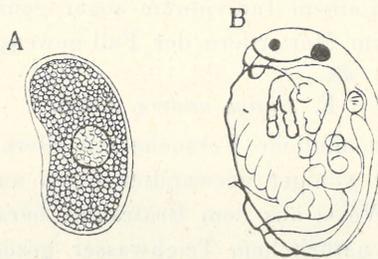


Fig. 3. *Peracantha truncata* (aus einer Kultur in filtriertem Wasser). A: Anfangsstadium der Kultur; B: ein Embryo aus derselben Kultur 72 Stunden später. A—B: Vergr. 1:120.

zeitig sich entwickelnde Eier. Für die Untersuchung der individuellen Unterschiede in der Entwicklung der Eier eignet sich daher diese Art nicht. Auch gestaltet sich das Herausnehmen der Eier hier viel schwieriger als bei allen vorher beschriebenen Arten.

Zu den Kulturen der Eier der vier letzten Arten gebrauchte ich stets filtriertes Wasser. Das Ausgangsstadium bildete in den Kulturen der Arten *Sida cristallina*, *Daphnia longispina* und *Lathonura rectirostris* nicht mehr das Ei, sondern der eben die Eischale verlassende Embryo, da mir für die Beantwortung der Frage, ob die Embryonen während des Aufenthaltes in dem mütterlichen Brutraume sich mittels einer Nährflüssigkeit ernähren, dieses Stadium als besonders geeignet erschien. A. Weismann hat nachgewiesen, daß bei *Polyphemus* die Nährflüssigkeit des Brutraumes erst dann die größte Menge von Fett- und Eiweißsubstanzen enthält, wenn die Embryonen ihre ersten Entwicklungsstadien bereits beendet haben, und daß sich später wieder die ernährende Beschaffenheit dieser Flüssigkeit vermindert. C. Grobben hat bei

Moina-Embryonen in unzweifelhafter Weise ein Wachstum und eine Volumzunahme erst von jenem Stadium an bemerkt, welches durch das Vorhandensein von Bein- und Antennenanlagen charakterisiert wird. Die Beobachtungen der beiden erwähnten Verfasser weisen darauf hin, daß bei diesen Arten, in deren Brutraume spezielle Organe einen Nährsaft für die Embryonen produzieren, die Ernährung der Embryonen mittels dieses Nährsaftes erst in späterem Stadium eine bedeutende Rolle zu spielen beginnt.

In meinen Kulturen züchtete ich außerhalb des Brutraumes sowohl aus Eiern als auch aus in verschiedenen Stadien befindlichen Embryonen vollständig normale, selbständig lebende Formen heran. Der Einfluß der Ernährung mittels einer Brutraumflüssigkeit auf die Entwicklung der Embryonen scheint mir also hier doch ausgeschlossen zu sein.

IV. Das Tempo der Entwicklung.

Um die normale Entwicklung im Brutraume des Muttertieres mit derjenigen außerhalb des Brutraumes in bezug auf das Tempo zu vergleichen, wählte ich zur Untersuchung zwei oder mehr ähnliche Individuen von *Daphnia pulex*, in denen die Eier aus dem Ovar in den Brutraum gleichzeitig oder fast gleichzeitig übergetreten waren. Bei einem beließ ich die Eier im Brutraume, dem anderen wurden sie nach einer bestimmten Zeit genommen und in destilliertem Wasser weiter gezüchtet. Ich verglich zwei- oder dreimal täglich die Stadien der beiden Kulturen miteinander und fand, daß in der Regel das Tempo der Entwicklung und des Wachstums in und außerhalb des Brutraumes ganz gleich blieb, daß die Unterschiede nur ganz unbedeutend waren und sehr wohl auf rein individuelle Schwankungen zurückgeführt werden konnten. Nur ein einziges Mal, und zwar bei sehr jungen Eiern, bemerkte ich folgenden deutlichen Unterschied.

Zu einem Experimente wählte ich vier Exemplare der Art *Daphnia pulex*, die aus derselben Aquariumkultur stammten; sie waren fast von gleicher Größe und gleichem Alter und produzierten fast die gleiche Anzahl von Sommereiern in einem Wurf, so daß man zwischen beiden Bruten also auch nur geringe Unterschiede erwarten durfte. Mit den Kulturen begann ich am 20. November 1913, und als die Eiablage bei diesen Daphnien um

Mittag stattgefunden hatte, entnahm ich einem Exemplar die Eier aus dem Brautraum eine Stunde später, einem anderen Exemplare nach vier Stunden, dem dritten nach 14 Stunden; bei dem vierten sollten sich die Eier in normaler Weise entwickeln. Die Länge der

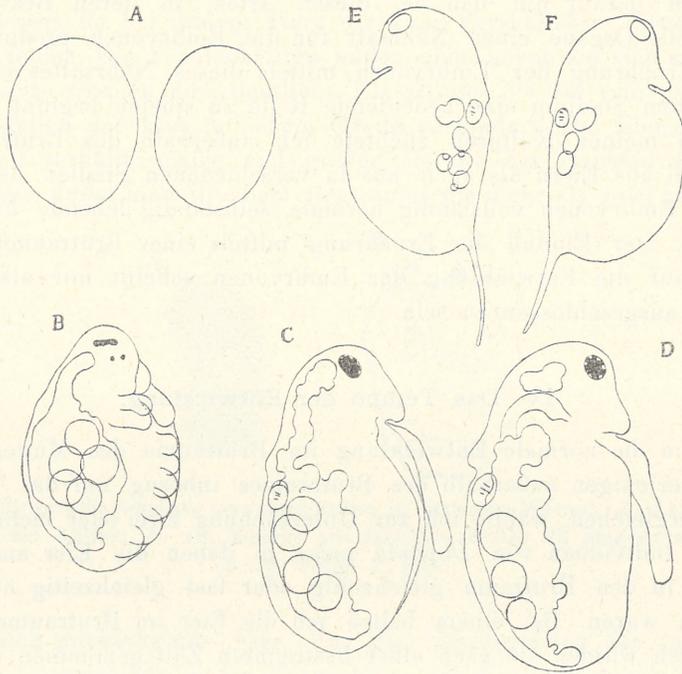


Fig. 4. *Daphnia pulex* (aus einer Kultur in destill. Wasser). A: Anfangsstadium; B, C, D: 48 Stunden später; E, F: 98 Stunden später; B u. F: Embryo aus einem Ei, das in dem Brutraume nur 1 Stunde, C: 4 Stunden, D und E: 50 Stunden zugebracht hat. A—D: Vergr. 1:90, E—F: schwächere Vergröß.

Eier schwankte in allen Kulturen zwischen 0·26 und 0·29 mm. Die Eier wurden in destilliertem Wasser gezüchtet.

Die nach 14 und die nach 4 Stunden aus dem Brutraume herausgenommenen Eier entwickelten sich so rasch wie die im Brutraume ihres Muttertieres verbliebenen, dagegen verlief die Entwicklung bei denjenigen, die nur eine Stunde im Brutraume zugebracht hatten, langsamer, so daß sich erst nach Verlauf von 48 Stunden die Anlagen des paarigen Auges bildeten, während die anderen schon das unpaare Auge besaßen. Während der späteren Entwicklung glichen sich diese Unterschiede immer mehr

aus, so daß man nach 98 Stunden, d. i. am 24. November um 1 Uhr nachmittags zwischen den jungen Individuen, die nur eine Stunde im Brutraume gelebt, und denjenigen, die dort alle embryonalen Stadien durchlaufen hatten, weder in der Größe noch in den Bewegungen und dem Herzschlagrhythmus einen Unterschied konstatieren konnte (Fig. 4).

V. Die individuellen Unterschiede in der Entwicklungsfähigkeit.

Ich hatte oft die Gelegenheit, individuelle Unterschiede in der Lebensfähigkeit und der Widerstandsfähigkeit gegen die veränderten Bedingungen in den künstlichen Kulturen bei den Embryonen zu konstatieren.

C. Grobben hat bei der Art *Moina rectirostris* festgestellt, daß die gleichzeitig in dem Brutraume einer Mutter sich entwickelnden Embryonen auffallende Größenunterschiede zeigen. Bei der Gattung *Daphnia* und ähnlich gebauten Gattungen sind die Größenunterschiede in demselben Wurf gewöhnlich unbedeutend, und die Entwicklung aller Individuen in einem Brutraume verläuft parallel. Wenn aber alle Exemplare eines Wurfes in geänderte Bedingungen gebracht werden, so treten die individuellen Unterschiede deutlich hervor. Das wurde durch die Beobachtungen von W. Ostwald bestätigt. Die meinigen stehen in vollem Einklang mit diesen. W. Ostwald hat den Einfluß der geänderten Temperatur auf die Ausbildung mancher Merkmale bei den Gattungen *Hyalodaphnia* und *Daphnia* untersucht. Wenn die erwachsenen Individuen in höherer Temperatur gezüchtet wurden, so erschienen die aus deren Sommereiern entwickelten, den Brautraum bereits verlassenden Embryonen nicht gleichmäßig ausgebildet. Neben ganz normal gestalteten fanden sich auch manche mit unregelmäßig geschrumpfter oder aufgeblasener Schale.

Ich habe meinerseits oft in Kulturen mit früh aus dem Brutraume herausgenommenen Eiern konstatiert, daß in ein und derselben Generation manche Individuen sich normal entwickelten, während andere mehr oder weniger pathologische Abweichungen zeigten. In den Kulturen älterer Eier fand ich zwar keine Anomalien, gewöhnlich aber erreichte nur die Mehrzahl von Geschwistern das völlig entwickelte, selbständige Stadium, während die übrigen, obwohl sie unter denselben Bedingungen gelebt hatten, doch früher dahinstarben.

Als Beispiel möge folgende Beobachtung dienen. In einer Kultur, die aus sechs nach $2\frac{1}{2}$ Stunden aus dem Brutraum herausgenommenen Eiern bestand, hatte die Entwicklung folgenden Verlauf: Ein Ei entwickelte sich zu einem ganz normalen Embryo (Fig. 5 C), aus drei anderen Eiern entstanden unregelmäßige Formen mit stark geschrumpftem Hinterleib, so daß sie nur mit großer Schwierigkeit schwimmen konnten und nach einigen Tagen starben (Fig. 5 B), die zwei übrigen zeigten noch größere Anomalien. Die Eischale war

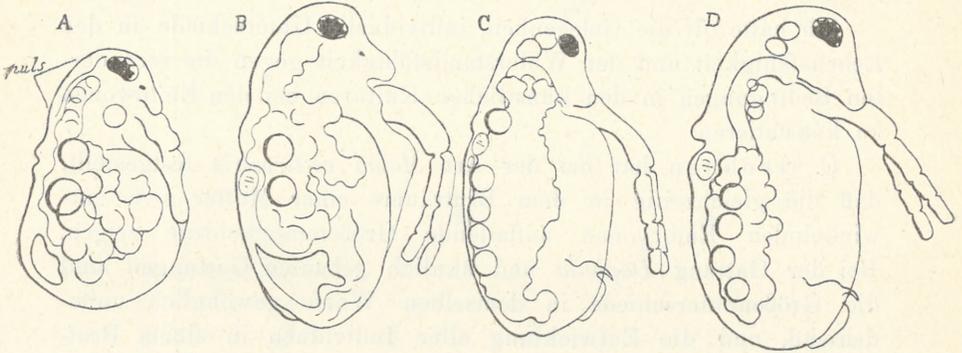


Fig. 5. *Daphnia pulex* (eine zum Teil normale Kultur in destill. Wasser; Anfangsstadium: 2 stünd. Eier). A—C: 65 Stunden nach dem Beginn der Kultur; D: ein normaler Embryo aus dem Brutraum, von demselben Alter; *puls.*: pulsierender Teil der Nackengegend bei der anormalen Form. Vergr. 1:90.

bei ihnen zwar in richtigem Momente geplatzt, die Embryonen konnten sich aber aus der ersten larvalen Haut nicht befreien; der hintere Körperteil war stark verbreitert, der Brutraum weit nach hinten verschoben, an der Stelle, wo gewöhnlich das Herz pulsiert, war keine Bewegung bemerkbar, dagegen zeigte ein Teil des hinteren Kopfrandes eine rhythmische Pulsation von ungefähr 30 Schlägen in einer Minute (Fig. 5 A *puls*). Diese Pulsation bemerkte ich nur bei einem von den letzten zwei Embryonen. Sie starben schon am vierten Lebenstage. Die Kultur wurde in destilliertem Wasser geführt.

Wahrscheinlich beruht die Ursache dieser Unterschiede in der Lebensfähigkeit der zu einem Wurf gehörenden Embryonen auf der ungleichartigen Ausstattung der betreffenden Eier mit Dottermaterial. Aus den Untersuchungen von manchen Verfassern (Papanicolau) ist bekannt, daß sich in einem Brutraum Eier mit

verschiedenem Dottergehalte befinden können, was sogar an ihrer Farbe zu erkennen ist. Die reichlicher mit Dotter versehenen Embryonen dürften in der Tat sich durch größere Widerstandsfähigkeit gegen ungünstige Bedingungen auszeichnen. Es scheint, daß der Brutraum den Einfluß schädlicher Faktoren einschränkt und schwächeren Embryonen jedenfalls wirksamen Schutz bietet.

VI. Die Entwicklungsfähigkeit der jungen Eier in der ersten Periode nach ihrem Übertreten in den Brutraum.

In meinen Experimenten habe ich festgestellt, daß die während der ersten Stunde nach dem Übertreten in den Brutraum herausgenommenen und in Teichwasser oder destilliertes Wasser gebrachten Eier zur selbständigen Entwicklung in der Regel nicht fähig sind. In einem Falle, bei einem nach 25 Minuten aus dem Brutraume herausgenommenen und in Teichwasser gezüchteten Ei bemerkte ich Anfänge der Entwicklung, doch war diese höchst unregelmäßig und hörte noch vor der Bildung der Augenanlagen auf (Fig. 9 C). Andere zu derselben Partie wie das vorige gehörende Eier, die teils in destilliertem, teils in Teichwasser gezüchtet wurden, entwickelten sich überhaupt gar nicht.

Ich legte mehrere Kulturen mit Daphnieneiern an, die nach 10, 15, 20, 30, 45 Minuten nach dem Übertreten aus dem Brutraume herausgenommen worden waren, doch reichte die Entwicklung niemals über das Stadium der ersten undeutlichen Anlagen der Scheitelplatten hinaus. Diese Unfähigkeit zur Entwicklung bei frühzeitiger Entnahme der Eier bemerkte ich auch bei den Arten *Daphnia longispina*, *Ceriodaphnia laticaudata*, *Simocephalus vetulus*, *Eurycercus lamellatus*, *Sida cristallina*, *Camptocercus rectirostris*.

In zwei Kulturen gelang es mir, eine Stunde nach der Ablage aus dem Brutraume hervorgeholte Eier von *Daphnia pulex* außerhalb des Brutraumes zur vollendeten Entwicklung zu züchten. Meist sind aber in diesem Alter herausgenommene Eier ganz entwicklungsunfähig oder liefern verschiedene anormale, bald dahinsterbende Formen. Mit zunehmendem Alter steigt auch ihre Fähigkeit zur selbständigen Entwicklung außerhalb des Brutraumes, so daß man unter älteren Eiern nur noch einzelne entwicklungsunfähige findet.

In einigen sonst normalen Fällen bemerkte ich, daß 1) keine Tätigkeit des Herzens in dem Alter, in dem sie schon deutlich ausge-

bildet sein sollte, auftrat, 2) daß die zentrale Ölkugel, die während der embryonalen Entwicklung in mehrere Teile zerfällt, in dem Embryo in der Nähe des schon ausgebildeten Darmstranges in ursprünglicher Größe und Gestalt verblieb (Fig. 6).

Aus dem Obengesagten geht hervor, daß die Eier erst mindestens nach einstündigem Verweilen im Brutraume die Fähigkeit zur Entwicklung außerhalb des Muttertieres erlangen; deshalb versuchte ich, die Bedeutung des Brutraumes für die ersten Momente der Eientwicklung weiter zu studieren.

Die frisch aus dem Ovar übergetretenen Eier sind bekanntlich im ersten Momente nicht oval, sondern länglich ausgezogen, haben

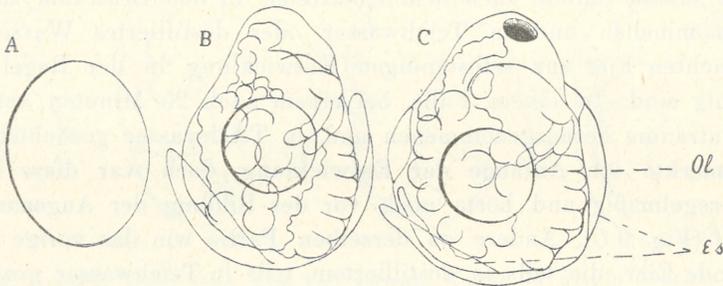


Fig. 6. *Daphnia pulex* (anormale Entwicklung in destill. Wasser). A: Anfangsstadium; B: 50 Stunden später; C: Endstadium. Ol: die ungeteilte Ölkugel; Es: die geplatzte Eischale. Vergr. 1:90.

noch keine eigentliche Eihaut, und die ganze Dottermasse wird nur durch die feine äußere Plasmaschicht, die mit dem inneren Plasma des Eies in unmittelbarer Verbindung steht, zusammengehalten. Bei *Daphnia pulex* nimmt in den ersten 5 — 10 Minuten das Ei ovale Gestalt an und die Eihaut bildet sich völlig aus. Die Entstehung der Eihaut in dieser ersten Periode wurde schon bei mehreren Cladoceren-Arten festgestellt (von Agar bei der Art *Holopedium gibberum*, von Weismann bei den Wintereiern der Art *Leptodora hyalina* u. s. w.); an Dicke nimmt sie später nicht mehr zu, sondern sie wird nur härter.

Ich habe stets bemerkt, daß unter normalen Bedingungen das Sommerei in dem ersten Momente nach dem Übertreten in den Brutraum und, nachdem es seine ovale Gestalt bereits angenommen hat, kleiner und dunkler erscheint als später nach Verlauf einer bestimmten Zeit (nach einer Stunde). Das Eivolum nimmt während

der ersten Stunde zu, was durch die bis zur gewissen Grenze ausdehnbare Eihaut ermöglicht wird, doch bleibt die Gestalt trotz der Ausdehnung oval. Die Farbe des Eies wird auch von seiner Größe bedingt, weil die Dottermasse an Intensität der Färbung während der Ausdehnung des Eies verliert. In späteren Entwicklungsstadien bleibt die Größe des Eies fast unverändert. Am nächsten Tage platzt die Eihaut unter dem Druck des sich im Innern entwickelnden Embryos und rollt sich in charakteristischer Weise zusammen.

	Nach dem Übertreten	14 Stunden später
Die Längsachse der Eier beträgt	0·215—0·230 mm	0·25—0·27 mm
Die Querachse „ „ „	0·165—0·17 „	0·21—0·22 „

M. Samter bemerkte bei den ganz kugeligen Eiern der *Leptodora hyalina* eine ausgesprochene Verkürzung des Durchmessers während der ersten Momente nach dem Übertreten in den Brutraum, sagt aber nichts über die nachfolgende Volumzunahme in der nächstspäteren Periode. Nach seinen Beobachtungen entsteht infolge des Zusammenziehens der Eihaut eine „Kompression“ des Eihaltens, und es soll als Wirkung dieser Kompression eine Erhöhung des Druckes im Innern des Eies stattfinden. Dieser Druck äußert sich bei dem „Anpicken“ des Eies durch heftiges Ausstoßen der Dottermasse durch die Öffnung in der Eihaut. Samter schreibt dieser Kompression der Dottermasse eine bedeutende Rolle zu, da sie die Ernährung des Keimplasmas mit dem Dotter und dadurch die Eientwicklung befördern soll.

Ich habe einen erhöhten Druck in Eiern der *Daphnia pulex* auch konstatiert, und zwar wenn die Eier in der Periode des verminderten Volums aus dem Brutraume herausgenommen wurden. Das angepickte Ei stieß die Dottermasse zwar nicht mit solcher Energie wie bei *Leptodora* aus, doch immerhin stark genug, daß man einen erhöhten Druck im Innern des Eies annehmen kann.

Hand in Hand mit der oben beschriebenen Volumveränderung des Eies und der Ausdehnung der Eihaut geht auch die des Eihaltens, doch findet sie nur dann statt, wenn sich das Ei normalerweise im Brutraume befindet.

Ich habe mehrmals (in 10 Kulturen) bemerkt, daß in sehr jungen Eiern, die nach 10 — 30 Minuten nach dem Übertreten aus dem Brutraume herausgenommen worden waren, nach deren Über-

tragung in destilliertes Wasser der Eihalt sich verhältnismäßig schnell zusammenzieht und sich deutlich abrundet. Da die Eihaut ihre ursprüngliche ovoide Gestalt bewahrt, so entsteht zwischen ihr und dem Eihalt ein heller Raum (Fig. 7 *B* u. 8 *A*). Später (gewöhnlich nach $\frac{1}{2}$ — 1 Stunde) zieht sich die Eihaut auch etwas zusammen, der helle Raum verschwindet, und das Ei beginnt deutlich zu wachsen. Im Teichwasser ist eine solche, wenn

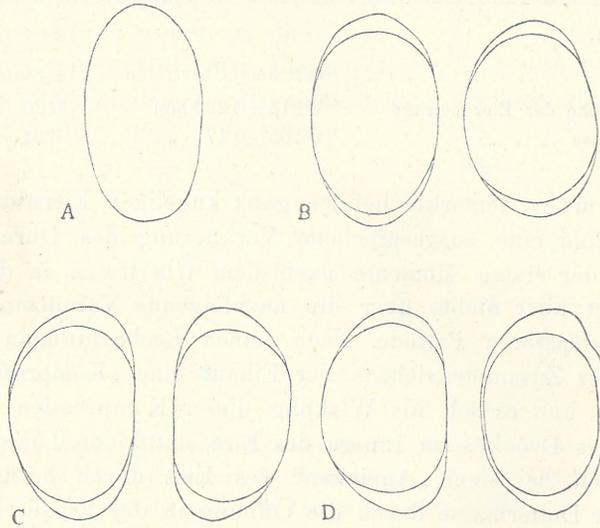


Fig. 7. Eier der *Daphnia pulex*, die aus dem Brutraum nach 20 Minuten herausgenommen wurden. *A*: gleich nach der Herausnahme; *B*—*D*: 10 Minuten später; *B*: in destill. Wasser, *D*: in 0,5%iger NaCl-Lösung, *C*: in isotonischer Rohrzuckerlösung.

auch schwächere Zusammenziehung des Eihaltes ebenfalls zu sehen und verschwindet in kürzerer Zeit (Fig. 8 *B*). Bleiben dagegen die Eier im Brutraum, so tritt diese Erscheinung gar nicht auf; nur einmal fand ich bei solchen Eiern ein unbedeutendes Abstehen der Eihaut.

Je älter die Eier geworden sind, umso weniger bemerken wir ein solches Abstehen, und es nimmt mit dem steigenden Alter ab; bei Eiern, welche eine Stunde nach Ablage herausgenommen wurden, ist es kaum noch sichtbar. Diese Erscheinung schien durch den osmotischen Druck des das Ei umgebenden Wassers bedingt zu sein. Um dieser Frage näher zu treten, kultivierte ich die Eier

in Lösungen von NaCl von verschiedener Konzentration und in isotonischen Rohrzuckerlösungen.

Beispiele: I. Sechs Eier wurden 20 Minuten nach der Ablage aus dem Brutraum herausgenommen, zwei davon in destilliertes Wasser, zwei in eine 0.5%-ige NaCl-Lösung, zwei in eine isotonische Rohrzuckerlösung eingebracht. Das Abstreifen der Eihaut trat in allen Kulturen sehr schnell auf; in destilliertem Wasser war es am schwächsten, wenn auch ganz deutlich ausgeprägt, in NaCl und Rohrzucker ungefähr gleich stark, stärker jedoch als in destilliertem Wasser (Fig. 7 C, D). Aus dem Vergleiche der Größe

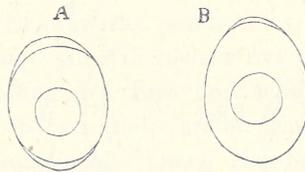


Fig. 8. Das Verhalten der 25 Minuten nach dem Übertreten aus dem Brutraume herausgenommenen Eier von *Daphnia pulex*. A: in destilliertem Wasser, B: in Teichwasser.

der Eier im Momente des Herausnehmens und nach einigen Minuten (nachdem das Abstreifen der Eihaut aufgetreten war) geht hervor, daß nicht die Eihaut sich ausdehnt, sondern daß der Eiinhalt sich zusammenzieht. Nach einigen Stunden füllte er in destilliertem Wasser wieder die Hülle ganz aus, in der Kochsalzlösung wurde er desorganisiert, in der Zuckerlösung jedoch blieb er unverändert.

II. Sechs Eier wurden ungefähr 20 Minuten nach der Ablage aus dem Brutraume herausgenommen, zwei in destilliertes Wasser, zwei in 1%-ige NaCl-Lösung, zwei in eine mit NaCl-Lösung isotonische Rohrzuckerlösung übertragen. Das Abstreifen der Eihaut in destilliertem Wasser hatte denselben Verlauf wie in der vorigen Kultur, in 1%-igem NaCl war das Abstreifen stärker und die Oberfläche des zusammengezogenen Inhaltes etwas geschrumpft; in Rohrzuckerlösung trat außerdem ein Aufblasen der Eihaut statt.

III. Sechs Eier wurden 25 Minuten nach der Ablage aus dem Brutraume herausgenommen, zwei davon in destilliertes Wasser, zwei in 2%-ige NaCl-Lösung, zwei in eine entsprechende isotonische Rohrzuckerlösung eingebracht. In destilliertem Wasser traten die

gleichen Veränderungen wie in vorher beschriebenen Kulturen auf. In 2%-iger NaCl-Lösung zog sich der Eiinhalt stark zusammen, so daß nicht nur an beiden Polen des Eies, sondern auch um dasselbe herum in ungeschrunpfter Eischale ein heller Raum entstand. Die Oberfläche des zusammengezogenen Eiinhaltes wurde uneben und geschrumpft (Fig. 9 A). In Rohrzuckerlösung wurde die Zusammenziehung des Eiinhaltes noch ausgeprägter als in Kochsalzlösung; die Eischale wurde dabei stark ausgedehnt.

Das Zusammenziehen des Eiinhaltes und das Ausdehnen der Eihaut erscheint also in osmotisch wirkender Flüssigkeit nicht von

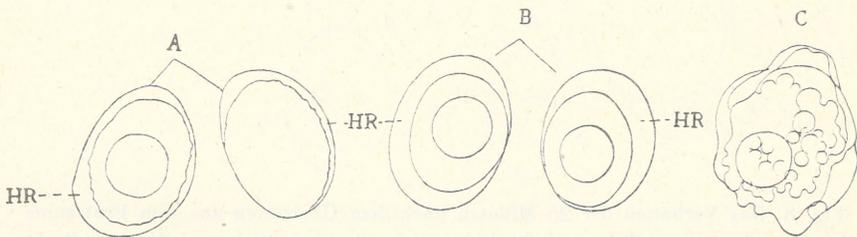


Fig. 9. Das Verhalten der nach 25 Minuten nach dem Übertritt aus dem Brutraume herausgenommenen Eier von *Daphnia pulex* in stärker konzentrierten Flüssigkeiten. A: in isotonischer Rohrzuckerlösung, B: in 2%-iger NaCl-Lösung; C: ein aus den im Teichwasser gezüchteten Eiern anormal entwickelter Embryo, 16 Stunden später (das Endstadium der Entwicklung). HR: heller Raum zwischen dem Eiinhalt und der Eischale.

ihrer chemischen Zusammensetzung bedingt und wird mit steigender Konzentration der Lösungen auch stärker. Es handelt sich hier vielleicht um Wasserentziehung durch eine osmotisch wirkende Lösung. Ich habe oben betont, daß die Erscheinung der Schrumpfung des Eiinhaltes nicht nur in osmotisch wirkenden Lösungen, sondern auch in desilliertem Wasser zustande kommt, doch muß sie in letzterem Fall anders gedeutet werden. Im Brutraume zieht sich in den ersten Momenten nach der Eiablage der Eiinhalt und gleichzeitig auch die Eimembran zusammen. In destilliertem Wasser erfolgt die Zusammenziehung des Eiinhaltes in ähnlicher Weise wie im Brutraume, da jedoch die Eischale dem Eiinhalte nicht nachfolgt, so entsteht ein heller Raum zwischen der Eihaut und dem Ei plasma. Möglicherweise dringt in diesen hellen Raum Wasser ein, oder es wird in denselben von der Eisubstanz eine wässrige Substanz ausgeschieden.

Diese Tatsachen, nämlich: 1) daß das oben beschriebene Zusammenziehen des Eiinhaltes bei den im Brutraume sich entwickelnden Eiern nicht auftritt, 2) daß es bei den nach einstündigem Verweilen im Brutraume herausgenommenen Eiern ausbleibt und nur bei jüngeren in reinem Wasser vorkommt, 3) daß jene Eier, bei welchen der Eiinhalt geschrumpft ist, ihre Entwicklungsfähigkeit verlieren, zeigen deutlich, daß der Brutraum, obwohl er für die Ernährung der Eier keine Rolle spielt, doch in den ersten Momenten nach der Eiablage für die jungen Eier von Bedeutung ist. Es ist nicht anzunehmen, daß die Brutraumflüssigkeit durch osmotisch wirkende Substanzen auf das Ei einwirkt, sondern es müssen sich im Brutraume andere Vorgänge physiologischer Art abspielen, von welchen die definitive Ausbildung des Eies und seiner Membran abhängig sein dürfte. Sobald jedoch diese ersten Entwicklungsstadien des Eies und die Ausbildung seiner festen Membran abgeschlossen sind, erscheint das Ei gegen die Einwirkung äußerer Bedingungen widerstandsfähig und kann sich außerhalb des Brutraumes weiter entwickeln. Über die Natur der sich unmittelbar nach der Eiablage abspielenden Prozesse könnten nur Vermutungen ausgesprochen werden. Wahrscheinlich ist in den ersten Momenten nach der Ablage die dünne Eimembran sehr durchlässig; die Brutraumflüssigkeit bildet für dieses Stadium eine physiologische Flüssigkeit.

Manche Verfasser (C. Vollmer, V. Hecker) haben das Abstehen der Eihaut und der embryonalen Haut während der Entwicklung der Wintereier beschrieben.

V. Hecker erklärt dieses Abstehen bei den Wintereiern durch osmotischen Druck, der im Innern der Wintereihaut durch die Eiweißzerfallprodukte hervorgerufen wird und das Anschwellen der Eihaut befördert. Es ist nicht ausgeschlossen, daß eine Beschädigung und ein Zerfall der Eisubstanz in destilliertem Wasser oder in Salz- und Zuckerlösungen eintreten kann; wäre dadurch eine größere Menge von Eiweißzerfallprodukten angehäuft, so müßte ein Eindringen von Wasser in die Eimembran stattfinden. In diesem Fall müßte in destilliertem Wasser die Eimembran sich am stärksten ausdehnen; ich habe aber oben betont, daß dies in stark osmotisch wirksamen Lösungen stattfindet. Außerdem muß ich bemerken, daß in destilliertem Wasser das Ei nur anfangs eine Zusammen-

ziehung des Inhaltes erfährt und später sein Umfang wieder zunimmt. Es müssen also auch noch andere physiologische Prozesse außer den rein physikalischen in diesem Falle mit im Spiele sein.

VII. Die Entwicklung der Sommereier in künstlich bereiteten Nährflüssigkeiten.

Um zu prüfen, ob die Anwesenheit einer künstlich bereiteten Nährsubstanz einen Einfluß auf die Entwicklung der in der Kultur sich befindenden Eier bezw. Embryonen ausübt, habe ich eine Reihe von Kulturen in Wasser gezüchtet, welches Hühnereiweiß oder Blut erwachsener Daphnien enthielt.

Die Nährflüssigkeit mit Eiweiß bereitete ich auf diese Weise, daß ich das Eiweiß eines Hühnereies mit 200 cm³ Wasser mischte und das Gemisch filtrierte; diese Wasserlösung der Albumine wurde zu den Kulturen gebraucht. Um den schädlichen Einfluß der Eiweißzerfallprodukte und der sich gern in solchen Kulturen vermehrenden Bakterien hintanzuhalten, ersetzte ich von Zeit zu Zeit die Lösung durch frisch bereitete.

Die Flüssigkeit mit Daphnienblut wurde in folgender Weise bereitet. In sehr kleinen Glaseprouvetten tötete ich eine größere Anzahl (20 — 30) Daphnien im Wasser mit einer Präpariernadel und zerzupfte die Tiere. Da ich Individuen mit rötlich gefärbtem Blute verwendete, so besaß die so erhaltene Flüssigkeit eine rötliche Farbe. Wenn die getöteten Tiere zu Boden gesunken waren, entnahm ich mit der Pipette einige Tropfen der Flüssigkeit und verwendete sie für die Kultur. Die Flüssigkeit hatte indessen den Nachteil, daß sie etwas mit Darminhalt und Chitinstückchen verunreinigt war.

Gleichzeitig wurden auch Kontrollkulturen in destilliertem Wasser geführt.

Weder in Kulturen mit Hühnereiweiß noch in denjenigen mit Daphnienblut konnte ich ein intensiveres oder rascheres Wachstum als in destilliertem Wasser bemerken, sondern es verlief die Entwicklung im Daphnienblute in allen Embryonalstadien genau so wie in destilliertem Wasser, es wirken also Daphnienblut und Produkte aus zerquetschten Daphnienkörpern nicht günstiger auf die sich entwickelnden Eier.

Dagegen habe ich in der Hühnereiweißlösung stets (in 8 Kul-

turen) am zweiten Tage nach dem Beginne der Kultur eine Verzögerung der Entwicklung beobachtet, worauf die Embryonen starben. Man kann vermuten, daß entweder die Konzentration dieser Lösung zu hoch war, oder daß das Hühnereiweiß eine ihm eigentümliche schädliche Wirkung auf die Daphnienembryonen ausübte; auch erscheint es nicht ausgeschlossen, daß Bakterien, die sich trotz der Erneuerung des Mediums doch immer entwickelt haben, oder deren Produkte schädigend wirkten.

VIII. Die Entwicklung der Eier und Embryonen in osmotisch wirkendem Medium.

Paul Bert hat während seiner Untersuchungen über den Einfluß des Seewassers auf die Süßwassertiere unter anderem beobachtet, daß in einer Lösung von steigender Konzentration, die $\frac{1}{3}$ des im Seewasser sich befindenden NaCl am Ende des Experimentes enthielt, die erwachsenen Daphnien nach gewisser, kurzer Zeit zu Grunde gingen, daß aber etwas später in derselben Kultur junge, frei schwimmende Daphnien erschienen. Es ist daraus zu ersehen, daß sich darin die Embryonen nach dem Tode des Muttertieres ohne Hilfe des Brutraumes entwickelten.

Ich untersuchte ebenfalls das Verhalten der Eier und Embryonen von *Daphnia pulex* gegenüber verschiedenen Lösungen von NaCl und Rohrzucker, und zwar prüfte ich sowohl Individuen mit Embryonen oder Eiern im Brutraume, als auch isolierte Eier und Embryonen auf ihre Widerstandsfähigkeit. Die NaCl-Lösung wurde in den Konzentrationen von 0·2%, 0·3%, 0·4%, 0·5%, 0·75%, 1%, 1·5% und 2%, Rohrzucker dagegen in mit diesen Kochsalzlösungen isotonischen Lösungen verwendet. Zu den Kulturen wählte ich reife Daphnien, die aus einer Aquarienkultur stammten und die alle fast gleiche Eierzahl und in gleichen Entwicklungsstadien enthielten. Gewöhnlich nahm ich Daphnien mit jungen, 5—10 Stunden alten Eiern.

Sowohl eine Kochsalz- als auch eine Rohrzuckerlösung übt in der Regel einen schädlichen Einfluß auf die reifen und auf die embryonalen Formen aus; bereits oben habe ich betont, daß sehr junge aus dem Brutraume herausgenommene Eier sich gegenüber osmotisch wirkenden Lösungen als sehr empfindlich erwiesen.

Die Einwirkung der osmotisch wirkenden Lösungen ließ sich

aber auch in jenen Fällen beobachten, in denen die junge Brut im Brutraume des Muttertieres verblieb.

A. Ich brachte erwachsene Daphnien, die eben abgelegte Eier im Brutraume besaßen, in schwache (bis 0·5%-ige) Lösung von Kochsalz oder in entsprechende isotonische Lösungen von Rohrzucker. Die Eier blieben in der Regel ohne Entwicklung, obwohl die Muttertiere eine gewisse Zeitlang (20—30 Stunden in 0·5%-igem NaCl) gelebt hatten. Aus dem Brutraume isolierte junge Eier zeigten auch keine Entwicklung.

Um die Empfindlichkeit solcher Eier genauer zu bestimmen, entnahm ich in einem anderen Experimente aus dem Brutraume einer *Daphnia* die junge, 75 Minuten alte Brut; davon wurden zwei Eier in Teichwasser, zwei in 0·2-iges NaCl, zwei in Zuckerlösung von gleichem osmotischem Druck übertragen. In der ersten Kultur war die Entwicklung ganz normal, nach drei Tagen waren die Embryonen zu selbständiger Nahrungsaufnahme fähig; in osmotisch wirkenden Lösungen durchliefen die Eier nur die anfänglichen und unregelmäßigen Entwicklungsstadien und starben sodann dahin.

B. Die älteren (5—15 Stunden alten), im Brutraume sich befindenden Eier zeigten nach Übertragung des Muttertieres in osmotisch wirkende Lösung eine viel größere Widerstandsfähigkeit. Ich verfolgte ihre Entwicklungsfähigkeit in NaCl-Lösungen von 0·2% zu 1%. Es stellte sich heraus, daß ihre Entwicklung von der Lebensfähigkeit der Muttertiere, in deren Brutraume sie sich befanden, völlig unabhängig war: die Eier entwickelten sich nämlich auch dann weiter, wenn die Muttertiere bereits infolge der Einwirkung der Lösung gestorben waren.

In der Entwicklung dieser älteren Eier fiel es mir in allen Versuchen auf, daß die Embryonen ihre ganze Entwicklung im Innern der Eischalen durchmachten (Fig. 10 u. 11). Diese „geschlossene“ Entwicklung schien durch die osmotische Beschaffenheit der gebrauchten Lösung hervorgerufen zu sein, da sie in beiden Arten der Lösungen (NaCl und Rohrzucker) in gleicher Weise verlief. Während der normalen Entwicklung platzt die Eischale des *Daphnia*-Embryos nach ungefähr 30 Stunden (von dem Momente des Übertretens des Eies in den Brutraum an gerechnet), wenn die äußeren Organe des

Embryos erst angelegt sind. Während der „geschlossenen“ Entwicklung bilden sich alle Organe im Innern der Eischale aus, das Herz pulsiert lebhaft (bis zu 200 oder noch mehr Schlägen in einer Minute); in den älteren Stadien sind auch deutliche Bewegungen des Ösophagus, der Antennen, der Mandibeln und des ganzen Rumpfes bemerkbar, soweit es die zusammengerollte Lage des Körpers in einem engen Raume gestattet.

Falls die Konzentration der Lösung schwächer ist (0·2 — 0·3% NaCl), schließt die Entwicklung mit dem Platzen der Eischale. Die

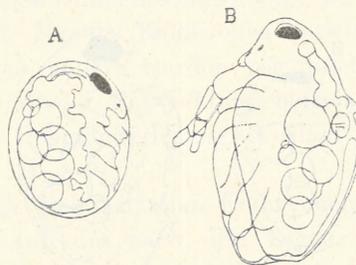


Fig. 10. Die „geschlossene“ Entwicklung der Eier von *Daphnia pulex*. Diese Entwicklung wurde durch das Übertragen der Muttertiere mit jungen Eiern in eine 3·54%ige Rohrzuckerlösung hervorgerufen. A: ein 54 Stunden in der Kultur verbliebener Embryo; B: ein ebenso alter Embryo bald nach dem Platzen der Eihaut.

befreiten Embryonen sind kleiner als die sich normal entwickelnden, erscheinen etwas geschrumpft und besitzen mehr Dotterelemente, als sie ihrem Alter gemäß in normaler Entwicklung besitzen sollten. In zahlreichen Fällen sind sie jedoch lebensfähig und bleiben noch einen bis zwei Tage in der Lösung am Leben (Fig. 10 B).

In stärkeren Lösungen (von 0·4% NaCl an) platzt die Eischale gewöhnlich nicht auf, und die Embryonen sterben frühzeitig, gewöhnlich nach 2—3 Tagen; in einer Kultur (in 0·5% NaCl) bemerkte ich Herzbewegungen bei den in der Eihaut eingeschlossenen Embryonen sogar nach 96 Stunden (von dem Einbringen des Muttertieres in die Lösung an gerechnet). (Normal verlassen die Embryonen den Brutraum schon nach 65 — 70 Stunden nach dem Übertreten der Eier aus dem Ovar). Von dem dritten Tage der Entwicklung an, d. i. wenn die Organe schon ausgebildet sind, scheint die Entwicklung keinen Fortschritt mehr zu machen; die

Dotterelemente werden nicht ausgenützt und der Herzschlagrhythmus wird bedeutend langsamer. Während der „geschlossenen“ Entwicklung wird das Ei manchmal etwas größer und die Eihaut dehnt sich aus, oft tritt aber keine Veränderung ein, ohne daß hiedurch der Verlauf der embryonalen Stadien verzögert würde. Diese Vorgänge bilden noch einen Beweis mehr dafür, daß der Brutraum, wie bereits oben bewiesen wurde, keinen ernährenden Einfluß auf die Brut ausübt.

Oft nahm ich in den Eihäuten eingeschlossene, jedoch lebende Embryonen aus dem Brutraume der toten Muttertiere heraus (oft

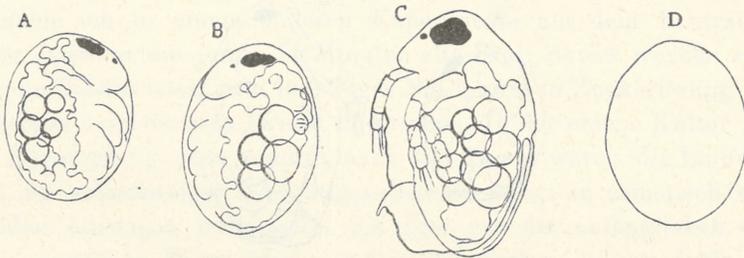


Fig. 11. Die „geschlossene“ Entwicklung der Eier von *Daphnia pulex*. Diese Entwicklung wurde durch das Übertragen der Muttertiere mit ihren jungen Eiern in 0.5%ige NaCl-Lösung hervorgerufen. A und B: 78 Stunden alte Embryonen; C: ein nach dieser Entwicklung in destilliertes Wasser gebrachter Embryo (die Eischale ist geplatzt); D: ein sich normal entwickelndes Ei, gleich stark vergrößert.

fallen sogar die Embryonen selbst heraus), brachte sie teils in destilliertes Wasser ein, teils beließ ich sie in der Lösung. In ersterem Fall platzten die Eischalen in der Regel nach 10—20 Stunden. Diese Erscheinung kann durch die veränderten osmotischen Verhältnisse erklärt werden. Die auf diese Weise befreiten Embryonen waren entweder tot oder zeigten nur schwache Lebenserscheinungen, niemals lebten sie aber länger als einen Tag. Ich beobachtete mehrmals den Augenblick des Platzens: der Embryo dehnte sich dabei in die Länge sehr schnell (in wenigen Minuten) und bedeutend infolge der Ausbreitung der zusammengeschrumpften Körperteile; es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß der von den Eischalen befreite, in destilliertes Wasser eingebrachte Embryo auch sehr schnell Wasser aufnimmt.

In allen Kulturen, in denen sich Tiere mit älteren Eiern befanden, lebten die Embryonen länger als ihre Muttertiere. Die Ent-

wicklung der älteren Eier in den in verschiedenen Konzentrationen von NaCl und Rohrzucker gezüchteten Daphnien hatte folgenden Verlauf:

I a. 0.2% NaCl. Die Entwicklung verlief während der zwei ersten Tage in der geschlossenen Eischale; am dritten, zum Teil schon am zweiten Tage wurden alle Embryonen noch im Brutraum der lebenden Muttertiere von den Eischalen befreit. Die Muttertiere lebten ganz normal.

I b. Isotonische Rohrzuckerlösung. Die Entwicklung gestaltete sich ähnlich wie in I a; das Platzen der Eischalen trat etwas früher auf, und die Embryonen hatten deswegen ein ganz normales Aussehen.

II a. 0.3% NaCl. Manche Embryonen entwickelten sich in geschlossenen Eischalen, andere wurden von ihnen in fast demselben Momente wie bei normaler Entwicklung befreit.

II b. Isotonische Rohrzuckerlösung. Verlauf der Kultur wie in II a.

III a. 0.4% NaCl. Bei fast allen Embryonen trat die „geschlossene“ Entwicklung auf, die nach drei Tagen mit dem Tode der Embryonen endete; die wenigen befreiten lebten bis zum 5. Tage.

III b. Isotonische Rohrzuckerlösung. Die Entwicklung hatte ähnlichen Verlauf wie in III a, jedoch kein Embryo wurde befreit, der Tod der Embryonen trat früher ein.

IV a. 0.5% NaCl. Eine „geschlossene“ Entwicklung ähnlich wie in III a; das Leben der Embryonen dauerte bei zwei Individuen bis zu 96 Stunden (Fig. 11).

Bemerkung. Die Muttertiere wurden in 0.5%-igem NaCl schnell geschwächt, nach einigen Stunden lagen sie am Boden fast bewegungslos, am nächsten Tage waren schon alle tot; von dieser Konzentration an tritt der Unterschied in der Lebensfähigkeit der Embryonen und der Muttertiere deutlich hervor.

V. 0.75% NaCl. Die Entwicklung wie in IV a; nur das Leben der geschlossenen Embryonen dauerte kürzer (zwei Tage).

VI a. 1% NaCl. „Geschlossene“ Entwicklung; nur ein Drittel der Eier erreichte das Stadium des unpaarigen Auges.

VI b. Isotonische Rohrzuckerlösung. Die Eier starben in einem viel früheren Stadium noch ohne Augenanlagen.

VII. 1.5% NaCl und isotonische Rohrzuckerlösung. Die Entwicklung der Eier war sehr beschränkt (weder die Augen noch die Gliedmaßen wurden deutlich angelegt).

Eine typische „geschlossene“ Entwicklung wurde also nur in den Konzentrationen von 0·4—1% NaCl bemerkt.

C. Die schon von den Eischalen befreiten, noch augenlosen Embryonen erwiesen die größte Widerstandsfähigkeit gegen die Wirkung der Lösungen, denn sie entwickelten sich deutlich auch in höheren Konzentrationen. Ich lasse hier nur noch die in höher konzentrierten Lösungen erhaltenen Ergebnisse folgen.

VIII a. 1·5% NaCl. (Fig. 12). — Nach 30 Minuten waren einige Muttertiere schon tot, andere sterbend. Die nach dem Tode der

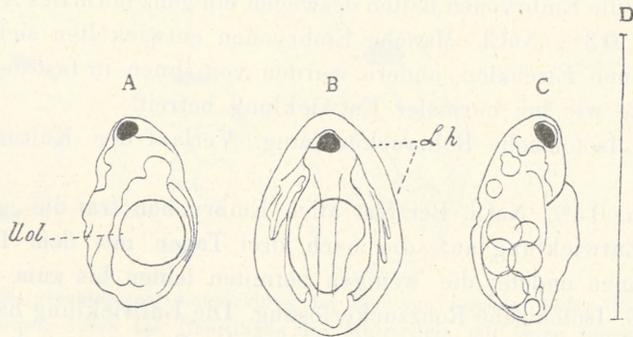


Fig. 12. Die Entwicklung der Eier von *Daphnia pulex* in höheren Konzentrationen. Die Embryonen wurden noch ohne die Augenanlagen in die Lösungen eingebracht. A und B: in 1·5%iger NaCl-Lösung, C: in isotonischer Rohrzuckerlösung (48 Stunden nach dem Beginn der Kulturen); D: ein Embryo aus normalem Medium von gleichem Alter, gleich stark vergrößert; Lh — die abstehende erste larvale Haut; Uol — die ungeteilte Ölkugel.

Muttertiere aus den Bruträumen herausgenommenen und weiter in 1·5%igem NaCl gezüchteten Embryonen erreichten am nächsten Tage das Stadium mit unpaarigem Auge; manche von ihnen zeigten noch 28 Stunden nach dem Tode der Muttertiere schwache Lebenserscheinungen (90 Herzschläge in 1 Minute, schwache Bewegungen). Alle Embryonen schrumpften noch vor dem Tode stark zusammen, einige von ihnen waren im Momente des Übertragens in die Lösung noch mit der ersten larvalen Haut bedeckt, und ihre Entwicklung verlief in derselben, doch stand die Haut stark von dem Embryonenkörper ab. Eine ähnliche Erscheinung hat Vollmer während der Entwicklung der Wintereier in reinem Wasser beobachtet.

VIII b. Isotonische Rohrzuckerlösung. Die Entwicklung der Em-

bryonen war der in 1·5%-igem NaCl sehr ähnlich; die Schrumpfung des Körpers trat auch auf. Das Leben der Embryonen dauerte ungefähr ebenso lang. Die Muttertiere waren nach einigen Stunden des Aufenthaltes abgestorben.

IX a. 2% NaCl. Die Muttertiere sanken schon nach fünf Minuten bewegungslos auf den Boden des Gefäßes, nach 20 Minuten waren sie schon tot; ich konnte keine Entwicklung der Embryonen konstatieren.

IX b. Isotonische Rohrzuckerlösung. Die Muttertiere lagen nach 20 Minuten schon bewegungslos und stark zusammengeschrumpft, der Herzschlag war stark verzögert und geschwächt. Die Embryonen erreichten am nächsten Tage teils das Stadium mit paarigem, teils sogar das mit unpaarigem Auge.

Wenn die Muttertiere mit solchen schon aus ihren Schalen befreiten Embryonen in schwächer konzentrierten Lösungen gezüchtet wurden, verlief die Entwicklung der Embryonen fast ebenso regelmäßig wie in gewöhnlichem Wasser.

D. Wurden junge Daphnien bald nach dem Verlassen des Brutraumes in die Lösungen übertragen, so verhielten sie sich ähnlich wie reife Individuen.

Die größte Widerstandsfähigkeit gegen den schädlichen Einfluß des NaCl wie auch der Zuckerlösung scheinen also die jungen Embryonen in der Periode der Augen- und Gliedmaßenbildung zu zeigen.

Ich beobachtete auch das Verhalten der Eier, die während des Aufenthaltes der Muttertiere in einer 0·3- und 0·4%-igen NaCl-Lösung in den Brutraum übergetreten waren. Sie waren bedeutend kleiner als die in einem normalen Medium abgelegten und besaßen eine charakteristische graublauere Farbe, die an die Dotterfarbe bei Eiern von *Daphnia longispina* erinnerte. Zur Entwicklung waren sie unfähig, falls die Muttertiere in der Lösung weiter verblieben. Als ich ein Muttertier, welches reifende Eier im Ovar hatte, eben vor dem Übertreten derselben in den Brutraum aus der 0·4%-igen NaCl-Lösung in Teichwasser gebracht hatte, waren die bereits in Teichwasser abgelegten Eier dennoch bedeutend kleiner als normale, was auf einen Einfluß der Salzlösung auch auf die Ovarialeier hinweist (Fig. 13). Trotz ihrer Kleinheit entwickelten sie sich regelmäßig, und der Embryo verließ nach Verlauf von drei Tagen,

also normal, den Brutraum, nur war die junge Daphnie bedeutend kleiner als eine in normalen Bedingungen entwickelte.

In 0.5%-igem NaCl lebten die Muttertiere schon zu kurz, um neue Brut zu zeugen. Mit Rücksicht darauf legte ich einigemal reife Daphnien, die schon reifende Eier in Ovarien besaßen, in 0.5%-iges NaCl, um wenigstens den Einfluß eines kurze Zeit wir-

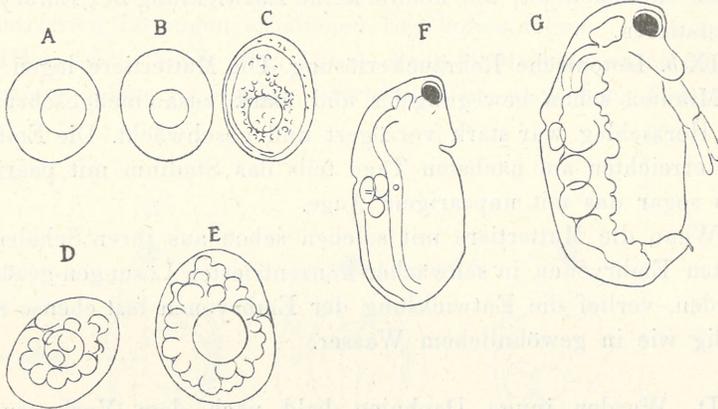


Fig. 13. Die Entwicklung der Eier von *Daphnia pulex*, die während des Aufenthaltes der Muttertiere in 0.4%-iger NaCl-Lösung im Brutraume abgelegt wurden. A, B, C: 3 solche Eier nach dem Übertreten in den Brutraum; D: C nach 20 Stunden; E: ein normaler Embryo nach 20 Stunden; F: C nach 3 Tagen der Entwicklung; G: ein normaler Embryo nach 3 Tagen.

kenden Mediums zu prüfen. Zur Eierablage kam es aber in der Regel nicht, auch wenn die Tiere länger lebten, als zur vollendeten Reifung der Eier vor ihrem Übertreten in den Brutraum unentbehrlich war. Die Tiere waren wahrscheinlich zu schwach, um Eier ablegen zu können.

In der vorher beschriebenen „geschlossenen“ Entwicklung äußert sich eine Ähnlichkeit mit der Entwicklung der Wintereier in diesem Sinne, daß während beider der Embryo alle seine Stadien in der Eischale durchläuft. Eine weitere Übereinstimmung der beiden Eierarten besteht auch darin, daß, wie C. Vollmer bewiesen hat, die Wintereier von *Daphnia* ihre ersten Stadien im Ehippium, wenn es noch als ein Bestandteil des Brutraumes vom Muttertiere

getragen wird, durchlaufen. Eine Ernährung mittels der Brutraumflüssigkeit kann in dieser Periode sicher als ausgeschlossen gelten; diese Tatsache erinnert aber an eine andere, daß nämlich für die Entwicklung der Sommereier auch ein gewisser, wenn auch sehr kurzer Aufenthalt im Brutraume des Muttertieres unentbehrlich ist.

Meine Untersuchungen habe ich im Zoologischen Institut der Jagellonischen Universität in Krakau durchgeführt. Ich fühle mich verpflichtet, dem Leiter der Anstalt, Herrn Professor M. Siedlecki, für seine bereitwillige Hilfe, die Er mir beim Entwerfen des Planes der Arbeit sowie auch während meiner späteren Untersuchungen geleistet hat, meinen besten Dank auszusprechen.

Nachtrag.

Als meine Arbeit schon druckfertig vorlag, erschien die Abhandlung von Dr. E. Hirsch: „Untersuchungen über die biologische Wirkung einiger Salze“ (Zool. Jahrb., Abt. f. all. Zool. u. Phys., Bd. 34, 1914), welche in mancher Beziehung zu den Ergebnissen der letzten Abteilung meiner Untersuchungen, wo die Einwirkung der NaCl-Lösungen auf die Entwicklung der *Daphnia*-Eier besprochen wird, steht.

Der Verfasser konstatiert, daß eine $\frac{n}{16}$, also beinahe 0.4%-ige NaCl-Lösung die höchste für die Daphnien-Kulturen noch erträgliche Konzentration bildet. In dieser Hinsicht stimmen seine Resultate mit den meinigen vollkommen überein, ich will jedoch betonen, daß ich gleiche Resultate wie mit den starken NaCl-Lösungen auch mit entsprechenden isotonischen Sakcharoselösungen erhalten habe.

Die Anschauung von Hirsch (S. 666), daß die jungen Daphnien ebenso wie die erwachsenen gegen die Salzeinwirkung empfindlich sind, stimmt mit meinen Ergebnisse nur insofern überein, als es sich um schon normalerweise aus dem Brutraume ausgeschlüpfte junge Tiere handelt. Die embryonalen Formen haben sich dagegen in meinen Untersuchungen ganz entschieden als mehr widerstandsfähig erwiesen; eine zwar kurze Zeit dauernde, jedoch ganz deutliche Entwicklung habe ich sogar in einer 1.5%-igen, also beinahe $\frac{n}{4}$ NaCl-Lösung beobachtet.

Literaturverzeichnis¹⁾.

1. Agar. Note on the early development of a Cladoceran (*Holopedium gibberum*). Zool. Anz., 1908.
2. P. Bert. Sur la cause de la mort des animaux d'eau douce qu'on plonge dans l'eau de mer et réciproquement. Comptes rendus, Paris 1883.
3. C. Grobбен. Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*. Arbeiten aus d. Zool. Institut, Wien 1879.
4. J. Lebedinski. Die Entwicklung der *Daphnia magna* aus dem Sommer. Zool. Anz., 1891.
5. W. Ostwald. Experimentelle Untersuchungen über den Saisonpolymorphismus bei Daphniden. Arch. f. Entwickl.-Mech. der Org., 1904.
6. — Studies on the toxicity of sea-water for fresh-water animals. Publication of California University 1905.
7. P. Samassa. Die Furchung der Wintereier der Cladoceren. Zool. Anz., 1897.
8. M. Samter. Studien zur Entwicklungsgeschichte der *Leptodora hyalina*. Zeit. f. wiss. Zool., 1900.
9. C. Vollmer. Zur Entwicklung der Cladoceren aus dem Dauerei. Zeit. f. wiss. Zool., 1912.
10. U. v. Scharfenberg. Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationszyklus von *Daphnia magna*. Internat. Revue f. Hydrobiol. u. Hydrogr., 1910.
11. H. Weigold, Biologische Studien an Lyncodaphniden und Chydoriden. Leipzig 1910.
12. A. Weismann. Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Zeit. f. wiss. Zool., 1876 u. 1877.

¹⁾ Hier werden nur die Arbeiten angeführt, die sich unmittelbar auf die Entwicklung bzw. die Ernährung der Cladoceren-Eier beziehen; von der sehr reichen Literatur dagegen, die die Einwirkung der Salz- und Zuckerlösungen auf die lebenden Wesen betrifft, wird nur die mit Nr. 6. bezeichnete Arbeit von Ostwald angegeben.

Wpływ rozcieńczonej wody morskiej na różne stadya rozwojowe jaj jeżowców. — Über den Einfluß des verdünnten Seewassers auf verschiedene Entwicklungsstadien der Echinideneier.

Note préliminaire

de **M. M. KONOPACKI,**

présentée, dans la séance du 4 Mai 1914, par M. E. Godlewski fils m. e.

In seiner Arbeit über den Einfluß des verdünnten Seewassers berichtet Driesch¹⁾, daß das Entwicklungstempo der in solchem Wasser gezüchteten Eier von *Echinus* verlangsamt wird und das Plasma dabei sich früher als der Kern zu teilen aufhört, so daß hiedurch dann mehrkernige Zellengebilde entstehen. Der Verfasser bemerkte auch ein vorzeitiges Auftreten der Mikromeren, welchen Vorgang er mit dem Namen der „Variation der Mikromerenbildung“ belegte.

Was das durch Driesch ermittelte Entwicklungstempo in verdünntem Seewasser anbelangt, so ist Loeb²⁾ anderer Meinung; dieses soll nach ihm analog wie unter dem Einfluß der erhöhten Temperatur eben beschleunigt werden.

In der vorliegenden Arbeit wollte ich die Versuche obgenannter Forscher wiederholen und hiebei auch die cytologischen Veränderungen, die weder von Driesch noch von Loeb behandelt wurden, berücksichtigen.

Es sei mir erlaubt, meine Ergebnisse an dieser Stelle nur in

1) H. Driesch: Entwicklungsmechanische Studien, VII.—X. Mitteilungen aus d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. 11, 1893.

2) J. Loeb: Journ. of Morphology. Vol. 7, 1892 und Arch. f. Entw.-Mechanik. Bd. II, 1895—6.

allein Kürze darzustellen, da ich eine ausführlichere Besprechung dieses Themas anderorts erscheinen lasse.

Meine Untersuchungen habe ich an Eiern von *Strongylocentrotus lividus* angestellt; sie bestehen aus einigen Serien. In der ersten Serie teilte ich die Eier ein und desselben Muttertieres in zwei Portionen, beließ eine davon in normalem Seewasser und brachte die andere in eine Lösung aus 90 Teilen Seewasser und 10 T. Süßwasser (90/10). Danach wurden beide Portionen befruchtet. Im Zweiblastomerenstadium wurde ein Teil der Portion I in eine $\frac{90}{10}$ Lösung, ein Teil der Portion II dagegen in eine $\frac{80}{20}$ Lösung übertragen. Eine halbe Stunde später brachte ich eine gewisse Zahl von Embryonen (schon im Stadium von 4 Blastomeren) aus der Portion II in eine $\frac{70}{30}$ Lösung, 20 Min. später aus dieser in eine neue Lösung von der Konzentration $\frac{60}{40}$ und endlich schon im Stadium von 8 Blastomeren in eine $\frac{50}{50}$ Lösung.

In jeder von den obgenannten Lösungen wurde ein Teil der Eier zurückgelassen, wo sie sich weiter ungestört entwickelten. Die Entwicklung solcher Eier wurde in vivo und auf Schnitten untersucht. Die erzielten Ergebnisse wird man in folgender Weise zusammenfassen können.

Das Entwicklungstempo wird sichtlich in der $\frac{70}{30}$ Lösung verlangsamt, doch kann man diese Erscheinung auch schon in der $\frac{80}{20}$ Lösung von Anfang an bei einer beträchtlichen Embryonenzahl beobachten. Durch die Lösung $\frac{90}{10}$ wird das Entwicklungstempo nicht beeinflußt; erst am Ende des zweiten Tages im Gastrulastadium läßt sich bei einem Teil der Embryonen eine gewisse Verspätung bemerken. Es sei dabei betont, daß die Embryonen, die den in der $\frac{90}{10}$ Lösung befruchteten Eiern entstammen, früher ihren Entwicklungsprozeß verlangsamen als solche, die in diese Lösung erst im Stadium von zwei Blastomeren gelangt sind.

In den Lösungen $\frac{90}{10}$, $\frac{80}{20}$ und $\frac{70}{30}$ konnten die Embryonen das Pluteusstadium erreichen, während die Eier in der $\frac{60}{40}$ Lösung es nur bis zur 3—4-Teilung brachten und nur ausnahmsweise das 32-zellige Stadium erreichten. In der $\frac{50}{50}$ Lösung konnte keine Teilung bemerkt werden.

Embryonen, die sich in den hypotonischen Lösungen zu teilen aufhörten, fielen in kurzer Zeit der Cytoschize anheim.

Der Furchungstypus änderte sich zum Teil schon in der $\frac{80}{20}$ Lösung, in auffallender Weise aber erst in der $\frac{70}{30}$ Lösung. Im

4-Blastomerenstadium gruppierten sich die Zellen tetraederartig, es fanden dabei auch unregelmäßige Teilungen statt, und öfters traten schon beim Übergang des vierzelligen Stadiums in das achtzellige kleine Blastomeren auf, die wohl den Mikromeren entsprachen.

Cytologische Veränderungen kann man gleichfalls erst bei den Embryonen, die sich in der $\frac{8}{20}$ Lösung entwickeln, beobachten. Diese Veränderungen betreffen hauptsächlich die Kerne, in denen das Chromatin zu verschmelzen anfängt und zu größeren Schollen zusammenrückt. Die Chromosomen teilen sich unregelmäßig, in winzige Körner, die sich den Spindelfasern entlang in die Tochterkerne verschieben; manchmal kann man auch amitosenähnliche Teilungsfiguren beobachten¹⁾.

Die Chromosomen reagieren in verschiedener Weise auf die Einwirkung hypotonischer Lösungen; während nämlich die einen keinen Veränderungen unterliegen, werden die anderen in Gestalt von Bläschen und Chromatinschollen aus der mitotischen Figur ins Plasma ausgestoßen, wo sie der Resorption anheimfallen.

Die Teilung der Centrosomen geht ziemlich oft der Kernteilung voran, aber erst in den $\frac{6}{40}$ und $\frac{5}{50}$ Lösungen finden wir in manchen Blastomeren mehrere Centrosomen, die höchst wahrscheinlich den Kerncentrosomen entstammen. Acht bis neun Stunden nach der Befruchtung kann man noch gewisse Änderungen im Furchungsprozeß bei den sich in den $\frac{8}{20}$ und $\frac{7}{30}$ Lösungen entwickelnden Embryonen beobachten. Bei einer Anzahl von Embryonen kann noch vor der definitiven Entodermbildung im Blastulastadium eine Einstülpung der Blastulawand in das Blastocöl beobachtet werden. Die hier eingestülpten Elemente fallen jedoch der Degeneration anheim, und die Beobachtung späterer Stadien beweist, daß die Struktur der Keime sodann reguliert wird: die im Blastocöl liegenden Zellen werden resorbiert und die definitive Gastrulaeinstülpung ergibt normal gestaltete Embryonen.

Die zweite Serie der Experimente beruhte darauf, daß ich die Eier ein und desselben Weibchens in einige Portionen teilte und diese in Gläser mit Lösungen $\frac{8}{20}$, $\frac{7}{30}$, $\frac{6}{40}$ und $\frac{5}{50}$ übertrug. Nach einiger Zeit wurde das Sperma hinzugefügt.

Die Befruchtung gelang noch in der $\frac{6}{40}$ Lösung bei 4% der

¹⁾ Ähnliche Bilder beobachtete auch Conklin in Eiern von *Crepidula*. Journ. of the Acad. of Natural Sciences of Philadelphia. Vol. XV, S. 2, 1912.

Eier, während in der $\frac{50}{100}$ Lösung kein einziges Ei befruchtet wurde. Die Verlangsamung des Entwicklungstempos konnte ich schon bei der Bildung der I. Furche wahrnehmen. Während diese nämlich in den Kontrolleiern nach 75 Minuten auftrat, kam sie in der $\frac{80}{100}$ Lösung in 78 Min., in der $\frac{70}{100}$ Lösung in 90 Min. und in $\frac{60}{100}$ erst in 120 Min. zum Vorschein. Was die weitere Entwicklung anbelangt, so ging sie im allgemeinen viel unregelmäßiger als in der ersten Untersuchungsserie von statten, und die Embryonen entwickelten sich nicht so weit wie in der obenerwähnten Serie. In der $\frac{70}{100}$ Lösung waren die fortgeschrittensten Stadien die Gastrulen und in der $\frac{60}{100}$ Lösung ungefähr das Stadium von 4 Blastomeren, die, nebenbei gesagt, oft unregelmäßig erschienen.

Die cytologischen Änderungen wurden als vollkommen analog denjenigen der ersten Versuchsserie festgestellt. Das männliche Chromatin unterlag den Störungen rascher als das weibliche, so daß man neben dem weiblichen, sich zur Teilung anschickenden Furchungskern gleichzeitig die männliche gänzlich inaktiv daliegende Kernmasse finden konnte. In diesem Falle lag also ein partieller Befruchtungsvorgang vor.

Anderen Präparaten konnte ich entnehmen, daß das männliche und das weibliche Chromatin an der ersten Teilungsfigur beteiligt waren, dabei aber gesondert voneinander auftraten. Andere nicht unwichtige Veränderungen beruhten darauf, daß manche Tochterchromosomen sich nicht voneinander trennten und entweder zusammen dem einen Teilungskerne zufielen oder gänzlich aus ihrem Bereiche verdrängt wurden.

An dem „in vivo“ untersuchten Material konnte ich in den Eiern dieser wie auch der vorigen Serie bemerken, daß das Pigment in den hypotonischen Lösungen aus der pigmentierten Zone sich diffus fast über die ganze Oberfläche zerstreut, wo es sich zu größeren Schollen zusammenballt, die dann zusammen mit kleinen Plasmasegmenten aus dem Bereich der Blastomeren ausgeschieden werden.

Diese Ortsveränderungen des Pigmentes lassen auf gewisse Plasmabewegungen schließen, die auf Schnitten auch dadurch bestätigt werden können, daß sowohl die Kerne wie auch die mitotischen Figuren gegen die Oberfläche verschoben erscheinen, was unregelmäßige Teilungen und frühzeitige Mikromerenbildung zur Folge hat.

Zugunsten gewisser zentrifugaler Plasmaströmungen sprechen auch die am Anfang der Cytoschize auftretenden Bewegungen der Plasmakörper, die hauptsächlich in den $\frac{7}{30}$ und $\frac{6}{40}$ Lösungen bei einem großen Prozentsatz von Eiern auftreten.

In der dritten Versuchsserie ließ ich auf die Eier in verschiedenen Befruchtungsstadien wie auch Embryonen im Stadium von 2, 4 und 8 Blastomeren $\frac{4}{30}$ und $\frac{3}{70}$ Lösungen, aber nur während kurzer Zeit (ungefähr 5 Minuten) einwirken, worauf ich sie wieder in normales Seewasser übertrug.

Eine so kurzdauernde Wirkung des verdünnten Seewassers auf Eier während der Befruchtung rief keine tiefer greifenden Veränderungen hervor, und man konnte nur in den Eiern, die während der Meta- und Anaphase der Wirkung dieses Wassers ausgesetzt waren, gewisse Störungen in der mitotischen Figur wahrnehmen, die sich hauptsächlich auf das Chromatin beschränkten und analog den oben geschilderten Vorgängen waren.

Die Embryonen erlitten dagegen stärkere Änderungen, und es trat immer in einer, zwei oder auch in mehr Blastomeren dieser Embryonen schon nach so kurzer Zeit Cytolyse auf. Die übriggebliebenen Blastomeren solcher Embryonen entwickelten sich trotzdem weiter und bildeten normale Gastrulen, ja sogar je nach der Zahl der durch die Cytolyse zugrundegegangenen Blastomeren größere oder kleinere Pluteuslarven, die jedoch immerhin kleiner als die normalen waren. Bei einigen Embryonen waren die cytolysierten Blastomeren so gelagert, daß sie mechanisch das gesunde, übrig bleibende Zellmaterial in zwei Partien teilten; jeder Teil regulierte sich da nun von selbst, und auf diese Weise kam es zur Bildung von normalen Blastula- und Gastrulazwillingen.

In der vierten Serie habe ich Experimente über die Resistenz der Geschlechtselemente gegen den verminderten osmotischen Druck ausgeführt. Die Eier und das Sperma wurden in Lösungen von schwächerer als $\frac{6}{40}$ Konzentration und nach einiger Zeit wieder in normales Seewasser übergeführt. Auf die so vorbehandelten Eier ließ ich frisches Sperma einwirken. Das mit hypotonischen Lösungen vorbehandelte Sperma wurde wieder frischen Eiern zugesetzt.

Die Ergebnisse dieser Versuchsreihe lassen sich folgenderweise zusammenfassen. In den $\frac{5}{30}$ und $\frac{4}{30}$ Lösungen können die Eier, ohne auch nur im geringsten ihre Entwicklungspotenz einzubüßen, bis zu 80 Min. verweilen; während man aber aus den Eiern, die

innerhalb dieser Zeitdauer in der Lösung $\frac{5}{10}$ verweilen, noch Pluteusstadium erhalten konnte, bildeten sich aus Eiern, die der $\frac{4}{10}$ Lösung entstammten, nur noch Stereoblastulae und ausnahmsweise Gastrulae.

Viel intensiver wirkt auf die Eier die Lösung $\frac{3}{10}$, in welcher die Eier schon nach 20 Min. fast vollkommen ihre Entwicklungsfähigkeit einbüßen. Nur ganz wenige unter ihnen teilen sich in 3—4 Blastomeren von ungleicher Größe, obgleich 70% der Eier die Befruchtungsmembran bilden.

Als ein charakteristisches Merkmal erscheint der Umstand, daß in der Lösung $\frac{3}{10}$ schon nach 20 Min. in vielen Eiern (zirka 30%) die Cytolyse auftritt, während in der $\frac{4}{10}$ Lösung die Cytolyse nur ausnahmsweise festzustellen war.

In ähnlicher Weise verhält sich auch das Sperma. Nach 80 Min. dauernder Einwirkung der Lösung $\frac{5}{10}$ besitzt es noch die Fähigkeit, 10% von normalen Eiern zu befruchten, und wenn es mit der $\frac{4}{10}$ Lösung 50 Min. lang behandelt wurde, noch zirka 1%, während eine Vorbehandlung mit der Lösung $\frac{3}{10}$ die Befruchtungsfähigkeit schon nach 15 Minuten ganz aufhebt. In den Lösungen $\frac{2}{10}$, $\frac{1}{10}$ und im Süßwasser ist das Sperma imstande, bis 5 Min. zu leben und bewahrt noch die Fähigkeit, bis 10% Eier zu befruchten.

Wenn wir die Ergebnisse dieser und der vorhergehenden Experimentenserie vergleichen, so werden wir zu der Vermutung veranlaßt, daß sich in der Wirkungsweise des verdünnten Seewassers auf die Eier des *Strongylocentrotus lividus* zwei kritische Punkte, d. h. die Konzentrationen $\frac{6}{10}$ und $\frac{3}{10}$ feststellen lassen. Dies sind nämlich die Lösungen, in denen der Organismus sogleich weitgehenden Veränderungen unterliegt. In der ersten dieser Lösungen verliert er nämlich fast vollständig jede Fähigkeit zur weiteren Entwicklung, in der anderen aber tritt eine massenhafte Cytolyse auf.

In der vorliegenden Arbeit war ich im Stande, eine ganze Reihe von Bildern der durch verdünntes Seewasser und destilliertes Wasser hervorgerufenen Cytoschize und Cytolyse zu beobachten und möchte auch auf diesen Gegenstand etwas näher eingehen.

In meiner Arbeit aus dem Jahre 1912¹⁾ habe ich unter den Prozessen, die allgemein als Cytolyse bekannt sind, zwei grund-

¹⁾ Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie, 1912.

verschiedene Vorgänge unterscheiden: den ersten, der auf einer Wanderung der Plasmakörner gegen die Peripherie und in Lostrennung gewisser Plasmapartien vom Plasmaleib besteht, habe ich als Cytoschize bezeichnet, den anderen Prozeß als Cytolyse sensu stricto ausgeschieden. Der letztere beruht auf der Spaltung des Plasmas in zwei Substanzen, deren eine stärker aufquillt und aus dem Ei herausfließt, während die andere darin verbleibt und ein schwammartiges Gerüst bildet.

Die Cytoschize, die durch die Wirkung des verdünnten Seewassers hervorgerufen wird, liefert Bilder, die vollkommen den unter der Wirkung der Fettsäuren erhaltenen ähneln, d. h. die Plasmakörner bilden größere Anhäufungen und wandern dann gegen die Peripherie, wo sie sich zu größeren Massen zusammenballen. An diesen Stellen eben beginnt auch gewöhnlich der Prozeß der Abtrennung ganzer Plasmapartien von verschiedener Größe.

Die Lageänderung der Granula wird höchst wahrscheinlich durch gewisse zentrifugale Plasmaströmungen bewirkt, die unter dem Einfluß der verminderten, durch die Wirkung des verdünnten Seewassers hervorgerufenen Oberflächenspannung entstehen. Als analog zu diesen Plasmabewegungen könnte man gewisse normale, von Conklin¹⁾, Bütschli²⁾, Fischel³⁾ und anderen beobachtete Erscheinungen ansehen, nämlich die Verlagerungen des Pigments und der Plasmakörner während der normalen Teilung.

Die eigentliche Cytolyse verläuft unter der Wirkung des verdünnten Seewassers vollkommen ähnlich wie bei Einwirkung des destillierten Wassers. Der Unterschied liegt nur in der Zeitdauer, weil sie im destillierten Wasser bloß 3—5 Min. und in den Lösungen $\frac{1}{90}$ oder $\frac{2}{90}$ aber 10—20 Min. in Anspruch nimmt.

Auf den Schnitten der Eier, die nur eine Minute in destilliertem Wasser weilten, kann man die Bildung kleiner Tropfen im Plasma beobachten, die sich mit Eosin scharf tingieren lassen; später verschmelzen die Tropfen, bilden Kanälchen oder größere Räume, die mit einer Substanz, welche höchst wahrscheinlich dem quellenden Enchylemm entspricht, erfüllt sind. Die aus Hyalo-

¹⁾ Conklin: Protoplasmic Movement as a Factor of Differentiation, Woods Hole Lectures 1899.

²⁾ Bütschli: Arch. f. Entw.-Mechan., Bd. 10, 1900.

³⁾ Fischel: " " " " Bd. 22, 1906.

plasma bestehenden Wände der Alveolen, in denen sich das Enchylemm befand, bersten teilweise, wodurch auch das Hyaloplasma zu größeren Anhäufungen zusammenschmilzt; durch diese Plasmaart wird eben zwischen den unregelmäßigen, von Enchylemm eingenommenen Räumen das Skelett gebildet.

Auf solchen in destilliertem Wasser cytolysierenden Eiern bildet sich die Membran nach 3—5 Min., aber gleichzeitig mit ihrer Abhebung tritt das Enchylemm aus dem Ei heraus, so daß in dem letzteren nur noch das hyaloplasmatische Gerüst zurückbleibt.

Wenn wir die Cytolyse an frischen Eiern *in vivo* untersuchen, bemerken wir in ihrem Innern eine ganze Menge von Vakuolen, die mit einer hellen, glänzenden Substanz erfüllt sind. Zwischen den Vakuolen befindet sich aber eine andere Substanz, die das schon obengenannte schwammige Gerüst bildet.

Nach dem Bersten der Eimembran fließt aus dem Ei die helle Substanz heraus, sie bleibt aber von einer feinen Membran umhüllt, die es ihr nur bis zum gewissen Grade gestattet, aus dem Ei hervorzuströmen. Sobald ich solche Eier mit 1% Natrium taurocholicum behandelte, löste sich momentan die Membran, wie auch ein Teil der hellen Substanz auf; der übrige Teil quoll auf und verflüssigte sich, und es blieb nur das feine Hyaloplasmaskelett übrig. Es könnte demnach diese Tatsache dafür sprechen, daß die helle, ausfließende Substanz zum Teil aus Lipoiden, zum Teil aus stark quellenden Proteiden besteht und daß sie mit einer lipoiden Membran umgeben ist.

Im Unterschied von der Cytoschize charakterisieren also die eigentliche Cytolyse gewisse Störungen der Verbindungen zwischen den Lipoiden und Proteiden der Plasmasubstanz, die die Quellung und das Herausfließen des Enchylemms aus dem Zellbereiche zur Folge haben.

Eine analoge Erscheinung kann man in der Hämolyse der roten Blutkörperchen finden.

Was die Abhängigkeit dieser beiden Prozesse von der Bildung der Befruchtungsmembran anbelangt, so kann ich meine früheren Befunde bestätigen, daß die Cytoschize zu ihr in keinem Verhältnis steht, da sie sowohl in den mit einer Membran umgebenen wie auch in den membranlosen Eiern stattfindet, während die Cytolyse in enger Beziehung zu ihr verläuft; man könnte sagen, die

Cytolyse ist ein übertriebenes Bild dieser anfangs unsichtbaren Vorgänge, die das Wesen der Entwicklungserregung ausmachen und die die Bildung der Membran begleiten.

Die Grenzen der Cytoschize und Cytolyse lassen sich ziemlich scharf feststellen, denn die erstere tritt in Eiern oder in Embryonen auf, die der Wirkung des bis $\frac{3}{7}$ verdünnten Seewassers ausgesetzt waren, und das Ei zerfällt um so rascher, je stärker die Verdünnung ist; der letzteren fallen dagegen die Eier in den Lösungen erst von $\frac{3}{10}$ angefangen anheim.

Bei diesen Untersuchungen habe ich mich noch mit den Erscheinungen der Quellung der Eier in verschiedenen Verdünnungen des Seewassers befaßt. Zu diesem Zwecke habe ich unbefruchtete wie auch befruchtete Eier, weiter Embryonen im Stadium von 16 Blastomeren, Blastulen und Gastrulen gemessen. Aus diesen Untersuchungen, deren Ergebnisse ich eingehend anderorts beschreiben werde, erhellt, daß unbefruchtete Eier in demselben Verhältnis wie befruchtete der Quellung unterliegen, u. zw. daß sie in der Lösung $\frac{6}{10}$ ihr Volumen ungefähr um 34% vergrößern.

Anders verhalten sich die Kerne, denn die Kerne der unbefruchteten Eier quellen sogar in der Lösung $\frac{3}{7}$ nicht, während diejenigen der befruchteten Eier diesem Prozeß anheimfallen. Auf Grund diesbezüglicher Messungen in verschiedenen Befruchtungsstadien bin ich berechtigt zu schließen, daß die Kerne resp. die Kernmembran ihre physiko-chemischen Eigenschaften gleichzeitig mit dem Entwicklungsimpuls, d. h. noch vor der Kopulation mit dem männlichen Kerne verändern.

Andere Tatsachen, die ich meinen Messungen entnehme, bestätigen die Ergebnisse der Experimente von Białaszewicz¹⁾, daß das Ei nach der Befruchtung sein Volumen verringert, in welcher Flüssigkeit es auch befruchtet wurde. Diese Tatsache ist von großer Bedeutung für die Frage des Mechanismus der Befruchtungsmembranbildung.

Die Quellung der älteren Embryonen ist stärker als die der unsegmentierten Eier und reicht bis zu einigen 60% ihres Volumens in normalen Lösungen.

Durch Messungen der aufgequollenen Blastulen und Gastrulen

¹⁾ Białaszewicz: Bulletin de l'Acad. des Sc. de Cracovie 1908 und Arch. f. Entw.-Mech. d. Organ., Bd. 34, 1912.

wurde festgestellt, daß die ersteren im großen und ganzen schwächer in verdünntem Wasser als die letzteren quellen.

Was die Größe der einzelnen Zellen anbetrifft, so sind sie in den Embryonen, die in den hypotonischen Lösungen gezüchtet werden, viel größer als die Zellen der auf dem gleichen Stadium stehenden Embryonen, die in normalem Seewasser gezüchtet wurden¹⁾. Die Zahl der Zellen dieser Embryonen bleibt dagegen hinter derjenigen der sich in normalem Wasser entwickelnden Exemplare immer mehr zurück²⁾.

Aus diesen Berechnungen folgt weiter, daß das Plasma einer stärkeren Quellung als der Kern unterliegt und sich deshalb in den Flüssigkeiten von niedrigeren Konzentrationen die Kernplasma-Relation zugunsten des Plasmas ändert.

Messungen, die über die Kernquellung in den befruchteten Eiern durchgeführt wurden, bezogen sich nicht nur auf die Kerne vor der Kopulation, sondern auch auf diejenigen der Prophase knapp vor dem Bersten der Kernmembran. Überdies habe ich in der Meta- und Anaphase die Länge und Breite der Spindel, die Größe der Centrosomen wie auch der Tochterchromosomen gemessen.

Die Ergebnisse dieser Messungen haben nichts Definitives hinsichtlich der Rolle der Spindel und der Centrosomen ergeben, was als Beweis dienen könnte, daß diese Zellbestandteile nur wenig von den Veränderungen des osmotischen Druckes abhängig sind. Die Chromosomen dagegen zeigen abweichende Eigenschaften und quellen im Gegenteil ziemlich stark auf.

Es ergibt sich weiter, daß nicht nur verschiedene Zellen in früheren Entwicklungsstadien, sondern auch die Eier ein und desselben Weibchens auf die Verminderung des osmotischen Druckes verschieden reagieren, je nach ihren verschiedenen inneren Eigenschaften und dem physiko-chemischen Zustande ihrer Membran.

Dasselbe gilt auch für die Kerne vor und nach der Befruchtung, wie auch für verschiedene Zellbestandteile wie Spindel, Centrosomen und Chromosomen. Auch die verschiedenen Plasmabestandteile wie Enchylemma und Hyaloplasma verhalten sich verschieden gegen die Änderungen des osmotischen Druckes.

¹⁾ Diese Beobachtungen bestätigen die Ergebnisse von Driesch und von Godlewski. Driesch: Arch. für Entw.-Mechan., Bd. 6, 1897/8.

²⁾ Godlewski: Arch. f. Entw.-Mechan., Bd. 26, 1908.

Es erscheint deshalb leicht begreiflich, daß bei einer solchen Verschiedenheit und Kompliziertheit des Zellbaues die Quellung der lebenden Zellen bis zu einem gewissen Grade Resultate ergeben muß, die den physiko-chemischen Gesetzen nicht genau folgen. Diese Tatsache wurde schon von Hamburger¹⁾, Fischer²⁾ und Pauli³⁾ festgestellt.

Aus der Zoologischen Station Villefranche und dem Histologisch-embryologischen Institut Lemberg.

1) Hamburger: Osmotischer Druck und Ionenlehre. Bd. III, 1904.

2) Fischer M.: Das Ödem. Dresden, 1910.

3) Pauli: Ergebnisse der Physiol., Jahrg. 6, 1907.

*Mikroorganizmy galicyjskich szczaw i solanek. — Les
microorganismes des eaux bicarbonatées et salines en
Galicie.*

Mémoire

de M. **B. NAMYSŁOWSKI**,

présenté, dans la séance du 4 Mai 1914, par M. M. Raciborski m. t.

(Planches 29 et 30).

La Commission de Physiographie de l'Académie des Sciences de Cracovie a bien voulu me confier l'étude de la flore des eaux minérales de la Galicie et en particulier de la flore des sources salines et des eaux bicarbonatées.

J'ai dû me borner à étudier les matériaux recueillis dans mes excursions; dans aucun cas il ne m'a été possible d'étudier le développement de la flore des sources minérales pendant une période tout entière de leur végétation. Cependant, les matériaux que j'ai pu recueillir, malgré leur nombre peu considérable, sont assez caractéristiques pour que l'on puisse, en se fondant sur leur étude, se faire une idée du monde végétal d'un grand nombre de sources étudiées. Des recherches de plus longue durée et qui embrasseront toute la période de végétation fourniront probablement des résultats plus étendus que ceux que j'ai pu obtenir dans des excursions faites à plusieurs reprises.

Eaux bicarbonatées.

Les eaux bicarbonatées qui ont fait l'objet de mes recherches appartiennent au groupe des eaux carbonatées calciques. Leur flore est composée d'une série d'espèces communes qui jusqu'à un certain degré sont les mêmes dans toutes les sources. Dans certains

cas seulement, le nombre des espèces est considérablement diminué: ceci provient de ce que la source, lorsqu'elle a été totalement ou partiellement recouverte, est privée de lumière. La flore des eaux bicarbonatées est une flore d'eau douce appauvrie, les conditions de développement qui existent au sein des eaux bicarbonatées ne conviennent qu'à un nombre très restreint d'espèces que l'on trouve dans les eaux douces.

Je n'ai point trouvé d'espèces qui seraient exclusivement caractéristiques pour les eaux bicarbonatées.

Les ferrobactéries apparaissent en quantité considérable, à savoir la *Galionella ferruginea* et la *Chlamydothrix ochracea*.

L'espèce que l'on observe toujours dans les sources en très grande quantité et qui à cet égard le remporte sur toutes les autres espèces des Diatomées, est la *Navicula mesolepta*. Hormis celle-ci, on trouve régulièrement l'*Achnanthes lanceolata* et l'*Achnanthes microcephala*, les: *Cymbella amphicephala*, *C. cymbiformis*, *Stauroneis anceps*, *Van Heurckia vulgaris*; toutes ces espèces habitent les eaux bicarbonatées, et comme elles apparaissent en grandes quantités, il n'est point difficile de les trouver.

Il faut signaler comme plus rares les espèces suivantes: *Gomphonema montanum*, *G. parvulum*, *Epithemia gibberula*, *E. Zebra*, *Rhopalodia gibba*, *Pleurostauron Smithii*, *Oscillatoria tenuis*, *O. geminata*, *Conferva martialis*, *Microthamnion Kützingianum*. Ces espèces apparaissent en relativement petit nombre; c'est probablement à cause de cette circonstance que je les ai trouvées dans certaines eaux bicarbonatées seulement. Des recherches qui dureraient pendant toute la période de la végétation pourraient probablement démontrer la présence de ces espèces dans un plus grand nombre de sources.

Quant aux Oscillaires et Chlorophycées mentionnées plus haut, je ne les ai point trouvées dans toutes les sources; où elles apparaissent, leur développement est très abondant.

J'ai trouvé en tout 60 espèces; chez quelques-unes, j'ai remarqué quelques formes tératologiques nouvelles, par exemple chez la *Navicula mesolepta*. Cette espèce, très variable et très fréquente au sein des eaux carbonatées calciques, était parfois représentée par des individus qui différaient considérablement des formes connues. J'ai observé plusieurs fois des individus affectant d'une façon plus ou moins exacte la forme d'un croissant qui, au milieu, présente quelquefois un rétrécissement (fig. 1 a b); d'autres individus (dont

la longueur est un peu moindre que la longueur moyenne), entièrement privés des extrémités bulbiformes caractéristiques, étaient légèrement arrondis aux bouts (fig. 1 c); on observe tous les stades intermédiaires jusqu'aux stades exempts de toute anomalie.

Le *Stauroneis anceps* se présente fréquemment. En dehors d'individus qui n'ont rien d'anormal, j'ai trouvé un individu ayant (dans la région du stauros) une légère cavité latérale dont la profondeur est partout la même (fig. 2).

(Voir le tableau pp. 529—530).

Eaux salines.

Les eaux salines que j'ai étudiées peuvent être divisées en deux groupes: les sources salines superficielles et les eaux salines souterraines. Évidemment, la flore de ces deux groupes est différente puisqu'elle dépend de l'action ou du manque de lumière.

1. Sources salines superficielles.

La flore des sources salines que j'ai étudiées est fort différente dans les différentes sources: on peut cependant constater, dans quelques-unes d'entre elles, l'existence des mêmes espèces halophiles. J'ai trouvé en général 60 espèces, parmi elles les espèces suivantes qui sont caractéristiques pour les sources salines ou qui appartiennent au nombre de celles que l'on trouve indifféremment dans les eaux salées et les eaux douces: *Synedra affinis*, *Navicula salina*, *N. peregrina*, *N. mutica*, *Achnanthes brevipes*, *Nitzschia apiculata*, *N. frustulum*, *N. vitrea*, *N. dubia*, *Pleurostauron Smithii*, *Amphora salina*, *Gyrosigma Spenzeri*, *Oscillatoria brevis*.

Les sources salines superficielles sont sans cesse comblées par la Direction des salines et elles sont bouleversées par les villageois qui y puisent du sel; c'est pourquoi elles ne peuvent pas servir d'abri à une flore abondante; la flore des sources est incessamment dévastée, aussi mes recherches n'ont elles pu fournir que des résultats peu considérables. Je n'ai trouvé une flore que dans un très petit nombre de sources que j'ai examinées; dans beaucoup de cas, les sources avaient été récemment comblées; quelquefois le monde végétal y manquait complètement.

Il y avait aussi des individus tératologiques de plusieurs espèces, ou des individus qui différaient de ceux qu'on avait observés

Eaux bicarbonatées.

Énumération des espèces											
	Mikowa	Wapienne	Szczawnik	Jastrzębik	Source entre Tylicz et Krynica	Source entre Muszyzna et Powroźnik	Słotwinka	La source "Sydor" à Krynica	La source "Nitribitt" à Krynica	La source "Jan" à Krynica	Mofettes "Sychla" près de Tylicz
<i>Galionella ferruginea</i> Ehb.	×			×	×	×	×	×		×	
<i>Chlamydothrix ochracea</i> Kütz.						×					
<i>Fragilaria mutabilis</i> Grun.	×										
<i>Eunotia lunaris</i> Grun.	×			×							×
<i>Eunotia Arcus</i> Ehb.							×				
<i>Eunotia monodon</i> Ehb.											×
<i>Diatoma hiemale</i> Grun. v. <i>mesodon</i>											×
<i>Meridion constrictum</i> Ralfs.					×						×
<i>Achnanthes lanceolata</i> Bréb.	×	×	×	×	×	×		×		×	×
<i>Achnanthes marginulata</i> Grun.		×	×					×	×		
<i>Achnanthes microcephala</i> Kütz.		×	×				×	×	×		
<i>Cocconeis lineata</i> Ehb.		×		×							
<i>Cocconeis placentula</i> Ehb.					×						
<i>Navicula mesolepta</i> Ehb.	×	×	×	×	×	×		×		×	×
<i>Navicula subcapitata</i> Greg.	×										
<i>Navicula elliptica</i> Kütz.	×		×	×			×				
<i>Navicula cincta</i> Ehb.			×	×							
<i>Navicula bacillaris</i> Greg.			×								
<i>Navicula dicephala</i> Sm.				×		×					
<i>Navicula viridis</i> Ehb.				×	×	×	×			×	
<i>Navicula vulpina</i> Kütz.				×	×	×	×				
<i>Navicula puella</i> Schum.					×						
<i>Navicula affinis</i> Ehb.									×		
<i>Navicula appendiculata</i> Ag.											×
<i>Van Heurckia vulgaris</i> v. H.	×		×	×	×	×		×		×	
<i>Stauroneis anceps</i> Ehb.	×		×	×	×	×	×				
<i>Stauroneis Phoenicenteron</i> Ehb.						×					
<i>Pleurostauron Smithii</i> Grun.	×										
<i>Synedra Ulna</i> Ehb. v. <i>staurodestituta</i>							×				
<i>Synedra affinis</i> Kg.							×				

ailleurs. J'ai trouvé par exemple *Achnanthes brevipes*; c'est une espèce très fréquente dans les sources salines. En dehors d'individus qui ne présentaient aucune anomalie j'ai trouvé deux individus tératologiques qui différaient des tératologies connues de cette espèce.

L'un de ces individus (fig. 3 a), oviforme, long de 24 μ , large de 9 μ , ne possède qu'un trait caractéristique pour l'*Achnanthes brevipes*: l'enveloppe siliceuse avec une sculpture de stries perlées identiques avec celles que possède un individu normal mais qui cependant sont disposées d'une manière différente. Le second individu présente un développement anormal (fig. 3 b) (cependant sa forme et la sculpture de son enveloppe ne présentent aucune anomalie); à l'un des côtés on aperçoit une forte protubérance couverte elle aussi d'une valve recourbée qui, à la manière d'une seconde valve de sculpture normale, renferme une grande partie du corps de la diatomée maternelle. Cet individu, qui a 80 μ de longueur et 16 μ de largeur, procède sans doute d'une division anormale qui n'est pas allée jusqu'au bout.

La *Navicula interrupta*: les individus provenant de la source saline de Solec (fig. 4) sont différents de ceux qui sont représentés dans la „Synopsis“ de v. Heurck et dans la diagnose de de Toni (Sylloge Algarum). D'après la diagnose, les stries n'approchant pas le bord de la valve dans la partie rétrécie de la Diatomée, deux croissants clairs se forment des deux côtés du rétrécissement (de là le nom de *N. interrupta*). Cependant, chez les individus mentionnés plus haut, les stries de la partie rétrécie de la Diatomée ne forment jamais cette interruption en forme de croissant (ainsi qu'il est dit dans la diagnose et dans la Synopsis de v. Heurck), puisque presque toutes ces stries atteignent la bord de la valve. Comme les interruptions manquent, les individus mentionnés plus haut se rapprochent de ceux que M. A. Schmidt (Atlas d. Diatomaceen. XII/3, 4, 5) considère comme *N. interrupta*. Ces individus (qui se présentent assez rarement) ont 37—50 μ de longueur, 14—17 μ de largeur, le nombre de stries est de 9—11 sur 10 μ .

La *Navicula mutica* est très rare; elle se rapproche particulièrement de la forme *quinquenodis*, cependant elle n'est pas identique avec elle; les stries dans la partie médiane sont nettement prononcées (16 sur 10 μ); mais hors d'elle elles sont difficilement visibles (fig. 5); le point latéral est distinct.

Le *Stauroneis Phoenicenteron* n'est pas rare; outre les individus qui n'ont rien d'anormal, il se trouve un dont le stauros n'est développé que partiellement, ce qui le distingue essentiellement de ceux qui ont été décrits jusqu'à présent. Il est d'ailleurs parfaitement normal sous tous les autres rapports (fig. 6).

La *Suriraya ovalis* f. *pinnata*: la forme *pinnata* (fig. 7) se distingue considérablement de celle de v. Heurck (Synopsis).

Outre les microorganismes mentionnés précédemment, j'ai remarqué dans les sources salines de Kaczyka, particulièrement vers les bords, un dépôt gris de sable, d'une nuance jaune ou blanchâtre. L'analyse microscopique a démontré que ce dépôt est composé d'un grand nombre d'individus, formant un mélange de deux bactéries filamenteuses inconnues.

1) La grandeur de l'une de ces bactéries filamenteuses et non ramifiées est très variable. J'ai observé des individus ayant de 19 à 92 μ de longueur; la largeur varie de $\frac{1}{2}$ à $\frac{2}{3}$ μ ; j'ai encore observé des individus probablement plus âgés qui ont jusqu'à 1.2 μ de largeur. Les filaments incolores ou rouilleux sont très souvent sinueux (voir la fig. 8) et leurs extrémités sont d'habitude plus fines. Dans d'autres individus, cette sinuosité caractéristique n'a pas été observée. Il m'a été impossible de découvrir une structure dans les filaments incolores, même dans le cas où je les observais au moyen des plus forts grossissements. Dans certains filaments, sans avoir eu recours à la coloration, on peut voir plusieurs granules qui réfractent la lumière; ils sont plus ou moins éloignés l'un de l'autre et ils affectent la forme de chaînettes. Ces granules sont de grandeur et de forme variables. Le contenu des filaments incolores ou brun-rouilleux est homogène dans les uns, tandis que dans d'autres l'on observe une accumulation locale de protoplasma qui provoque la formation des granules. Ceux-ci, petits et peu nombreux au début, deviennent plus grands avec le temps, et leur nombre augmente. Quelquefois ils se combinent en formant des chaînettes dont les granules, de grandeur différente, deviennent en se développant plus larges que le contour du filament. Nous avons ici affaire probablement à une formation de spores.

Les filaments à contenu homogène et à granulation ont $\frac{1}{2}$ jusqu'à 1.2 μ de largeur. On trouve d'ailleurs assez souvent des filaments, probablement plus âgés, dont la surface est granuleuse et qui rappellent les figures de M. Ellis (A Contribution to our

Knowledge of the Tread Bacteria. Ctlbt. f. Bakt. XIX. fig. I/6, 20 b) dont certaines représentent des filaments de *Galionella ferruginea*. Ils sont beaucoup plus épais que les filaments lisses puisqu'ils atteignent une épaisseur de 1—2 μ et sont entièrement ou partiellement couverts d'une granulation; c'est alors qu'on constate qu'ils se transforment en filaments onduleux. Les essais de culture que j'ai tentés ont été infructueux; j'ai donc été incapable d'étudier le développement; la coloration ne m'a non plus réussi (à la fuchsine à l'eau, fuchsine d'après zur Nedden, bleu polychrome, violet de gentiane). Les filaments que j'ai fait bouillir sur une lamelle porte-objets ou que j'ai traités à l'acide hydrochlorique (à des températures élevées), ne perdent point leur couleur brune. Cette bactérie diffère des bactéries des eaux minérales qui me sont connues. Elle rappelle dans ses caractères généraux la *Galionella ferruginea* mais elle s'en distingue cependant nettement sous beaucoup de rapports.

2) Dans les dépôts mentionnés plus haut de la source saline de Kaczyka, on rencontre fréquemment des filaments d'une autre bactérie (fig. 9). Ces filaments sont eux aussi non ramifiés, ils atteignent en longueur jusqu'à 360 μ , en largeur 1.2 μ . La largeur est partout la même; les extrémités sont légèrement arrondies. Les filaments sont incolores et composés de cellules allongées dont la longueur varie de 5 à 7 μ ; le protoplasma est homogène, sans aucune structure caractéristique et sans granulation. On les colorie facilement à l'aide des colorants habituellement en usage, et même sans coloration on peut les distinguer de ceux de l'espèce précédente. Je n'ai pas pu observer la reproduction de cette bactérie et je n'ai pas réussi à en obtenir des cultures.

Dans la source de Kaczyka on trouve encore en grande quantité, particulièrement sur les feuilles qui pourrissent dans l'eau, un bacille dont la longueur est de 2 μ et qui forme sur ces feuilles un dépôt blanchâtre et épais.

2. Eaux salines souterraines.

En étudiant récemment les eaux salines concentrées de Wieliczka¹⁾ j'ai pu observer une série d'espèces inconnues de divers

¹⁾ B. Namysłowski: Über unbekannte halophile Mikroorganismen aus dem Innern des Salzbergwerkes Wieliczka. Bull. d. l'Acad. d. Sc. de Cracovie (B) 1913.

microorganismes. Je désirais connaître l'extension des microorganismes de Wieliczka et dans ce but j'ai étudié les mares salées des mines de sel de Bochnia et de Kalusz. J'ai constaté que les mares salées de Bochnia et en partie celles de Kalusz contiennent les mêmes microorganismes (Flagellés, Bactéries, Amibes) que celles de Wieliczka; dans les mares salées de Kalusz, grâce à leur composition chimique un peu différente, comme les conditions de développement ne sont plus les mêmes, on n'a observé que l'amibe. D'après cette extension de la flore des mares salées concentrées, il est probable que dans d'autres mines de sel on pourra observer les mêmes microorganismes. Une composition chimique convenable et un âge avancé de la mare sont nécessaires afin qu'ils puissent y exister.

On ne peut espérer trouver des microorganismes dans des mares salées jeunes; mais la probabilité de les observer devient considérable lorsqu'on a affaire à des mares salées d'âge avancé, dans lesquelles les microorganismes ont pu se développer en nombre suffisant pour ne pas échapper à l'attention de l'observateur.

(Voir le tableau pp. 535—537).

En dehors de ces espèces, j'ai rencontré constamment, et en très grande quantité, dans toutes les eaux salines des mines: *Bacterium salinum* Nmki, *Bacterium vesiculosum* (Wieliczka, Bochnia), et aussi d'autres bactéries qui n'ont pas été étudiées jusqu'à présent.

Contribution à l'étude des microorganismes des mares salées.

1. Note sur l'*Amphimonas polymorphus* et *angulatus*.

Dans ma Note sur les microorganismes halophiles de Wieliczka, j'ai donné la description du cycle évolutif du flagellé *Amphimonas polymorphus* Nmki; cependant ce cycle n'était pas complet. Les observations que j'ai faites depuis sur cette espèce, la plus fréquente dans les mares de Wieliczka, m'ont permis de saisir tous les stades de son développement. Comme je l'avais supposé, le nombre de cils redouble (de 2 à 4), les deux paires de cils se séparent et se dirigent vers les pôles (fig. 10) de l'individu dont le corps prend une forme légèrement ovale allongée. Le noyau qui se trouve au centre de la cellule se divise, après quoi les noyaux qui procèdent de la division s'éloignent l'un de l'autre et la cellule se divise au milieu dans une direction perpendiculaire à l'axe lon-

Sources salines superficielles.

Énumération des espèces	Kaczyka	Przebieczany	Srogów	Solec	"Boue salée" à Stanyla	Source saline à Stanyla	Source saline entre Stanyla et Stebnik
<i>Meridion constrictum</i> Ralfs			×				
<i>Denticula elegans</i> Kütz. v. <i>thermalis</i>				×	×		
<i>Fragilaria capucina</i> Desm.			×				
<i>Synedra affinis</i> Kütz.	×					×	
<i>Achnanthes brevipes</i> Agard.				×	×	×	×
<i>Achnanthes lanceolata</i> Bréb.	×		×				
<i>Achnanthes marginulata</i> Grun.							×
<i>Navicula cryptocephala</i> Kg.	×		×	×	×		×
<i>Navicula peregrina</i> Kütz.				×	×		
<i>Navicula silicula</i> Ehb.				×			
<i>Navicula viridis</i> Ehb.	×	×	×			×	×
<i>Navicula salinarum</i> Grun.		×		×			×
<i>Navicula pusilla</i> Sm.				×			
<i>Navicula vulpina</i> Kütz.	×	×					
<i>Navicula slesvicensis</i> Grun.		×					
<i>Navicula cineta</i> Ehb.		×					
<i>Navicula elliptica</i> Kg.			×				
<i>Navicula subcapitata</i> Greg.			×				
<i>Navicula lanceolata</i> Kütz.				×		×	
<i>Navicula interrupta</i> Bail.				×			
<i>Navicula mutica</i> Kg.							×
<i>Stauroneis anceps</i> Ehb.			×	×			
<i>Stauroneis Phoenicenteron</i> Ehb.	×						
<i>Van Heurckia vulgaris</i> v. H.	×					×	×
<i>Pleurostauron legumen</i> Ehb.			×				
<i>Pleurostauron Smithii</i> Sm.			×				
<i>Gyrosigma acuminatum</i> Kütz.	×	×					×
<i>Gyrosigma scalpoides</i> Rab.			×				
<i>Gyrosigma Spenzi</i> Sm.				×			
<i>Eunotia pectinalis</i> Kg. v. <i>minor</i>	×						

Eaux salines souterraines.

Énumération des espèces.	Wieliczka			Bochnia			
	"Lac" salé	Chambre de mines "Suki"	Chambre de mines Zeling	Mare salée n° 1	Mare salée n° 2	Mare salée n° 3	Kafusz
<i>Amoeba salina</i> Hamb.	×	×	×	×	×	×	×
<i>Amphimonas ankyromonadides</i> Nmki . .			×		×		
" <i>salinus</i> Nmki		×	×				
" <i>polymorphus</i> Nmki	×	×	×	×			
" <i>angulatus</i> Nmki		×	×		×	×	
" <i>rostratus</i> Nmki		×	×		×	×	
" <i>cuneatus</i> Nmki			×				
" <i>metabolicus</i> Nmki			×				
" <i>ascomorpus</i> Nmki		×					
<i>Pleurostomum caudatum</i> Nmki			×				
" <i>salinum</i> Nmki		×					
" <i>parvulum</i> Nmki		×					
" <i>gracile</i> Nmki			×				
<i>Triflagellum salinum</i> Nmki			×				
" <i>opistostomoides</i> Nmki		×					
<i>Pleuromastigella vermiformis</i> Nmki (no- vum nomen) = <i>Pleuromastix vermi-</i> <i>formis</i> Nmki ¹⁾			×				
<i>Oospora salina</i> Nmki			×				

gitudinal. Deux individus en résultent qui restent unis par un filament de protoplasme et qui par l'effet du mouvement se séparent l'un de l'autre.

J'ai observé, en outre, quelques individus qui probablement appartiennent au cycle évolutif du flagellé *Amphimonas angulatus* Nmki,

¹⁾ Je suis très reconnaissant à M. le prof^r A. Pascher d'avoir porté à ma connaissance que M. Scherfel a donné le nom de *Pleuromastix* à une flagellée brune (Arch. f. Prot. 1912.); je modifie convenablement le nom de la mienne.

vu leur grandeur et leur structure. Le nombre de leurs cils (fig. 11) redouble après quoi ils se séparent, se dirigent vers les extrémités de l'individu; la division évolue ensuite probablement comme plus haut.

2. Adaptation de l'*Oospora salina* Nmki aux faibles concentrations.

Ce champignon se reproduit de deux manières: 1) en produisant des spores sphériques qui forment des chaînettes 2) en formant des chlamydo-spores. Ces dernières ont la forme de cylindres allongés épais de 3 μ , longs de 6 à 30 μ ; d'ailleurs la longueur est très variable. On trouve plus rarement des chlamydo-spores oviformes ou bien ayant la forme de barillets, en général courts et épais, dont le diamètre est de 4 à 5 μ en moyenne. Les chlamydo-spores germent lorsqu'elles se sont débarrassées du filament qui les enfermait, ou bien dans le corps même de l'organisme maternel, et forment un mycélium richement ramifié. Afin de décider si l'*Oospora salina* peut s'adapter à des faibles concentrations de NaCl, je l'aiensemencée en des milieux de culture contenant des quantités diverses de NaCl, avec ou sans 1% de bouillon ou de pepton. On pouvait supposer d'avance que cette adaptation serait possible, puisque dans les conditions naturelles le degré de concentration des eaux salines est variable; un organisme qui ne saurait s'adapter à des concentrations différentes, ne pourrait point subsister dans des conditions d'existence changées.

Les spores de l'*Oospora salina*ensemencées dans une solution aqueuse concentrée de NaCl, soit pure soit contenant 1% de bouillon ou de pepton (l'eau était prise du conduit de distribution de la ville) germent peu de temps après l'ensemencement. Cependant la croissance du mycélium est très lente; après deux semaines, il atteint en moyenne 30 à 200 μ de longueur. Même dans des cultures datant d'une année, des pelotons peu nombreux de mycélium paraissent dans les milieux nutritifs, pelotons qui ont à peine quelques millimètres de diamètre (au maximum 5 millimètres). Il n'y a point de spores sur les filaments du mycélium plongés dans le milieu de culture, pendant les premiers mois de développement. Même dans les cultures de six mois on ne les observe point; ce n'est que les chlamydo-spores que l'on y voit presque toujours. Les spores apparaissent en plus grande quantité dans des cultures plus anciennes (de 8 à 9 mois). On peut contraindre le mycélium à pro-

duire des spores sur le champ, en le portant à la surface de la solution. Au sein d'une solution concentrée, le développement a lieu avec lenteur; la production de la substance du corps du champignon n'est que très chétive dans ces conditions. C'est la conséquence de ce que la pression osmotique est considérable et la quantité des aliments insuffisante.

A mesure qu'on diminue la concentration du milieu de culture, le développement évolue d'une manière différente. Il est encore très lent pour 29% de NaCl; de même, pour 25% de NaCl sa rapidité et l'accroissement du mycélium ne diffèrent pas sensiblement de ceux que l'on observe dans le cas des solutions concentrées.

Dans les cultures dont le contenu de NaCl est de 22%, de 19% et de 17%, la croissance est très rapide et la production du mycélium abondante. Le maximum d'accroissement du mycélium correspondait à des milieux de culture qui contenaient 15%, 14%, 13% de NaCl; il remplissait l'éprouvette toute entière jusqu'à la surface du milieu de culture (la profondeur de celui-ci était de 5 cm). Le mycélium est produit en quantités énormes, surtout en comparaison avec le mycélium épais de quelques millimètres que l'on observe au sein des mares salées. J'ai observé de même un développement très riche du mycélium avec une production de spores nombreuses, lorsque le contenu de NaCl était de 12% à 9% (avec 1— $\frac{1}{2}$ % de bouillon, comme dans toutes les cultures). Dans les cultures à 3—6% de NaCl, le développement du mycélium était plus faible, celui-ci n'était cependant point privé de spores.

Le champignon se développait de même dans des cultures qui ne contenaient pas du tout de NaCl, mais seulement 1% à 7% de pepton et des spores se produisaient. Les différences dans la pression osmotique et l'absence du chlorure de sodium ne rendent point le développement de ce champignon impossible, c'est donc une espèce non halophile, mais elle est parfaitement adaptée aux conditions de développement aussi bien dans des solutions concentrées de NaCl que dans des milieux privés de ce sel.

3. Notes sur le *Bacterium salinum* Nmki.

A la surface d'anciennes mares salées des mines de sel de Wieliczka, de Bochnia et de Kalusz, on aperçoit une espèce de voile très délicat que les ouvriers des mines appellent „pleśń“

(moisissure). Ce voile laiteux se compose d'une quantité considérable d'organismes (flagellés, amibes, bactéries) parmi lesquels les plus nombreux sont les microorganismes polymorphes qui forment la couche superficielle dont il vient d'être question. J'ai constaté que leur présence est caractéristique dans les mares salées concentrées. Je n'ai pas vu leur reproduction sous le microscope mais j'obtenais néanmoins de nombreuses cultures où ces microorganismes étaient très abondants, ce qui prouve que j'avais affaire à un être vivant. Cela ressort d'ailleurs de ce que ces microorganismes servent de nourriture à l'*Amoeba salina*. On la trouve presque toujours toute remplie de ces microorganismes qui, grâce à leur granulation ou leur couleur rougeâtre très caractéristique, sont facilement visibles.

En étudiant la faculté d'adaptation des microorganismes des mares salées aux conditions d'existence correspondant à des faibles concentrations, j'ai préparé des cultures contenant des quantités diverses de chlorure de sodium qui, au surplus, contenaient toujours 1% de bouillon. Les cultures croissaient à la température ordinaire, dans l'obscurité. Quelques semaines après l'ensemencement, une émulsion blanchâtre de *Bacterium salinum* apparut au dedans des éprouvettes. Dans des cultures datant de plusieurs mois, j'ai remarqué un changement de couleur qui a pour cause l'apparition, dans les cellules du *B. salinum*, d'une granulation rosâtre. A la surface du milieu de culture, un voile rosâtre apparaît et au fond un dépôt de la même couleur.

En étudiant des cultures plus anciennes qui datent d'environ neuf mois, j'ai trouvé, parmi des individus du *B. salinum* d'apparence normale, un grand nombre de microorganismes polymorphes qui composent la couche superficielle des mares salées naturelles. Mais comme les cultures ne m'ont point réussi sur des milieux nutritifs solides, je n'ai pu suivre leur entier développement procédant d'un seul individu. Tout ce que je puis rapporter n'est donc tiré que de la comparaison des différents individus; par leur structure ils paraissent appartenir à une même espèce. Le *B. salinum* se développe parfaitement dans des cultures concentrées jusqu'à 23%, formant des bacilles longs de 3 à 9 μ et larges de 0.9 μ , qui se séparent après la division ou bien restent quelque temps unis (fig. 1—6). Ils forment des filaments plus ou moins longs qui vont jusqu'à 50 μ ; dans certains cas, les bacilles individuels sont nettement distincts, dans d'autres cas leurs limites ne sont pas visibles.

Ces bacilles qui se tiennent immobiles ou qui s'agitent vivement dans la direction de l'axe longitudinal de leur corps, ont un contenu homogène. Dans des cultures plus anciennes, des granules rosâtres commencent à se différencier dans le protoplasma homogène de ces bacilles. Au début, un granule globuleux ou allongé (bacilliforme) (fig. 7, 8) d'un diamètre de $\frac{1}{2} \mu$ et de $1-2 \mu$ de longueur (lorsqu'il est bacilliforme) apparaît au milieu ou à l'une des extrémités de la cellule. Ensuite se forment les granules ultérieurs: le 2^e, 3^e, 4^e, 5^e et le 6^e (fig. 9—18); ils sont quelquefois identiques, quelquefois de grandeurs différentes; ils demeurent rangés un à un ou bien ils s'assemblent à l'une des extrémités de la cellule. On observe tous les types intermédiaires depuis des bacilles typiques de *B. salinum* jusqu'aux individus dont la longueur et la structure est identique à celle des bacilles précédents, mais qui sont 2—3 fois plus larges (larges de $2-2.4 \mu$, longs de $7-10 \mu$, fig. 31—44).

Les uns et les autres s'agitent, tout au moins durant un certain stade de leur développement pendant lequel les granules, quand ils sont disposés latéralement et non pas au milieu de la cellule, décrivent des cercles, se trouvant tantôt au dessus, tantôt au dessous du bacille. Même après les avoir colorés, je n'ai pu apercevoir d'organes de mouvement. L'identité de structure permet de supposer que ces bacilles, 2—3 fois plus épais que ceux de *B. salinum*, appartiennent cependant au cycle évolutif de celui-ci.

Outre les individus dont la forme est celle d'un cylindre régulier, on observe fréquemment d'autres, soit de la même longueur (larges de $2-2.4 \mu$, longs de $7-10 \mu$) soit de moitié plus courts mais qui cependant ont $1.5-2.4 \mu$ de largeur. Ils ont la même granulation, mais ils sont déformés de diverses manières et doués temporairement de mouvement. En général, les granules de ces larges bacilles ne sont point disposés uniformément, comme cela a lieu chez les individus des fig. 7—28; d'habitude ils sont rassemblés en un endroit ou dans deux endroits de la cellule. Les granules colorés des grands individus bacilliformes (fig. 19—28) se produisent de la même manière que ceux des petits. Même dans les individus de 50μ de longueur, un seul granule coloré paraît au début; dans la suite leur nombre augmente. Les granules sont également disposés dans toute la longueur du bacille filamenteux, ou ils sont rassemblés dans une des ses extrémités; bacilliformes ou

globuleux, ils ont les mêmes dimensions que celles des individus plus petits. On trouve rarement des bacilles dans lesquels les limites des granules individuels seraient effacées; lorsque cela a lieu, deux lignes longues et colorées (fig. 21, 29, 30) apparaissent dans le bacille. Dans les mares salées naturelles on trouve, assez rarement il est vrai, des individus de forme bizarre qui, à cause de leur structure et de leur grandeur, semblent dériver des bacilles filamenteux dont il a été question plus haut. Ce sont des individus très grands, en forme de massue, ayant l'un ou les deux bouts affilés, très polymorphes, présentant une granulation caractéristique, colorée, composée soit de petits bâtonnets, soit de points disposés uniformément ou rassemblés à l'une des extrémités de l'individu. Le manque de granules différenciés n'est pas rare; dans ce cas, le colorant se trouve répandu dans l'individu tout entier. Ces individus monstrueux (fig. 44, 45, 59—67) ne se meuvent point, d'après ce que j'ai pu observer. Dans des cultures artificielles, en particulier sur les parois d'une éprouvette dont le milieu nutritif s'était récemment évaporé, j'ai observé des individus de 7—20 μ de diamètre (fig. 54—56), globuleux, avec des granules colorés, bacilliformes, plus ou moins nombreux. Les granules étaient rangés sur la périphérie des individus (fig. 54), le milieu de l'individu en était alors complètement privé, quelquefois il était tout à fait vide (fig. 56); dans plusieurs cas, les granules étaient dispersés d'une manière tout à fait irrégulière. Cependant, dans les eaux salines naturelles, on trouve rarement des individus de ce genre. Dans les eaux salines naturelles et dans les cultures artificielles (durant un certain stade) se trouvent d'habitude des individus globuleux, grands de 1—2 μ , avec 1, 2 ou 3 granules (fig. 50—53). Ils sont quelquefois plus ou moins rétrécis au milieu (fig. 53 *abc*), s'agitent pendant quelque temps et forment quelque chose comme une pseudo-zooglé dans laquelle les limites des individus sont nettes (fig. 57) ou peu distinctes. Les plus fréquents, dans les cultures plus anciennes des eaux salines naturelles, sont les individus qui probablement ne vivent plus et dans lesquels on ne distingue aucune granulation; la plus grande partie du corps est rosâtre, d'une nuance quelquefois plus faible ou différente de celle que l'on observe dans les individus vivants. Cette coloration est répandue dans la partie centrale de l'individu, le bord plasmatique extérieur en est privé. Il arrive cependant, quoique plus rarement, que le pigment ne soit

point localisé dans la partie centrale mais à la périphérie (fig. 70). D'habitude on peut facilement distinguer le nombre d'individus qui composent la pseudozoogléa (fig. 58). Ce sont probablement des individus des mêmes types que ceux qui sont représentés dans les figures 54 et 55.

Malgré les nombreux dessins que j'ai faits, je n'ai pas pu épuiser toute la diversité des formes de ce microorganisme polymorphe. Je n'ai indiqué que les types principaux qui sont les plus caractéristiques. Comme cela résulte de leur structure, ils représentent probablement des formes évolutives du *B. salinum*. L'intensité de la coloration des granules dépend de la nourriture; c'est ce qui ressort de la couleur de la „moisissure“ des eaux salines naturelles concentrées et de celle des cultures artificielles auxquelles j'ajoutais du bouillon. Tandis que dans les eaux salines naturelles ils ne forment qu'un mince voile laiteux, dans les cultures convenables ils donnent, après un laps de temps assez considérable, un voile rosâtre à la surface du milieu et un dépôt de la même couleur au fond. Comme les autres microorganismes des eaux salines, cet organisme est doué d'une faculté d'adaptation à des concentrations plus faibles de chlorure de sodium. J'ai observé toute la diversité de son polymorphisme dans des cultures concentrées contenant jusqu'à 23% de NaCl (avec 5% de bouillon).

Dans les solutions concentrées contenant 32%, 29%, 26%, 25%, 23% de NaCl, un dépôt rougeâtre apparaissait après plusieurs mois de culture, ainsi qu'un voile composé d'un nombre immense d'individus. A des concentrations plus faibles, je n'ai jamais observé la formation d'un voile coloré. Pendant les premières semaines de développement, des bacilles typiques de *B. salinum* apparaissaient toujours, à toutes les concentrations citées plus haut; ce n'est que plus tard qu'apparaissait dans les bacilles la granulation colorée et toute la richesse du pléomorphisme. Une goutte d'eau saline naturelle, placée sous une lamelle couvre-objets, dans une chambre humide, pour la préserver de la dessiccation, présentait après 12 heures l'aspect suivant: tous les individus se rassemblaient au centre de la lamelle en formant quelque chose comme une épaisse tache laiteuse. Ce n'était cependant pas un phénomène vital, parce qu'il se produisait tout aussi bien lorsqu'on ajoutait quelques gouttes d'une solution concentrée de sublimé.

Je tiens pour un aimable devoir d'adresser mes plus vifs remerciements à M. le Prof^r R. Gutwiński qui a bien voulu m'autoriser à consulter sa bibliothèque algologique et m'a aidé à déterminer quelques espèces incertaines.

Ce travail a été exécuté à l'Institut agronomique expérimental de l'Université de Cracovie sous la direction de M. le prof. Etienne Jentys.

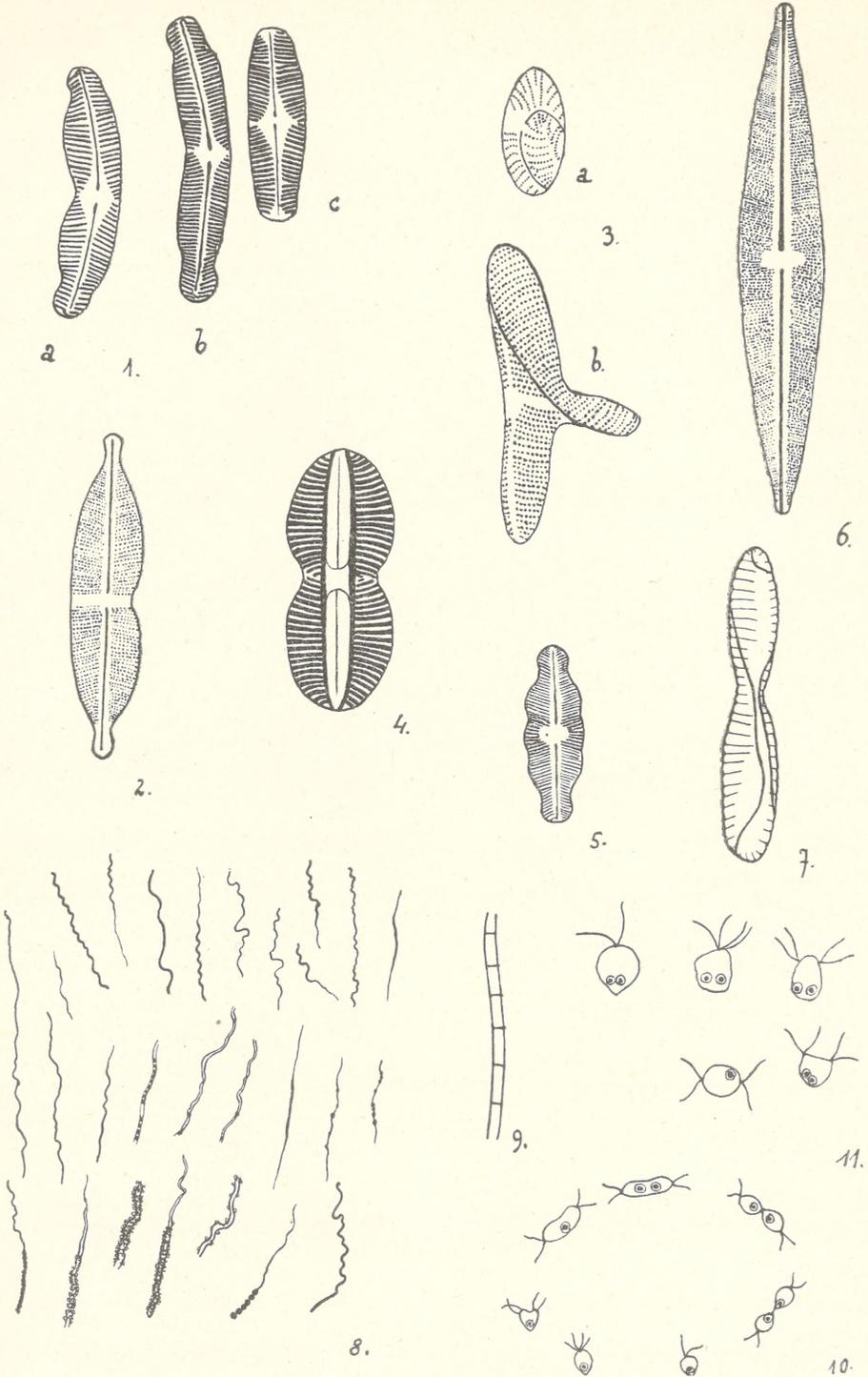
Explication des planches.

Planche 29.

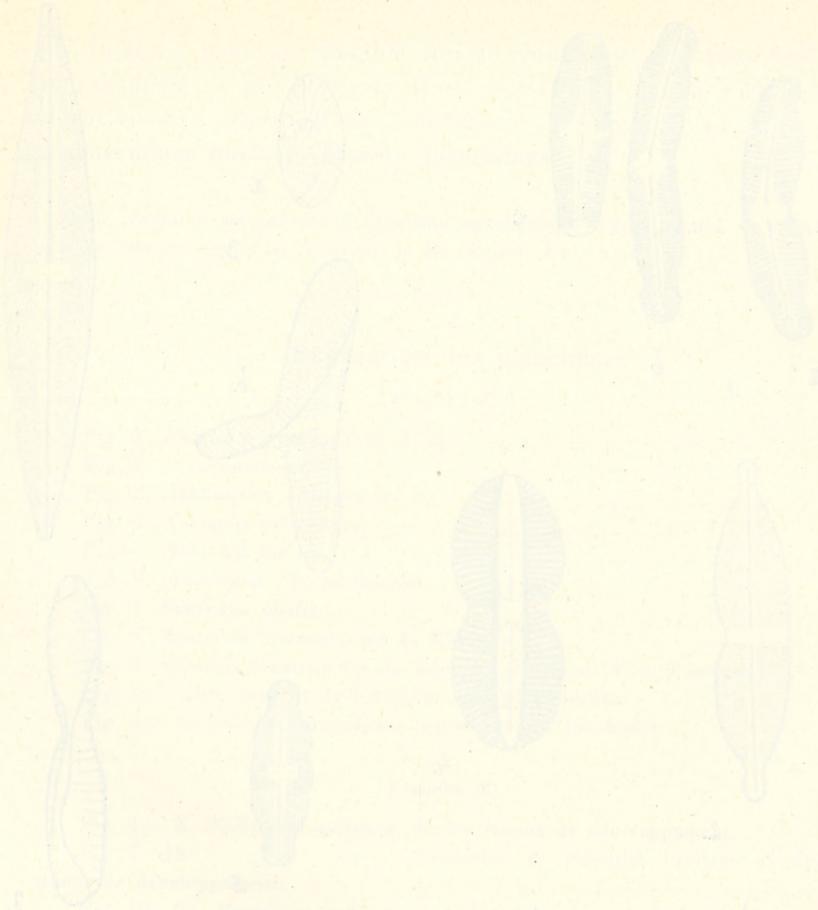
- Fig. 1. *Navicula mesolepta* (a, b, c).
 Fig. 2. *Stauroneis anceps*.
 Fig. 3. *Achnanthes brevipes* (a, b).
 Fig. 4. *Navicula interrupta*.
 Fig. 5. *Navicula mutica*.
 Fig. 6. *Stauroneis Phoenicenteron*.
 Fig. 7. *Suriraya ovalis*.
 Fig. 8. Bactéries filamenteuses de Kaczyka.
 Fig. 9. Bactérie filamenteuse de Kaczyka (fragment d'un filament).
 Fig. 10. Cycle évolutif de l'*Amphimonas polymorphus*.
 Fig. 11. *Amphimonas angulatus* (cycle évolutif incomplet).

Planche 30.

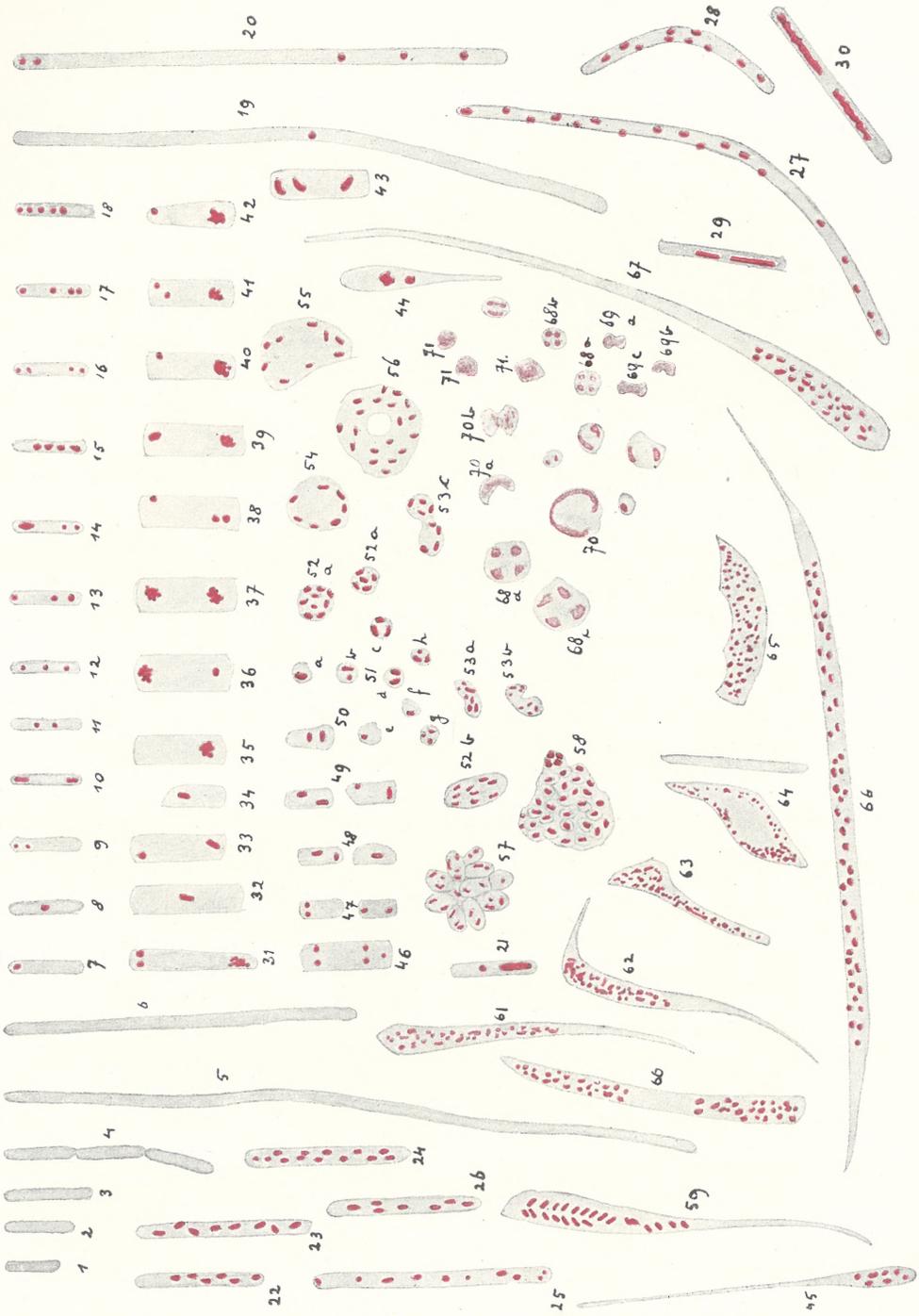
- Fig. 1—6. *Bacterium salinum*. Stades jeunes de développement.
 Fig. 7—18. " " Formation de granules rosâtres en divers stades de développement.
 Fig. 19—30. *Bacterium salinum*. Individus filamenteux, formation de granules rosâtres.
 Fig. 31—50. *Bacterium salinum*. Formes intermédiaires des bacilles typiques; passage aux individus plus longs, plus larges et monstrueux.
 Fig. 51—58. *Bacterium salinum*. Individus globuleux, polymorphes.
 Fig. 59—67. " " Individus de forme bizarre.
 Fig. 68—70. " " Individus qui probablement ne sont pas vivants; dans ces individus on ne peut distinguer aucune granulation; une partie considérable de leur corps est de couleur rosâtre.



B. Namysłowski.



Microscopium, II



Studia anatomiczne nad szparkami oddechowymi u roślin dwuliściennych, II.—Anatomische Studien über die Spaltöffnungen bei den Dikotylen, II.

Mémoire

de M. **BOLESŁAW HRYNIEWIECKI**,

présenté, dans la séance du 4 Mai 1914, par M. W. Rothert m. t.

(Planches 31—36).

In einer früheren Arbeit¹⁾ habe ich einen neuen „trichterförmigen“ Typus der Spaltöffnungen beschrieben, welcher in der Familie *Saxifragaceae* häufig vorkommt. Weitere Untersuchungen²⁾ haben gezeigt, daß der neue, von mir beschriebene Typus der Spaltöffnungen bei den Dikotylen-Pflanzen nicht so selten vorkommt. Außer den *Saxifragaceae*, *Cunoniaceae* und *Platanaceae* wurden solche trichterförmige Spaltöffnungen bei den *Rosaceae* (*Crataegus pinnatifida*), *Celastraceae* und bei vielen Vertretern der Familie *Compositae* gefunden.

Meine neuen Studien beziehen sich 1) auf die Frage der Verbreitung des neuen Typus der Spaltöffnungen bei verschiedenen Familien der Dikotylen, 2) auf die Gestaltsänderung der Spaltöffnungen an verschiedenen Organen und 3) auf den Einfluß der äußeren Bedingungen auf die Erscheinung des neuen Typus der Spaltöffnungen.

Da ich mich überzeugte, daß der trichterförmige Typus der Spaltöffnungen in ausgeprägter Form nur an alten Blättern vorkommt, so legte ich das Hauptgewicht auf die Untersuchung der immergrünen Laubblätter, welche ich während meines Aufenthaltes

¹⁾ Bulletin de l'Acad. d. Sc. de Cracovie. Sér. B. Février. 1912. S. 52—73, Taf. III—VI.

²⁾ Ebda. Juin. 1912. S. 585—605. Taf. XXVII—XXXI.

im Winter und Frühjahr des Jahres 1912 in Palermo, an der Riviera und in Genf gesammelt hatte.

Herzlich danke ich folgenden Herren für das mir zur Verfügung gestellte Material: Herrn Prof. Dr. A. Borzi, Direktor des Botanischen Gartens der Universität in Palermo, Dr. Alvin Berger, Kurator von Giardino Hanbury (La Mortola), Dr. J. Briquet, Direktor des Botanischen Gartens in Genf und Prof. Dr. M. Raciborski, Direktor des Botan. Gartens der Universität Krakau. Besonders aber halte ich es für eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. R. Chodat meinen aufrichtigsten Dank abzustatten für die Liebenswürdigkeit, mit welcher er mir einen Platz in seinem Botanischen Institut an der Universität Genf anbot, wo ich im Sommersemester 1912 meine Untersuchungen durchführen konnte. Im folgenden Jahre (1913) setzte ich meine Untersuchungen, wie früher, im Laboratorium des Botanischen Gartens der Universität Jurjew (Dorpat) fort.

I. Spaltöffnungsapparat bei verschiedenen Dikotylen.

Fagaceae.

Quercus Aegilops L. (Palermo). Spaltöffnungen auf der Unterseite in gleicher Höhe mit der Epidermis des Blattes; Schließzellen fast ganz kutikularisiert mit kleinen Lumina; Vor- und Hinterhof deutlich bemerkbar.

Quercus Ilex L. (Palermo). Spaltöffnungen in Querschnittform normal, auf der Unterseite, durchaus kutikularisiert; Hohlraum des Vorhofs mit kleinen Kutikularhöckerchen bedeckt.

Moraceae¹⁾.

Ficus rubiginosa Desf. (Palermo). Spaltöffnungen normal, auf der Unterseite, in starken Vertiefungen; Kutikularleisten auf beiden Seiten stark entwickelt; beide Höfe gleich groß.

Proteaceae.

Grevillea robusta A. Cunn. (Palermo). Spaltöffnungen auf der Unterseite. Schließzellen ein wenig emporragend; äußere Kutikularleisten stark entwickelt, innere fast fehlend, der Hinterhof kaum

¹⁾ Früher untersucht: *Humulus Lupulus*, a. a. O. S. 594.

bemerkbar, so daß der Typus dem trichterförmigen nahe steht; die nach unten gedrückten Nachbarzellen verschließen den Eingang in den inneren Hohlraum. (Taf. 31, Fig. 1).

Grevillea Hilliana F. M. (Palermo). Spaltöffnungen auf der Unterseite in starken Vertiefungen, zwischen sehr hohen, eigenartigen Epidermiszellen mit den für *Proteaceae* charakteristischen zweizelligen Trichomen in den Zwischenräumen. Wie bei voriger Art äußere Kutikularleisten stark entwickelt; innere sehr schwach; der Hinterhof sehr klein; ein Übergangstypus zwischen dem normalen und dem trichterförmigen. (Taf. 31, Fig. 2).

Amarantaceae.

Bosea Yervamora L. (Palermo). Spaltöffnungen auf der Unterseite, normal, ein wenig erhaben; Lumen klein.

Caryophyllaceae.

Dianthus silvestris Wulf. var. *saxicola* Jordan (auf Felsen des Berges Salève bei Genf wachsend). Pflanze mit stark ausgeprägtem xerophytischem Bau des Blattes. Spaltöffnungen auf der Ober- wie auf der Unterseite in starken Vertiefungen; äußere Anhängsel stark kutikularisiert; die Höfe fast gleich groß; der Typus ist normal.

Lauraceae.

Laurus canariensis Webb. et Berth. (Palermo). Spaltöffnungen auf der Unterseite in Vertiefungen, welche durch Kutikularfalten entstanden sind; normaler Typus, äußere Kutikularleisten stark entwickelt. (Taf. 31, Fig. 3).

Pittosporaceae¹⁾.

Pittosporum viridiflorum Sim. (Palermo). Spaltöffnungen auf der Unterseite mit 2 Paar Kutikularleisten versehen, welche den Vorhof in zwei Räume teilen. (Taf. 31, Fig. 4).

Rosaceae²⁾.

Da ich früher den neuen Spaltöffnungstypus bei *Crataegus pinnatifida* Bnge gefunden hatte, so erschien es mir ratsam, die Spalt-

¹⁾ A. a. O., S. 67.

²⁾ A. a. O., S. 67 und 591—592.

öffnungen der verschiedenen Vertreter der Gattung *Crataegus* zu untersuchen. Während meines Aufenthaltes in Genf habe ich mir das nötige Material vom dortigen Botanischen Garten beschafft und es von meinem Schüler, Stud. Alexander Kruschewsky in Jurjew (Dorpat) unter meiner Leitung anatomisch untersuchen lassen.

Es waren folgende Arten:

- Crataegus Korolkowi* Henry (Genf),
- Crataegus macracantha* Lodd. (Genf),
- Crataegus monogyna* Jacq. (Wild, Umgebung von Genf),
- Crataegus Heldreichii* Boiss. (Genf),
- Crataegus pontica* Koch (Genf),
- Crataegus brevispina* Kunze (Genf),
- Crataegus stipulosa* Steud. (Genf),
- Crataegus subvillosa* Schrad. (Genf),
- Crataegus submollis* Sarg. (Genf),
- Crataegus Arnoldiana* Sarg. (Genf),
- Crataegus arkansana* Sarg. (Genf),
- Crataegus viridis* L. (Genf),
- Crataegus nitida* Sarg. (Genf).

Bei allen genannten Arten liegen die Spaltöffnungen auf der Unterseite der Blätter und sind dem Typus nach einander sehr ähnlich; sie sind groß, mit starken äußeren Kutikularleisten und schwach ausgeprägten Hinterhofleisten versehen; der Vorhof ist meist stark verbreitert, der Hinterhof immer vorhanden, bei einigen Arten aber stark reduziert, nämlich bei *Crataegus macracantha*, *C. monogyna* (teilweise), *C. Arnoldiana* und *C. arkansana*, deren Spaltöffnungen einen Übergangstypus zu dem trichterförmigen darstellen; aber bei keiner von diesen Pflanzen ist der reine trichterförmige Typus so wie bei *Crataegus pinnatifida* ausgeprägt.

Fast bei allen genannten Arten sind die Spaltöffnungen ein wenig erhaben (außer *C. Korolkowi*, wo die Spaltöffnungen in gleicher Höhe mit der Blattfläche liegen). Der innere Raum der Schließzellen ist stark reduziert. Bei vielen Arten, nämlich bei *Crataegus coccinea*, *pinnatifida*, *nitida*, *Arnoldiana*, *submollis*, *brevispina*, *pontica*, *Heldreichii* und *monogyna* fällt vor allem die Anwesenheit von zwei symmetrischen Kutikularfalten zu beiden Seiten des Vorhofs auf.

Außerdem wurden folgende Arten untersucht:

- Mespilus germanica* L. (Dorpat). Spaltöffnungen auf der Unter-

seite mit schwach entwickeltem Hinterhof und stark verbreitertem Vorhof. Das Lumen der Schließzellen ist im Querschnitt klein. Der doppelte Verschluß der Spalte durch die nach unten gedrückten Nachbarzellen konstatiert.

Cotoneaster rotundifolia Wall. (Dorpat, Kalthaus). Spaltöffnungen auf der Unterseite, normal, stark kutikularisiert mit einander genäherten Schließzellen, so daß die Höfe sehr klein und die Lumina stark reduziert erscheinen.

Eriobotrya japonica Lindl. (Dorpat, Kalthaus). Spaltöffnungen auf der Unterseite, normal, mit stark entwickelten äußeren Kutikularfalten zu beiden Seiten der äußeren Öffnung und mit kleinem Lumen im mittleren Teil der Schließzellen.

Dryas octopetala L. (Alpenwiese Col de Voza am Mont-Blanc). Die Spaltöffnungen auf der Unterseite sind normal, erheben sich stark über die Blattfläche. Kutikularleisten des Vor- wie des Hinterhofes sehr klein; beide Höfe stark erweitert.

Prunus Laurocerasus L. (Dorpat, Kalthaus). Spaltöffnungen auf der Unterseite, ziemlich groß, Schließzellen einander stark genähert mit starken äußeren Kutikularleisten; Lumen im Querschnitt stark reduziert.

Leguminosae¹⁾.

Trifolium alpinum L. (Alpenwiese Col de Voza am Mont-Blanc). Spaltöffnungen normal auf beiden Blattseiten, in Vertiefungen stehend, Spaltöffnungen der Unterseite des Blattes viel größer als auf der Oberseite.

Buxaceae.

Buxus sempervirens L. (Im Walde am Ufer des Genfer Sees bei Coudrée). Spaltöffnungen auf der Blattunterseite, ein wenig vertieft, mit sehr starken äußeren Kutikularleisten um den stark entwickelten Vorhof herum; Hinterhof wie die ihn schließenden Leisten fast fehlend; die nach unten gedrängten Nachbarzellen bilden den zweiten Verschluß der Atemhöhle. Eigentümlicher, dem trichterförmigen sehr nahe stehender Typus.²⁾

¹⁾ A. a. O., S. 592—593.

²⁾ Siehe R. Chodat, Les dunes lacustres de Sciez et les Garides. Extrait du Bulletin de la Société botanique suisse. Fasc. XII. 1902, S. 24—25.

Empetraceae.

Empetrum nigrum L. (Alpenwiese Col de Voza am Mont-Blanc.) Spaltöffnungen auf der Unterseite, normal. Schließzellen ein wenig erhaben; Hinterhofeisten fehlend.

Anacardiaceae.

Sowohl in dieser Familie wie auch bei den *Aquifoliaceae*, *Celastraceae* (außer *Elaeodendron*) und *Sapindaceae* wurden die Spaltöffnungen von meinem Schüler Stud. N. Schotowsky nach meinem Material untersucht, und zwar waren es folgende Arten:

- Rhus Cotinus* L. (Dorpat),
- Rhus oxyacantha* Schusb. (Genf),
- Rhus Wallichii* Hook. (Genf),
- Rhus aromatica* Marsch. (Genf),
- Rhus canadensis* Mill. (Genf),
- Rhus radicans* L. (Genf),
- Rhus vernicifera* DC. (Genf).

Die Spaltöffnungen befinden sich bei allen genannten Arten nur auf der Unterseite und sind normal. Äußere Kutikularleisten klein, innere fehlend; Höfe fast gleich groß, außer bei *Rhus Cotinus*, wo der Hinterhof kleiner ist als der Vorhof. Bei dieser Art wie auch bei *Rhus aromatica* sieht man den für die Xerophyten so charakteristischen Verschuß durch die nach unten gedrängten Nachbarzellen. — *Rhus radicans* und *Rh. canadensis* haben Schließzellen in gleicher Ebene mit der Epidermis des Blattes; bei den übrigen erheben sich die Spaltöffnungen über die Oberfläche des Blattes.

Aquifoliaceae.

Ilex Aquifolium L. (Dorpat, Kalthaus). Spaltöffnungen auf der Unterseite mit mächtigen Kutikularleisten, stark erweitertem Vorhof und sehr kleinem Hinterhof. Das Lumen im Querschnitt klein, spaltförmig. (Taf. 31, Fig. 5).

Ilex mollis A. Gray (Genf). Derselbe Typus.

Celastraceae¹⁾.

Elaeodendron australe Vent. (Genf). Unterseite. Trichterförmiger Typus.

¹⁾ A. a. O., S. 595.

Celastrus orbiculatus Lam. (Genf). Unterseite. Scharf ausgeprägter trichterförmiger Typus.

Celastrus articulatus Thunb. (Dorpat). Ebenso.

Evonymus europaeus L. (Genf),

Evonymus pulchellus Hort. (Genf),

Evonymus japonicus L. (Dorpat, Kalthaus).

Bei allen drei Arten befinden sich die Spaltöffnungen auf der Unterseite, sind fast identisch und gehören zu dem Übergangstypus mit kleinem, kaum merkbarem Hinterhof und breitem Vorhof.

Evonymus fimbriatus Wall. (Dorpat, Treibhaus). Scharf ausgeprägter trichterförmiger Typus. Die Schließzellen ragen stark über das Epidermiszellenniveau empor. Die Lumina der Schließzellen erscheinen auf dem Querschnitt nur als schmale Ritzen. Das äußere Hautgelenk ist gut ausgebildet.

Catha edulis Forsk. (Dorpat, Treibhaus). Die Spaltöffnungen sind klein und erheben sich über die Blattfläche. Übergangstypus, dem trichterförmigen sehr nahe stehend.

Icacinaceae.

Apodytes dimidiata E. Mey. (Palermo). Die Struktur der Spaltöffnungen ist sehr eigentümlich. Der verbreiterte Vorhof wird von den Kutikularvorsprüngen in zwei Räume geteilt. Äußere Kutikularleisten stark entwickelt, die inneren dünn. (Taf. 31, Fig. 6.)

Aceraceae.¹⁾

Acer campestre L. (Umgebung von Genf),

Acer Pseudoplatanus L. (Genf). (Taf. 31, Fig. 7).

Beide Arten wie auch der früher untersuchte *Acer platanoides* L. (Dorpat) haben normale Spaltöffnungen auf der Unterseite des Blattes. Bei *Acer Pseudoplatanus* sind die Epidermiszellen der Unterseite des Blattes papillenförmig, so daß die Spaltöffnungen zwischen ihnen in Vertiefungen liegen.

Sapindaceae.

Paulinia cupana Kunth. (Dorpat, Treibhaus). Normaler Typus. Die Leisten des Hinterhofes sind kaum bemerkbar; Schließzellenumina schmal.

¹⁾ A. a. O., S. 595.

Sterculiaceae.

Brachychiton diversifolium R. Br. (Palermo). Spaltöffnungen auf der Unterseite, normal.

Brachychiton acerifolium F. Müll. (Palermo). Spaltöffnungen auf der Unterseite, normal, in gleicher Ebene mit der Blattepidermis.

Lythraceae.

Olinia cymosa Thunb. (Palermo). Äußere Epidermiswand fast ganz kutikularisiert. Spaltöffnungen auf der Unterseite, normal; Lumen der Schließzellen sehr klein; Hinterhofleisten fehlend.

Myrtaceae.

Eugenia supraaxillaris Spring. (Palermo). Unterseite. Die Schließzellen der Spaltöffnungen fast durchweg kutikularisiert; Hinterhofleisten unscheinbar; beide Höfe vorhanden, normal.

Metrosideros robusta Cann. (Palermo). Spaltöffnungen auf der Unterseite. Die stark entwickelten Kutikularleisten ragen über das Niveau des Blattes empor, den erweiterten Vorhof einschließend; die Hinterhofleisten fehlen; das Lumen der Schließzellen erscheint auf dem Querschnitt nur als eine schmale Ritze.

Araliaceae¹⁾.

Dendropanax nymphaefolium Hort. (Palermo). Spaltöffnungen auf der Unterseite, normal, in Vertiefungen stehend.

Heptapleurum divaricatum Seem. (Palermo). Die Spaltöffnungen in Vertiefungen auf der Unterseite des Blattes. Der zur Spaltöffnung führende, durch die Kutikularfalten gebildete Kanal sehr unregelmäßig; die Spaltöffnungen normal, mit gleichförmigen Leisten an beiden Höfen. (Taf. 31, Fig. 8).

Aralia Thibautii Versch. (Palermo). Die Spaltöffnungen auf der Unterseite, in Vertiefungen, normal; äußere Kutikularleisten größer als die inneren.

Aralia dactylifolia Hort. (Palermo). Derselbe Typus, nur ist die Kutikula stärker entwickelt.

Cussonia thyrsoflora Thunb. (Palermo). Spaltöffnungen in gleicher Ebene mit der Blattfläche, normal; die äußeren Kutikularleisten sind stärker entwickelt. In eigenartiger Weise werden die Atemhöhlen

¹⁾ A. a. O., S. 595.

durch die benachbarten emporragenden Zellen geschlossen, welche unter der Spaltöffnung zusammentreffen. (Taf. 31, Fig. 9).

Sapotaceae.

Bumelia lycioides Willd. (Palermo). Spaltöffnungen auf der Unterseite, etwas über die Blattfläche emporragend, normal.

Oleaceae.

Phillyrea media L. (Palermo). Spaltöffnungen auf der Unterseite in gleicher Höhe mit der Blattfläche; äußere Epidermiswand durchweg kutikularisiert.

Borraginaceae.

Ehretia tinifolia L. (Palermo). Spaltöffnungen auf der Unterseite, fast in gleicher Höhe mit der Blattfläche; Hinterhofleisten fehlend; die Nachbarzellen verschließen den Eingang in die Atemhöhle.

Rubiaceae.

Rondeletia Roezlii Hemsl. (Palermo). Spaltöffnungen auf der Unterseite, ein wenig emporragend, normal; Hinterhofleisten fehlend, Lumina der Schließzellen in Form von Ritzen; die Nachbarzellen verschließen den Eingang in die Atemhöhle. (Taf. 31, Fig. 10).

Aus meinen vorläufigen Untersuchungen über die Spaltöffnungen verschiedener Dikotylenfamilien ergab sich als interessante Tatsache das Vorkommen eines neuen Typus von Spaltöffnungen in der Familie der *Celastraceae*. Anfangs fand ich diesen Typus an zwei Arten von *Elaeodendron*. Da diese zwei verschiedenen Sektionen derselben Gattung angehören, so konnte man a priori erwarten, denselben Typus auch bei anderen Vertretern derselben Familie zu finden. In der Tat war dieser Typus hier vollkommen klar ausgeprägt bei *Celastrus* und einer Art von *Evonymus* (*E. fimbriatus*); andere Arten wie *Catha edulis*, *Evonymus europaeus*, *E. pulchellus* und *E. japonicus* besitzen Spaltöffnungen vom Übergangstypus mit kaum bemerkbarem Hinterhof. Angesichts dessen erscheint eine Musterung der ganzen natürlichen Reihe der *Sapindales* (*Celastrales*) angezeigt, da sich der neue Spaltöffnungstypus möglicherweise auch noch in einer der nahen Familien dieser Reihe findet.

Hier fielen mir besonders die Spaltöffnungen der *Buxaceae* auf, welche bis zu einem gewissen Grade an den trichterförmigen Typus erinnern und auf die bei *Buxus sempervirens* seiner Zeit Prof. R. Chodat¹⁾ aufmerksam wurde, weil ihm dieser Typus als eine besondere Anpassung an die Hemmung der Transpiration erschien. („Cette curieuse structure a pour effet de diminuer l'accès de la vapeur d'eau vers l'extérieur et par conséquent de restreindre la transpiration“²⁾).

Außerdem stehen dem trichterförmigen Typus die Spaltöffnungen in der Familie der *Proteaceae*, besonders bei *Grevillea robusta* und zum Teil bei *Grevillea Hilliana* sehr nahe, und wir sehen, daß sich in dem von mir erforschten Material nur bei einigen Arten die Neigung zur Metamorphose der Spaltöffnungen nachweisen läßt, und zwar in der früher für die Saxifragaceen angegebenen Richtung.

Andererseits aber fand ich bei der Untersuchung bei zahlreichen Arten der immergrünen Pflanzen eine ganze Reihe sehr interessanter und scharf ausgeprägter xerophiler Anpassungen an die Hemmung der Transpiration, und diese kommen in folgenden Formveränderungen der Struktur der Spaltöffnungen zum Ausdruck.

1) Tiefere Lagerung der Spaltöffnungen in der Oberfläche des Blattes. Diese ist zuweilen nur unbedeutend, wie z. B. bei *Buxus sempervirens* oder den von mir erforschten Arten von *Aralia* (*A. Thibautii*, *dactylifolia*), manchmal jedoch so stark, daß die Spaltöffnungen am Boden tiefer Grübchen liegen. Typisch sind in dieser Hinsicht die Spaltöffnungen bei *Laurus canariensis*, *Ficus rubiginosa*, *Grevillea Hilliana*, *Dendropanax nymphaefolium*, *Heptapleurum divaricatum*. Das erwähnte Grübchen oder die sogenannte äußere Atemhöhle der Spaltöffnung kann gebildet werden durch eine ganze Reihe von Epidermiszellen, welche über die Oberfläche des Blattes emporragen und von zwei Seiten kleine Höcker bilden, die einen Hohlraum umrahmen, wie wir dies an

¹⁾ R. Chodat et C. Bernard. Structure des stomates du *Buxus sempervirens*. Archives d. Sc. phys. et nat. Genève, t. IX, 1900.

R. Chodat. Les dunes lacustres de Sciez et les Garides. Bulletin de la Soc. bot. suisse, XII, 1902. S. 24—26.

²⁾ Bei *Buxus balearica* hat mein Schüler N. Schotovsky vor kurzem den scharf ausgeprägten trichterförmigen Typus der Spaltöffnungen konstatiert.

Ficus sehen. Manchmal erscheint dieses Grübchen nur von zwei hohen Zellen der Epidermis eingeschlossen, welche in gleichem Niveau mit den übrigen Zellen liegen, und nur die Schließzellen senken sich zusammen mit den Nachbarzellen unter die Oberfläche, wie wir das besonders klar an *Grevillea Hilliana* sehen. Manchmal treten alle Epidermiszellen auf der Unterseite des Blattes papillenartig vor und erheben sich über die Spaltöffnungen, wie z. B. bei *Acer Pseudoplatanus* L. Endlich sehen wir in der Mehrzahl der Fälle diese Grübchen durch Auftreten der außerordentlich dicken, mit einer starken Kutikularschicht bekleideten Wände der Epidermis entstehen. Der Zugang zu diesen Grübchen ist hin und wieder vollständig geöffnet, manchmal aber stoßen die Kutikularleisten fast über den Spaltöffnungen zusammen, den Zugang zu diesen verdeckend, wie bei *Laurus canariensis*. Die Kutikularleisten über der äußeren Atemhöhle können von sehr unregelmäßiger Gestalt sein und bilden über der Spaltöffnung einen stark gekrümmten Kanal, wie wir das an *Heptapleurum divaricatum* sehen.

Eine ähnliche Lage der Spaltöffnungen in tiefen Grübchen finden wir nicht nur an Blättern immergrüner Bäume, sondern auch an krautartigen Xerophyten, wie z. B. an *Dianthus silvestris* Wulfen var. *saxicola* Jordan, einer Pflanze, welche auf Felsen des Berges Salève nahe bei Genf gesammelt wurde. Hier sind die Spaltöffnungen gleichmäßig in den Grübchen verteilt, sowohl auf der Ober- als auch auf der Unterseite des Blattes. So sehen wir, daß diese Struktur ganz und gar von der Einwirkung äußerer Faktoren abhängig ist, und man findet sie bei Arten der verschiedensten Familien und biologischen Typen, je nachdem wie stark der xerophile Typus im Bau des Blattes zum Ausdruck kommt.

2) Teilung des Vorhofes in zwei Räume durch besondere Kutikularleisten. Eine solche Struktur sehen wir an den Spaltöffnungen von *Apodytes dimidiata* (Fam. *Icacinaceae*). Außer den großen Kutikularleisten, welche gewölbartig den Eintritt in die Spaltöffnung verdecken, treten ein wenig tiefer liegend andere, dünnere, scharfe Leisten auf, so daß der Vorhof in zwei Räume geteilt erscheint, was natürlich die Transpiration herabsetzt. Eine ebensolche Struktur sehen wir an den Spaltöffnungen von *Pittosporum viridiflorum* (Fam. *Pittosporaceae*), obgleich hier die zweiten Leisten weniger als bei *Apodytes* ausgebildet sind.

Eine ähnliche Art der Spaltöffnungen mit Leisten, welche den

Vorhof in zwei Räume teilen, hat H. von Guttenberg¹⁾ beschrieben, und zwar an den Phyllokladien und zylinderförmigen Achsen von *Ruscus aculeatus* L., ebenso an den Phyllokladien von *R. Hypoglossum* L. (kleine, kaum bemerkbare Leisten), *R. Hypophyllum* L., *Danaë racemosa* Mönch und *Semele androgyna* Kunth. Zu diesem Typus können teilweise auch die von mir und auch von H. von Guttenberg²⁾ erforschten Spaltöffnungen bei *Quercus Ilex* gerechnet werden, wo der ganze Vorhof mit kleinen Kutikularhöckerchen bedeckt ist.

3) Abschließung des Hinterhofes durch breite Leisten auf der Innenseite der Schließzellen. Dieser Typus, der sich besonders deutlich bei *Meryta Denhamii*³⁾ zeigt, erinnert sehr an die Struktur der trichterförmigen Spaltöffnungen; ein Unterschied zeigt sich nur darin, daß hier der Hinterhof nicht vollständig verschwindet, sondern noch deutlich bemerkt werden kann; aber er ist von ganz unbedeutendem Umfange im Vergleich mit dem breiten Vorhof; statt der normalen Abschließung der Spaltöffnungen an der Mittelspalte vollzieht sich die Schließung weiter unten vermittelt besonderer, hier sehr stark entwickelter Leisten, die bei gegenseitiger Berührung breite Flächen bilden und den Eingang in die innere Atemhöhle in ähnlicher Weise wie bei den trichterförmigen Spaltöffnungen verdecken.

4) Schließung der Atemhöhle durch vorragende Nachbarzellen, welche unter der Spaltöffnung zusammentreffen. Ein solcher Modus von Anpassung, der die Transpiration erschwert, ist bei xerophilen Arten sehr verbreitet. Deutlich tritt er hervor bei *Buxus sempervirens*, *Rondeletia Roezlii*, *Bumelia lycioides* (zum Teil), *Grevillea robusta*, *Cussonia thyrsoflora*, *Meryta Denhamii*, *Ehretia tinifolia*, *Rhus Cotinus*. Man kann noch eine ganze Reihe solcher Fälle feststellen, welche wir früher schon innerhalb der Familie *Saxifragaceae* antrafen, und zwar bei *Saxifraga altissima*, zum Teil auch bei *S. Aizoon* und *S. rotundifolia*; besonders scharf tritt diese Anpassung bei *Bergenia cordifolia* und *Bergenia crassifolia* hervor. Bei der letzteren Art sind die Nach-

¹⁾ H. v. Guttenberg. Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das immergrüne Laubblatt der Mediterranflora. Engler's Botan. Jahrbücher, Bd. 38, 1907. S. 441—442. Fig. 34, 35, 36 u. 37.

²⁾ A. a. O., S. 418, Fig. 1.

³⁾ A. a. O., S. 595, Fig. 27 u. 28.

barzellen auf der Oberseite des Blattes vollständig nach unten gedrängt und liegen nicht neben den Schließzellen der Spaltöffnungen, sondern unterhalb derselben; außerdem bemerkte ich eine solche Anpassung an *Hydrangea opuloides*, *Deutzia parviflora*, *D. Sieboldiana*, *D. scabra* und *Jamesia americana*. Dasselbe läßt sich auch konstatieren an *Pittosporum viridiflorum* (*Pittosporaceae*), *Berzelia lanuginosa* (*Bruniaceae*), *Cunonia capensis* und *Weinmania sylvicola* (*Cunoniaceae*), *Physocarpus opulifolius* (*Rosaceae*).

5) Starke Verringerung des Lumens der Schließzellen. Im Querschnitt der Spaltöffnungen erscheint das Lumen sehr klein im Vergleich mit der Größe der Zellen. Als Beispiele können dienen: *Quercus Aegilops*, *Q. Ilex*, *Apodytes dimidiata*, *Meryta Denhamii*, *Ehretia tinifolia*, *Bosea Yervamora*, *Phillyrea media*, *Buxus sempervirens*, *Eugenia supraaxillaris*, *Brachychiton diversifolium*, *B. acerifolium*, *Raphiolepis indica*. Besonders augenfällig ist in dieser Hinsicht die Bildung der Spaltöffnungen bei *Grevillea robusta*, *G. Hilliana*, *Metrosideros robusta*, *Rondeletia Roezlii* und *Olinia cymosa*, weil deren Lumen schmalritzenförmig erscheint, so daß infolgedessen die Spaltöffnungen zum Öffnen und Schließen weniger befähigt sind. Das Schließen wird durch die sackförmigen, verbreiterten Polarränder der Schließzellen wie bei den *Gramineen* bewirkt.

Alle aufgezählten, bei einzelnen Vertretern verschiedener Familien auftretenden Modifikationen der Spaltöffnungen sind Anpassungsformen an äußere Bedingungen und unterscheiden sich dadurch von dem von mir beschriebenen Typus. Der letztere tritt, wie es scheint, nicht so selten auf, wie ich anfangs bei der Untersuchung der *Saxifragaceae* voraussetzte. Überall, wo er zum Vorschein kommt, kann man ihn in reiner oder in Übergangsform an einer ganzen Reihe von Repräsentanten derselben Familie entdecken, wie wir es z. B. bei den *Celastraceae* gesehen haben.

II. Spaltöffnungen bei den Kompositen.

1) Übersicht der Spaltöffnungen bei einigen Gruppen der Kompositen.¹⁾

Senecioneae.

Arnica montana L. (Alpenwiese Col de Voza am Mont-Blanc. Ziemlich junge Blätter, Ende Juni gesammelt). Spaltöffnungen auf

¹⁾ A. a. O., S. 596 — 602.

beiden Blattseiten vom trichterförmigen Typus, fast in gleicher Ebene mit der Blattfläche. (Taf. 31, Fig. 11 u. Taf. 32, Fig. 12).

Doronicum Pardalianches L. (Laubwald bei Genf unweit von Salève). Unterseite. Schwimmblatttypus; die Spaltöffnungen erheben sich stark über die Blattfläche. (Taf. 32, Fig. 13).

Senecio erraticus Bertol. (Genf). Blätter leierförmig-fiedergeteilt, kahl. Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten fast in gleicher Ebene mit der Blattfläche; der Vorhof ist größer als der Hinterhof.

Senecio orientalis Willd. (Genf). Die Blätter breit, kahl. Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten, in kleinen Vertiefungen stehend. Übergangstypus mit starken äußeren Kutikularleisten.

Senecio adonidifolius Loisel. (Genf). Blätter sehr schmal, linealfiedergeteilt. Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten, gehören zu dem Übergangstypus, besitzen sehr kleinen Hinterhof und breiten Vorhof; auf der Unterseite erheben sich die Spaltöffnungen ein wenig über die Blattfläche, auf der Oberseite sind sie ein wenig eingesenkt. (Taf. 32, Fig. 14 u. 15).

Senecio umbrosus W. K. (Krakau). Die Blätter sind breit, kahl, ziemlich jung (im Mai gepflückt). Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten, groß, Übergangsform zu dem trichterförmigen Typus; äußere Leisten lang zugespitzt, innere kaum merklich; auf der Oberseite sind die Spaltöffnungen ein wenig eingesenkt, auf der Unterseite etwas emporgehoben. (Taf. 32, Fig. 16 u. 17).

Senecio Heritieri DC. (La Mortola). Die Blätter sind mit einem dicken Haarüberzug bedeckt. Die Spaltöffnungen auf der Unterseite sind normal, erheben sich stark über das Niveau des Blattes.

Senecio acutangulus Hemsl. (La Mortola). Unterseite; scharf ausgeprägter trichterförmiger Typus. (Taf. 32, Fig. 18).

Senecio scaposus DC. (La Mortola). Sukkulente Pflanze mit linealen, fleischigen, mit Haaren bedeckten Blättern. Spaltöffnungen in Vertiefungen liegend, fast normal. Der Vorhof mit starken Kutikularleisten versehen, etwas größer als der Hinterhof.

Senecio junceus Harv. et Sond. (La Mortola). Sukkulente Pflanze ohne Blätter mit grünen, fleischigen Stengeln. Spaltöffnungen auf Stengeln in Vertiefungen liegend; Übergangsform zu dem trichterförmigen Typus; der Vorhof groß, mit starken Kutikularleisten geschlossen; der Hinterhof sehr klein. (Taf. 32, Fig. 19).

Senecio longifolius L. (La Mortola). Die Blätter sind lang, fleischig, halb zylinderförmig, auf der Unterseite konvex, auf der

Oberseite konkav; die Spaltöffnungen auf der Unterseite normal; der Vorhof nur ein wenig größer als der Hinterhof.

Kleinia nerioifolia Haw. (*Senecio Kleinia* Less.). (La Mortola). Sukkulenter Strauch mit lederartigen, flachen, langen Blättern. Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten in Vertiefungen liegend, trichterförmiger Typus. (Taf. 32, Fig. 20 u. 21).

Kleinia ficoides (L.) Haw. (La Mortola). Sukkulente Pflanze mit halbzyllindrischen, fleischigen, kahlen Blättern. Spaltöffnungen normal, in tiefen Grübchen liegend; die Kutikularschichten bedecken den Eingang zur Spaltöffnung.

Kleinia tomentosa Haw. (La Mortola). Blätter walzenförmig, mit weißem Filz bedeckt. Spaltöffnungen normal; der Vorhof ist etwas größer als der Hinterhof; die Nachbarzellen ein wenig über das Niveau der Blattfläche erhaben, Schließzellen ein wenig eingesenkt.

Kleinia acaulis (L. fil.) DC. (La Mortola). Sukkulente, halbzyllindrische Blätter. Spaltöffnungen auf der konvexen Unterseite normal; der Vorhof ist etwas größer als der Hinterhof.

Eupatorieae.

Adenostyles albifrons Reichb. (Fichtenwald, Faucille im Jura, unweit von Genf). Spaltöffnungen groß, vom Übergangstypus; auf der Oberseite mit langem Vorhof und kleinem Hinterhof; auf der Unterseite mit großen, spitzen Kutikularleisten, dem Schwimmblatttypus nahestehend. (Taf. 32, Fig. 22, 23 u. Taf. 33, Fig. 24).

Inuleae.

Antennaria dioica Gärtn. (Bergwiese Col de Voza am Mont-Blanc). Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten, ein wenig emporragend, vom trichterförmigen Typus. (Taf. 33, Fig. 25 u. 26).

Cynareae.

Mulgedium alpinum Less. (Bergwiese Col de Voza am Mont-Blanc). Spaltöffnungen auf der Unterseite in gleicher Ebene mit der Blattfläche vom scharf ausgeprägten trichterförmigen Typus. Äußere Kutikularleisten dünn, scharf. (Taf. 33, Fig. 27).

Trotzdem ich innerhalb der Familie *Compositae* nur 74 Arten untersucht habe, kann man annehmen, daß der trichterförmige Ty-

pus der Spaltöffnungen hier sehr häufig ist, da ich ihn bei Vertretern verschiedener Unterfamilien gefunden habe. Außerdem wurde in der Unterfamilie *Senecioneae* noch ein anderer Typus, und zwar der Schwimmblatttypus konstatiert.

Der trichterförmige Typus der Spaltöffnungen bei den Kompositen steht in keinem innigen Zusammenhang mit der Hebung oder Senkung der Schließzellen über oder unter die Blattfläche. Am häufigsten ragen solche Spaltöffnungen über die Oberfläche des Blattes empor, in Übereinstimmung mit der Regel, daß Spaltöffnungen auf der Unterseite des Blattes sich stets etwas über die Blattfläche erheben. Am stärksten ausgeprägt ist diese Form bei *Helichrysum rupestre* DC., wo die langen Nachbarzellen vertikal gestellt sind. Andererseits fehlt es nicht an Beispielen, daß trichterförmige Spaltöffnungen in Vertiefungen liegen, wie z. B. bei *Ligularia japonica*, und besonders bei verschiedenen Arten der Gattung *Kleinia*, wie *K. Antheuphorbium*, *K. odora*, *K. neriifolia*, *K. violacea*, *K. repens*.

Der bei den Kompositen auch vorkommende Schwimmblatttypus zeigt eine starke Erhebung der Schließzellen über die Blattfläche.

Wenn man die *Senecio*- und *Kleinia*-Arten hinsichtlich der Beschaffenheit ihrer Blätter zusammenstellt, so kann man noch einmal betonen: Bei Arten mit fleischigen Blättern ist der Normaltypus des Spaltöffnungsapparates vertreten, solche mit mehr lederartigen Blättern haben trichterförmige Spaltöffnungen.

2. Die Entstehung der Spaltöffnungen bei den Kompositen.

Als ich früher die Entwicklung des trichterförmigen Typus bei *Rodgersia tabularis*, *Brexia madagascariensis* und *Platanus occidentalis* verfolgte, fand ich, daß die Blätter dieser Pflanzen in ihren jugendlichen Stadien normale Spaltöffnungen besitzen, und diese sich erst nachträglich in trichterförmige verwandeln. Daher konnte man erwarten, daß der trichterförmige Typus auch bei Kompositen auf dieselbe Weise entsteht.

Um mich davon zu überzeugen, wählte ich junge Blätter von *Senecio acutangulus* aus La Mortola.

Fig. 28 zeigt die Spaltöffnung im ersten Entwicklungsstadium; beide Höfe sind deutlich sichtbar, aber der Hinterhof ist kleiner als der Vorhof. Im zweiten Stadium (in Fig. 29) ist die Zentral-

spalte schon verschwunden, die Spaltöffnung hat trichterförmigen Habitus angenommen, und im dritten endlich (Fig. 30) sehen wir den trichterförmigen Typus der Spaltöffnung schon fertig, obgleich das Blatt noch jung und die Kutikula sehr schwach entwickelt ist. Betrachten wir vergleichshalber die vollkommen entwickelten Spaltöffnungen eines alten Blattes (s. Fig. 38, Taf. XXVIII in der Arbeit vom J. 1912), so finden wir, daß in den letzteren außer der Form der Spalte auch die Lumengröße der Schließzellen im Querschnitt eine allmähliche Veränderung erfuhr. Dasselbe Bild einer allmählichen Veränderung der jungen Spaltöffnung konnte ich auch bei *Homogyne alpina* an dem auf der Bergwiese Col de Voza am Mont-Blanc gesammelten Material konstatieren.

Fig. 31 zeigt uns deutlich den sogenannten normalen Typus der Spaltöffnungen mit gleichgroßen Höfen und diese umschließenden Leisten, in Fig. 32 sind die äußeren Vorsprünge schon deutlich größer als die inneren, der Vorhof und die Spalte verbreitert, und mithin ist der Übergang zu dem trichterförmigen Typus gegeben, welcher in Fig. 33 schon ausgeprägt erscheint, trotzdem das Blatt sehr jung ist und seine definitive Größe noch nicht erreicht hat. Die weitere Veränderung beschränkt sich auf die Verdickung der Wände und allmähliche Verringerung des Lumens der Schließzellen im Querschnitte.

Der zweite bei den Kompositen vorkommende, s. g. Schwimmblatttypus entwickelt sich ebenfalls aus dem normalen Typus. Als Beispiel dafür können die Spaltöffnungen bei *Tussilago Farfara* dienen. Ich untersuchte sehr junge Blätter, welche ich im Frühjahr im Botanischen Garten zu Dorpat und ein andermal im Juni in der Umgebung von Genf (Pinchat sur Carouge) gesammelt hatte, und konnte feststellen, daß die Spaltöffnungen trotz der Verschiedenheit der Standorte in beiden Fällen normal sind. So sieht man in Fig. 34 und 35 zwei äußerst primitive Entwicklungsstadien auf Blättern, die bei Genf gesammelt wurden: eine frühere und eine etwas spätere mit stärker entwickelten und kutikularisierten Vorsprüngen des Vorhofs. Die Figuren 36 und 37 veranschaulichen den Übergang von dem normalen Typus der Spaltöffnungen zu dem Schwimmblatttypus.

In ähnlicher Weise konnte ich diese Umwandlungen an *Senecio Petasitis* (junge Blätter aus dem Botanischen Garten zu Palermo) verfolgen, dessen junge Blätter denen von *Petasites* nicht nur äh-

lich sind, sondern auch fast ganz gleiche Spaltöffnungen vom Schwimmblattpus besitzen. So stellt uns Fig. 38 ein noch sehr junges Stadium vom normalen Typus dar; in den zwei folgenden Abbildungen (39 und 40) erscheinen die äußeren Vorsprünge schon stark vergrößert und die Wände dicker; die Spaltöffnungen heben sich stark empor, obwohl man in diesen Stadien immer noch sowohl den Vorhof wie auch den Hinterhof deutlich erkennt; doch nach und nach erweitert sich die Spalte, die Höfe verschwinden und die Spaltöffnungen nehmen den Habitus des Schwimmblattpus an.

Die Abbildungen 41 und 42 zeigen uns die ersten Entwicklungsstadien der Spaltöffnungen bei *Petasites albus* und *Petasites officinalis* nach dem im Botanischen Garten zu Dorpat im Frühling gesammelten Material.

Somit unterliegt es wohl keinem Zweifel, daß zwei so scharf ausgeprägte Typen der Spaltöffnungen, der trichterförmige und der Schwimmblattpus nur an ausgewachsenen alten Blättern vorkommen, während die jugendlichen Entwicklungsstadien normal gebaut sind und man diesen Typus als den einfachsten und primitivsten bei allen Angiospermen betrachten kann.

III. Formwechsel der Spaltöffnungen an verschiedenen Pflanzenorganen unter dem Einfluß von verschiedenen äußeren Faktoren.

In ähnlicher Weise wie oben bei den Saxifragaceen wählte ich mir unter den Kompositen einige Vertreter mit mehr charakteristischen Spaltöffnungen und untersuchte diese sowohl an verschiedenen Organen wie auch bei Pflanzen von verschiedenen Fundorten.

1. Tussilago Farfara.

Die Blätter dieser Pflanze stammen von vier verschiedenen Standorten: 1) In der nächsten Umgebung von Genf (Pinchat sur Carouge) sammelte ich am Grabenrande der Landstraße Ende Juni alte, normal entwickelte Blätter wie auch junge, die hie und da zu finden waren, solche, die sich an der Luft entwickelt hatten, wie auch völlig untergetauchte. Da der Sommer besonders regnerisch war, so trocknete der Graben, in dem die Pflanzen wuch-

sen, nicht aus; die Blätter hatten sich wahrscheinlich die ganze Zeit über im Wasser entwickelt und infolgedessen wich ihre Gestalt von dem Typus so sehr ab, daß man sie kaum für Blätter von *Tussilago Farfara* halten würde. Normale junge Luftblätter dieser Pflanze sind an beiden Seiten mit dichtem, weißem Filz bedeckt, an den Rändern gezähnt und am Grunde der Blattfläche mit einem herzförmigen Einschnitt versehen, dagegen aus dem-

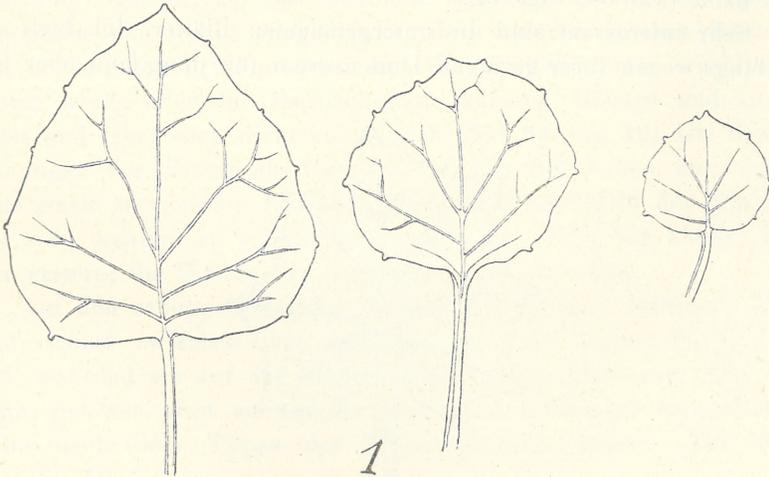


Fig. 1. *Tussilago Farfara* L., im Wasser entwickelte Blätter.

selben Wurzelstock sich entwickelnde Wasserblätter ganz kahl, dünner und ganzrandig, von eiförmiger oder ovaler Gestalt und ohne Einschnitt am Grunde. Den großen Unterschied zwischen diesen Blattparten zeigen beigeschlossene Abbildungen.

2) Mitte Juni fand ich auf der Endmoräne des Gletschers Biognassay am Abhang des Mont-Blanc an einer freien Stelle in einer Höhe von über 2000 Meter blühende Exemplare von *Tussilago Farfara* und untersuchte die Blütenschäfte, die Blättchen, welche dieselben bedecken wie auch die wurzelständigen, an vielen Exemplaren schon gut entwickelten Blätter.

3) Alte Exemplare mit vollkommen entwickelten Blättern fand ich an einer freien sonnigen Stelle auf den Sanddünen in der Nähe von Sciez, am Ufer des Genfer Sees.

4) Untersucht wurden endlich auch Exemplare in verschiedenen Entwicklungsstadien im Botanischen Garten zu Jurjew (Dorpat).

Den Bau der Spaltöffnungen an jungen Blättern der genannten Pflanze, die dem in den Abb. 34—37 wiedergegebenen ähneln, habe ich schon früher beschrieben. Die Spaltöffnungen an alten, in Pinchat gesammelten Blättern (Taf. 34, Fig. 43) gehören besonders auf der Unterseite zum ausgeprägten Wassertypus und unterscheiden sich in dieser Hinsicht in keinerlei Weise von denen der Pflanze, die ich im Botanischen Garten zu Jurjew (Dorpat) gezüchtet habe. (Taf. 34, Fig. 44).

Sehr interessant sind die untergetauchten Blätter. Ich hielt sie anfangs wegen ihrer geringen Dimensionen für jung, fand aber bei

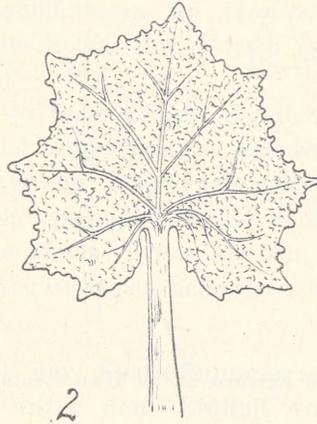


Fig. 2. *Tussilago Farfara* L., junges, an der Luft entwickeltes Blatt.

näherer anatomischer Untersuchung große Zellen und deutlich differenzierte Gewebe; die ungewöhnliche Umgebung mag ihre Entwicklung gehemmt haben. Die Zahl der Spaltöffnungen beträgt an Luftblättern auf der Oberseite auf 1 mm² höchstens 18, auf der Unterseite zirka 70, an Wasserblättern auf der Oberseite etwa 38, auf der Unterseite gegen 72. Die äußeren Kutikularhöcker der Wasserblätter sind sehr breit entwickelt (Taf. 34, Fig. 46), während an Luftblättern diese Höcker sich stark zuspitzen und einander nur mit dem Ende berühren; sie sind hier verbreitert und legen sich in den meisten Fällen mit ihrem breiten Teile aneinander, verschließen also dicht die Spaltöffnungen. Zuweilen kann man auch eine Verwachsung der Schließzellen beobachten, eine bei den Wasserpflanzen ziemlich gewöhnliche Erscheinung, die sich so von

dem ererbten, aber überflüssig gewordenen Apparat befreien (Taf. 34, Fig. 45). Doch ist der allgemeine Bautypus, der sogenannte Wassertypus hier völlig klar ausgeprägt. (Taf. 34, Fig. 47).

Nicht mehr so deutlich ausgeprägt erscheint dieser Typus an Blättern, die ich auf der genannten Moräne gefunden habe, und er nähert sich mehr dem normalen. (Taf. 34, Fig. 48). Die Wände der Epidermis sind hier dicker und mit einer stark entwickelten Kutikula bedeckt; auf der Oberseite des Blattes sind die Spaltöffnungen ein wenig eingedrückt, ihre äußeren Höcker kürzer; auf der unteren Seite erheben sich die Spaltöffnungen verhältnismäßig wenig über die Oberfläche; die äußeren Höcker sind kurz, breit und legen sich dicht aneinander. (Taf. 34, Fig. 49). Die Spaltöffnungen des Blütenschaftes (Taf. 34, Fig. 50) haben hier auch eine stark entwickelte Kutikula, aber der Vorder- und der Hinterhof sind deutlich zu sehen; der letztere ist ein wenig kleiner als der erstere; die Wände der Epidermis sind sehr dick.

Auf den schuppenförmigen Blättern des Stengels fällt der große Unterschied zwischen den Spaltöffnungen der beiden Blattsseiten auf: während sie auf der unteren, d. h. äußeren Seite zum Normaltypus gehören, sind sie auf der inneren, dem Stengel anliegenden Seite nach dem Typus der Wasserpflanzen gebaut. (Taf. 35, Fig. 51, 52).

Auf Blättern, die sich auf Dünen entwickelt haben, fallen uns auf der Unterseite die sehr stark erhöhten Spaltöffnungen des Schwimmblatttypus (Taf. 35, Fig. 54) und die stark entwickelten Höcker an den Spaltöffnungen der Oberseite auf (Taf. 35, Fig. 53); die Spaltöffnungen sitzen in Vertiefungen und die Schließzellen legen sich mit ihrem oberen Teil dicht aneinander (Fig. 53). Schnitte durch junge, aus dem Boden hervorbrechende Knospen von Exemplaren, die ich im Frühjahr 1912 in Jurjew (Dorpat) gesammelt hatte, zeigten Spaltöffnungen von vollkommen normalem Bau. (Taf. 35, Fig. 55).

Die auf den ersten Blick erstaunliche Mannigfaltigkeit in der Bildung der Spaltöffnungen bei *Tussilago* ist, im Grund genommen, doch nur durch die Metamorphose eines Typus entstanden. An jungen Blättern finden wir den Normaltypus, aber dennoch sehen wir schon in frühen Entwicklungsstadien das Bestreben zur Umwandlung in den für *Tussilago* charakteristischen phyletischen Schwimmblatttypus. An dem Blütenschaft, der nur kurze Zeit be-

steht, erhält sich dieser Grundtypus noch, wobei er sich in den Details entsprechend der Umgebung ändert, aber auch hier sehen wir den Anfang einer kräftigeren Entwicklung der äußeren Höcker und das Bestreben, die Höfe verschwinden zu lassen. Fast dasselbe gilt auch von den Spaltöffnungen der nur kurze Zeit existierenden Blättchen des Blütenschaftes, wo sich auf der unteren Seite noch der primitive Typus erhält, während auf der oberen, dem Stengel zugekehrten Seite schon deutlich der Spaltöffnungstypus der gewöhnlichen Blätter ausgeprägt ist. Wo sich die Blätter in extremen, für diesen Typus ungewöhnlichen Verhältnissen wie im Wasser, auf trockenem Sande oder im Gebirge, in der Nähe eines Gletschers entwickeln, sehen wir in der Ausbildung des Spaltöffnungsapparates den Kampf zweier Kräfte, der phyletischen, unter deren Einfluß sich die Spaltöffnungen in bestimmter Richtung entwickeln, und derjenigen der äußeren Faktoren, bei deren Vorhandensein dieser phyletische Typus für den Organismus sich als schädlich erweisen kann.

Bei der Pflanze, die sich zufällig im Wasser entwickelt hat, sehen wir das Bestreben, den schon angelegten phyletischen Typus so zu ändern, daß die Spaltöffnungen besser verschlossen werden können: die Schließzellen erscheinen dicht aneinander gedrückt und zuweilen auch verwachsen. Auf der Oberseite des Blattes sind die Spaltöffnungen in den Fällen, wo das Blatt einer starken Insolation ausgesetzt war (wie z. B. auf Dünen oder im Gebirge), eingesenkt, auf Blättern von schattigeren Stellen (z. B. in Pinchat) dagegen ein wenig über die Oberfläche erhaben. Auf der Unterseite sind sie gewöhnlich stark erhöht, aber bei Exemplaren, die sich in der Nähe des Gletschers entwickelt haben, erscheint diese Erhöhung nur schwach ausgeprägt, hingegen besonders scharf bei Exemplaren, die an sandigen Stellen gewachsen sind. Diese Erscheinung läßt sich durch die ungewöhnlich starke Entwicklung des Haarkleides auf der Unterseite des Blattes dieser Exemplare erklären; die Pflanze zeigt, so zu sagen, das Bestreben, den durch das Haarkleid herabgesetzten Gasaustausch zu verstärken.

2. Homogyne alpina.

Von dieser Pflanze untersuchte ich anfangs Blätter, die in der Tatra, in der Nähe von Zakopane an einer schattigen Stelle in

einem Fichtenwalde (in einer Höhe von über 800 m) gesammelt wurden, und fand hier Spaltöffnungen vom ausgeprägten trichterförmigen Typus. Als ich dann in der Schweiz meine Beobachtungen fortsetzte, stellte ich fest, daß sich dieser Spaltöffnungstypus an jungen Blättern, wie gewöhnlich, aus dem sogenannten normalen durch Veränderung der Höfe entwickelt. Solche Übergangsformen kann man zuweilen auch an vollkommen entwickelten, wenn auch nicht allzu alten Blättern finden, wie ich mich an Exemplaren, die ich im Jura (Faucille in Frankreich, in der Nähe von Genf) am Rande eines Waldes gesammelt hatte, überzeugen konnte. (Taf. 35, Fig. 56 u. 57). Ich fand also, daß die in der unteren Waldzone der Tatra wie auch die im höher gelegenen Gebiete des Jura gesammelten Pflanzen ganz gleich gebaute Spaltöffnungen besitzen.

Die Blätter von *Homogyne alpina* sind bekanntlich immergrün. An einem solchen lederartigen vorjährigen Blatt fand ich recht eigenartige Spaltöffnungen; der allgemeine Typus bleibt trichterförmig, jedoch außer den stark entwickelten Kutikularhöckern, die die Spaltöffnungen von außen verschließen, sind noch zwei andere Höcker, die den trichterförmigen Hohlraum in zwei Abschnitte teilen, vorhanden. (Taf. 35, Fig. 58).

Man bekommt also dasselbe Bild, welches H. v. Guttenberg¹⁾ für verschiedene *Ruscus*-Arten beschrieben hat und welches ich bei *Pittosporum viridiflorum* (*Pittosporaceae*) und *Apodytes dimidiata* (*Icacinaceae*) konstatiert habe. Aber ich muß bemerken, daß diese spezifische Anpassung lange nicht an jeder Spaltöffnung des alten Blattes festgestellt werden kann.

An einem an der Grenze eines Laubwaldes im Rhododendron-dickicht, in Prairion in Savoyen, am Fuße des Mont-Blanc gesammelten Material wurden auch die Spaltöffnungen an dem Stengel und den denselben umfassenden Blattscheiden untersucht. Sie gehören im Vergleich mit den Spaltöffnungen der Blätter zu einem primitiveren Typus, sie stehen dem normalen, d. h. den Spaltöffnungen junger Blätter näher; aber sowohl die einen wie die anderen zeigen in der Verbreiterung des Vorder- und der Verringerung des Hinterhofes deutlich die Tendenz, sich dem trichterförmigen Typus zu nähern. (Taf. 35, Fig. 59—61).

¹⁾ H. v. Guttenberg. Engler's Botanische Jahrbücher, Bd. 38, 1907, S. 441 — 442.

Vollkommen entwickelte Blätter von *Homogyne alpina* haben also trichterförmige, junge Blätter dagegen normale Spaltöffnungen; die Blütenschäfte und Blattscheiden solche vom Übergangstypus.

3. *Petasites*.

Für *Petasites* ist der Wassertypus der Spaltöffnungen charakteristisch, wie ich es an drei Vertretern dieser Gattung: *Petasites albus*, *P. officinalis* und *P. niveus* gefunden habe. Der Standort scheint hier nicht viel zu bedeuten zu haben, denn Exemplare aus dem Botanischen Garten zu Graz, aus einer typischen Gebirgsgegend in den Steirischen Alpen und aus dem Botanischen Garten zu Jurjew (Dorpat) zeigten übereinstimmenden Bau der Spaltöffnungen. An jungen Blättern von *Petasites albus* und *officinalis*, welche kaum dem Boden entsprossen waren, sind dieselben normal, doch schon frühzeitig erheben sie sich stark über die Oberfläche, und die vorderen Höcker entwickeln sich stark.

Von *Petasites tomentosus* (Ehrh.) DC. konnte ich neben normalen auch Exemplare untersuchen, die unter ungewöhnlichen Existenzbedingungen gewachsen waren. Ich fand diese Art in großer Menge im Mai 1911 am Ufer des Aa-Flusses bei Segewold in Livland. Die meisten Exemplare wuchsen daselbst am Sandufer, einige wenige aber unter Wasser. Ich habe je ein Blatt von den einen und den anderen genau untersucht und hiebei gefunden, daß die Spaltöffnungen in beiden Fällen sehr stark von dem gewöhnlich in der Gattung *Petasites* vorkommenden Typus abwichen. Die Blätter, welche sich auf Sand entwickelt hatten, haben im Vergleich mit den untergetauchten sehr dicke Epidermiszellen und eine stark entwickelte Kutikula, die Spaltöffnungen der Oberseite liegen in einer Vertiefung und stehen dem trichterförmigen Typus sehr nahe (Abb. Taf. 36, Fig. 64), die der Unterseite erheben sich nur wenig und haben einen deutlich ausgeprägten Vorder- und einen ebensolchen, jedoch zweimal kleineren Hinterhof (Taf. 35, Fig. 62).

Auf untergetauchten Blättern unterscheiden sich die Spaltöffnungen nicht nur durch die Dicke der Wände und die Entwicklung der Kutikula, sondern auch dadurch, daß sie auf beiden Seiten der Blätter ein wenig eingesenkt sind, zugleich sind sie auf der Oberseite des Blattes von ungewöhnlich deutlich ausgeprägtem trichterförmigem Typus mit dünnen, spitzen Höckern, die den Ein-

gang in die Spaltöffnungen verschließen. Auch auf der Unterseite des Blattes steht der Typus dem trichterförmigen sehr nahe. (Taf. 35, Fig. 63 u. Taf. 36, Fig. 65).

Wir haben also festgestellt, daß Spaltöffnungen, welche dem trichterförmigen Typus nahestehen, sich auf Blättern, die unter Wasser wachsen, deutlich in dieser Richtung entwickeln. Untergetauchte Pflanzen können ihre Spaltöffnungen nicht gut brauchen, da sie aber diesen Apparat von ihren Vorfahren, die sich wahrscheinlich unter ganz anderen Bedingungen entwickelten, übernommen haben, so wird er zwar ausgebildet, funktioniert aber, wie Porsch gezeigt hat, nicht, sondern wird in sehr verschiedener Weise durch Verwachsung der Schließzellen und Verstopfung der Zentralspalte verschlossen.

Große Veränderungen im Bau sind bei einer Pflanze, die zufällig ins Wasser gelangt ist, schwer zu erwarten, aber dennoch wird man vermuten können, daß sie in ähnlicher Weise reagieren wird. Wenn Blätter mit normal entwickelten Spaltöffnungen untertauchen, so führt das zur beständigen Vergrößerung des Turgors ihrer Zellen, also auch zum beständigen Öffnen der Spaltöffnungen. Aber wenn der Vorderhof bedeutend verbreitert und mit großen Kutikularleisten versehen ist, so wird die Spaltöffnung im geöffneten Zustande eine Zentralspalte besitzen, die sich unter den genannten Leisten verbreitert und nach unten beständig verschmälert. Stellt man sich jetzt vor, daß die unteren Höcker, welche früher den Hinterhof verschlossen, sich ein wenig vergrößern, so können sie sich berühren, und der Spalt wird von unten verschlossen sein. Wenn nun die Spaltöffnung gegen die Veränderung des Turgors der Schließzellen, wie es wahrscheinlich ist, nicht mehr reagiert und stets geschlossen bleibt, resultiert daraus der trichterförmige Typus; durch diese Vorrichtung schützt sich die Pflanze vor der Anfüllung der Interzellularräume mit Wasser. Aber eine solche Veränderung ist nur dann möglich, wenn bei dieser Pflanze schon ohnehin die Organisationsfähigkeit zur Veränderung der Spaltöffnungen in der genannten Richtung vorhanden ist, und andererseits ist dazu nötig, daß die Pflanze sich längere Zeit in der neuen Umgebung befindet. In dem genannten Falle kann man, wenn man die starke Veränderung in der Dicke der Wände der Oberhautzellen in Betracht zieht, annehmen, daß das Blatt sich lange unter Wasser entwickelt hat.

Aber ich kann ein anderes Beispiel anführen, wo die Spaltöffnung sich während der wahrscheinlich kurzen Lebensperiode der Pflanze nicht soweit verändern konnte, um sich der neuen ungewöhnlichen Umgebung anzupassen. Am Ufer des Genfer Sees fand ich Exemplare von *Polygonum Persicaria* L., die völlig untergetaucht waren, und verglich einige Blätter davon, die ich in Alkohol konservierte, mit Blättern von unweit im Ufersande wachsenden Exemplaren. Hier waren die Spaltöffnungen auf der Unter- und Oberseite des Blattes gleich gebaut und gehörten zum Normaltypus. Die Landexemplare hatten stärkere Epidermiswände, besonders die äußeren, eine kräftiger entwickelte Kutikula als an den Exemplaren, die sich im Wasser entwickelten, und kleinere Schließzellen. Sowohl der Bau der Spaltöffnung wie auch die Höfe blieben bei den Wasserpflanzen unverändert. Wie lange die Exemplare im Wasser gestanden waren, ist schwer zu sagen, wahrscheinlich waren sie am Sandufer gewachsen und wurden dann, als das Wasser im See während des regnerischen Sommers stieg, überflutet. Darin besteht der wesentliche Unterschied zwischen diesen Exemplaren und den von mir gesammelten Blättern von *Tussilago Farfara*, von denen man, wenn man die Verhältnisse des Fundortes in Betracht zieht, mit voller Sicherheit annehmen kann, daß sich ihre Blätter von Anfang an in Wasser entwickelt haben.

Wie die Untersuchungen von Porsch gezeigt haben, entwickeln sich bei vielen Wasserpflanzen, auch wenn sie viele Generationen hindurch im Wasser gewachsen sind, dennoch die von den Vorfahren ererbten Spaltöffnungen, obgleich diese für sie ein unnützer Apparat geworden sind; nur zeigt die Pflanze das Bestreben, die Zentralspalten zu verschließen. Selbstverständlich sind diese Veränderungen nicht wesentlich, wenn die Pflanze erst seit kurzer Zeit in ungewohnter Umgebung gewachsen ist, besonders aber wenn sie, wie wir es an *Polygonum* gesehen haben, keine besondere Tendenz zur Veränderung der Spaltöffnungsform besitzt.

Ferner habe ich die Blattscheiden der blütentragenden Achse bei verschiedenen *Petasites*-Arten untersucht. Bei *Petasites officinalis* und *P. albus* befinden sich Spaltöffnungen nur auf der äußeren Seite und gehören zum Normaltypus (Taf. 36, Fig. 66 u. 67), bei *Petasites niveus* auf beiden Seiten, aber auf der äußeren Seite nähern sie sich schon dem Schwimmblatttypus (Taf. 36, Fig. 68 u. 69). Denselben normalen oder primitiven Typus habe ich auch an den

Spaltöffnungen auf dem Blütenschaft, z. B. bei *Petasites albus* gefunden. (Taf. 36, Fig. 70).

Im Anschluß daran seien noch einige Bemerkungen über Spaltöffnungen bei anderen Kompositen gestattet. In der systematischen Übersicht wurde darauf hingewiesen, daß an den Stengeln von *Senecio juncus* Spaltöffnungen vom Übergangstypus mit einem sehr kleinen Hinterhof vorkommen. Die Pflanze hat grüne, rutenartige Stengel und überhaupt keine Blätter.

Zuweilen ist der neue Spaltöffnungstypus an dem Stengel noch schärfer ausgeprägt als an den Blättern. Typische Beispiele sind die grünen, saftigen, zylindrischen Stengel von *Kleinia Antheuphorbium* und *Kleinia odora*. Hier sind die Spaltöffnungen viel größer als an Blättern, mit einer ungewöhnlich dicken Kutikularschicht bedeckt und tief eingesenkt; aber der trichterförmige Bautypus ist hier ebenso angelegt wie an Blättern. (Taf. 36, Fig. 72).

An dem Stengel von *Kleinia odora* sind die Spaltöffnungen so groß, daß sie zusammen mit den sie umgebenden Zellen bei Verwendung von Objektiv 9 (unter welchem ich alle Spaltöffnungen gezeichnet habe) zu groß erscheinen und ich mich auf eine schwächere Vergrößerung (Obj. 7) beschränken mußte. (Taf. 36, Fig. 72).

Bei *Kleinia articulata* (L. fil.) Haw. sind die Spaltöffnungen der Blätter normal gebaut, die an dem Stengel befindlichen gehören zum trichterförmigen Typus. (S. vorige Arbeit, S. 599. Taf. XXX, Fig. 61 u. 67).

Experimente mit einigen Saxifragaceen.

Um zu entscheiden, ob durch äußere Faktoren der Spaltöffnungstypus modifiziert werden kann, entschloß ich mich, Experimente anzustellen. Im Frühjahr 1912 wurden dazu drei *Saxifragaceen* mit Spaltöffnungen vom trichterförmigen Typus, und zwar: *Boykinia rotundifolia*, *Heuchera americana* und *Francoa appendiculata* gewählt, ihre Wurzelstöcke wurden, bevor sich Blätter gebildet hatten, aus dem Beet herausgenommen, in Töpfe verpflanzt und im Orchideenhaus aufgestellt.¹⁾ Auf diese Weise konnte ich Pflanzen mit-

¹⁾ In meiner Abwesenheit hat es Herr J. Muszyński getan, dem ich dafür auch an dieser Stelle meinen Dank ausspreche.

einander vergleichen, die im Garten an einer sonnigen Stelle im Beet unter gewöhnlichen klimatischen Bedingungen (in Dorpat) wuchsen und selbstverständlich der stark wechselnden Tages- und Nachttemperatur ausgesetzt waren, andererseits solche, die sich in sehr feuchter Luft bei bedeutend höherer und zugleich gleichmäßiger Temperatur entwickelten. Als ich Anfang August die Blätter der einen und der anderen Pflanzenkategorie miteinander verglich, fand ich im anatomischen Bau der Blätter eine Reihe von Unterschieden: die Blätter der im Freien gewachsenen Pflanzen sind dicker (ungefähr $1\frac{1}{2}$ -mal), haben dickere Epidermiswände und eine kräftigere Kutikula, fast geradlinige oder schwach gewundene Umrise der Zellen der oberen Epidermis, stark entwickeltes Palissadengewebe mit längeren und in zwei Schichten angeordneten Zellen, die Spaltöffnungen befinden sich fast ausschließlich auf der unteren Seite; ihre Anzahl auf 1 mm^2 ist gewöhnlich geringer als bei den Versuchsexemplaren aus dem Treibhause. Hingegen sind bei den letzteren die Umrise der Epidermiszellen auf einem Flächenschnitte nicht nur auf der Unterseite, sondern auch auf der Oberseite des Blattes ungewöhnlich stark gewunden; die Anzahl der Spaltöffnungen ist sehr oft größer und diese erheben sich mehr über die Oberfläche, das Palissadengewebe ist schwach entwickelt und besteht nur aus einer Zellschicht.

Diesen Unterschied im anatomischen Bau habe ich in folgender Tabelle dargestellt: (Siehe Seite 573).

Die Anzahl der Spaltöffnungen hat also bei *Heuchera* und *Francoa* im Treibhause bedeutend zugenommen; bei der ersteren treten sie nicht nur, wie in Freilandexemplaren, auf der Unterseite, sondern auch, und zwar in ziemlich großer Anzahl auch auf der Oberseite auf (47).

Ganz anders verhielt sich dagegen *Boykinia rotundifolia*, bei der im Treibhause die Anzahl der Spaltöffnungen abgenommen hat, dagegen die außerordentlich dicken äußeren Epidermiswände dünn geworden sind.

Wie es scheint, erfolgt in der feuchten Luft die Veränderung im Bau nicht immer nach einem und demselben Schema, da die physiologischen Bedürfnisse der Pflanzen verschieden sind und z. B. eine Steigerung der Transpiration auf verschiedene Weise erreicht werden kann, wie durch Verringerung der Blattdicke, der Dicke der Wände und der Kutikula und Ver-

	Blattdicke mm	Palissaden- gewebe	Form der Epidermiszellen		Anzahl der Spaltöffnungen auf 1 mm ²	
			Oberseite	Unterseite	Oberseite	Unterseite
<i>Heuchera americana</i> {	Garten	zweischichtig	vieleckig	wellig	0	170
	Treibhaus	einschichtig	wellig	stark wellig	47	207
<i>Boykinia rotundifolia</i> {	Garten	zweischichtig	schwach- wellig	wellig	sehr selten : 1 Sp. auf ei- nige mm ²	188
	Treibhaus	einschichtig	starkwellig	starkwellig	sehr selten	113
<i>Francoa appendiculata</i> {	Garten	zweischichtig	vieleckig	wellig	0	100
	Treibhaus	einschichtig	wellig	starkwellig	0	170

größerung der Interzellularräume, so daß die Zahl der Spaltöffnungen sogar abnimmt.

Trotz der recht zahlreichen Veränderungen qualitativen Charakters erscheint der allgemeine Typus der Spaltöffnungen bei allen drei untersuchten Arten fast unverändert. Bei *Boykinia* und *Francoa* konnte man bisweilen einen kleinen, kaum bemerkbaren Hinterhof bemerken, doch findet man solche kleine Abweichungen von dem, so zu sagen, idealen trichterförmigen Typus auch bei Freilandpflanzen.

Dieser Versuch zeigt uns, daß die Pflanze, wenn sie nur im Laufe einer Vegetationsperiode in feuchterer und wärmerer Luft lebt, noch nicht imstande ist, den Grundtypus der Spaltöffnungen, den sie von ihren Verfahren ererbt hat, wesentlich zu verändern.

IV. Allgemeine Ergebnisse.

Im ganzen habe ich bisher bei 395 Arten aus 45 Familien und 156 Gattungen den Bau der Spaltöffnungen untersucht. Das Material, über welches ich verfüge, gestattet mir, diesen Gegenstand kritisch zu beleuchten und einige allgemeine Schlüsse zu ziehen.

Am Anfang meiner Untersuchungen stellte ich mir vor allem die Frage, ob der beschriebene Spaltöffnungstypus nicht eine pathologische Erscheinung sei, die durch den Einfluß irgendwelcher äußerer Faktoren auf das Blatt entstanden ist. Darum beschränkte ich mich nicht auf die Untersuchung eines beliebigen Blattes, sondern berücksichtigte möglichst viele Pflanzen und untersuchte in einigen Fällen auch mehrere Exemplare von ein und derselben Art. In allen Fällen fand ich den Typus unverändert. Da meine Untersuchungen sich über mehrere Jahre erstreckten, so kontrollierte ich meine Untersuchungen an einigen interessanten Objekten wie z. B. *Rodgersia tabularis* und anderen jedes Jahr an frisch gesammeltem Material. Das Endergebnis war, wie man ja auch erwarten konnte, daß der Spaltöffnungstypus für jede Art konstant bleibt. Da die untersuchten Blätter stets frisch, unverletzt und normal entwickelt waren, so erscheint die Möglichkeit ausgeschlossen, daß wir es hier mit einer pathologischen Erscheinung zu tun haben, die durch Veränderung klimatischer Faktoren, größere Trockenheit oder Feuchtigkeit, Erwärmung u. s. w. oder Beschädigung durch Insekten und Parasiten entstanden wäre. Ich muß hier noch einmal

betonen, daß ich das ganze Material selbst sammelte und dabei immer mit der nötigen Sorgfalt vorging.

Die klimatischen Eigenheiten der Fundorte haben, wie ich mich an vielen Vertretern der *Saxifragaceen* aus verschiedenen botanischen Gärten Europas überzeugen konnte, keinen wesentlichen Einfluß auf den Grundtypus der Spaltöffnungen. Die klimatischen Verhältnisse von Graz, Kew, Berlin und Krakau weichen ziemlich stark von denjenigen von Dorpat ab, der Spaltöffnungstypus bleibt trotzdem unverändert, wie ich das an *Philadelphus*, *Ribes*, *Heuchera*, *Boykinia* usw. feststellen konnte. Außerdem haben die im Treibhause angestellten Züchtungsversuche dasselbe noch schlagender bestätigt.

Es ist interessant, daß innerhalb ein und derselben, mit trichterförmigen Spaltöffnungen versehenen Gattung häufig Arten aus den verschiedensten geographischen Gebieten vorkommen. Solche findet man unter den 27 von mir untersuchten Arten der Gattung *Ribes*. Wenn man die Areale aller untersuchten Arten in der Reihenfolge aufzählt, wie sie im Verzeichnis angeführt sind, so erhält man ein sehr buntes Bild: 1) China, Mandschurei und Mongolei, 2) Nordamerika und Ostasien, 3) Ost-Sibirien, 4) Eurasien, 5) West-Sibirien, 6) Jünnan, 7) Nordamerika, 8) Kalifornien, 9) Nordamerika, 10) Nordamerika, 11) Felsengebirge, 12) Felsengebirge, 13) Kalifornien, 14) Eurasien, 15) Nordamerika, 16) Nordamerika und Ostasien, 17) Kalifornien, 18) Kalifornien, 19) Europa, 20) Chile, 21) Chile, 22) China, 23) China, 24) Libanon, 25) Europa, Gebirge, 26) Gebirge in Süd-China, 27) China (Sytschuan). Der Spaltöffnungstypus ist bei allen Arten der gleiche trichterförmige.

Auch in der Familie der *Celastraceae* fand ich bei drei untersuchten Vertretern der Gattung *Elaeodendron* (*Cassine*) ein und denselben Typus trichterförmiger Spaltöffnungen, obwohl eine Art (*Elaeodendron capense*) der Kapflora angehört, während die beiden anderen (*El. glaucum*, *El. australe*) aus Japan und Australien stammen. Diese drei Vertreter verschiedener und entfernter floristischer Gebiete haben also sicherlich nur dank ihrer genetischen Verwandtschaft ein und denselben Spaltöffnungstypus beibehalten; gegen die Annahme, daß dieser Typus in ursächlichem Zusammenhang mit der lederartigen Beschaffenheit der immergrünen Blätter dieser Arten steht, spricht der Umstand, daß bei der Gattung *Ribes* derselbe Spaltöffnungstypus sowohl bei Pflanzen, die im Winter

ihre Blätter abwerfen, als auch bei immergrünen Pflanzen vorkommt.

Ferner haben wir gesehen, daß derselbe Spaltöffnungstypus sowohl bei Kräutern wie bei Bäumen und Sträuchern vorkommen kann. Die äußere Form der Blätter scheint auch keine wesentliche Rolle zu spielen, da wir die gleichen Spaltöffnungen an großen und kleinen Blättern fanden. Darum müssen wir den von mir beschriebenen Spaltöffnungstypus zu den phyletischen Merkmalen rechnen. Bisher habe ich ihn nur in der Familie der *Saxifragaceae*, *Cunoniaceae*, *Platanaceae*, teilweise bei den *Rosaceae* (*Crataegus*), *Celastraceae*, *Buxaceae* und bei den *Compositae* festgestellt. Er ist also kein so isolierter Typus, wie der Spaltöffnungsapparat der *Gymnospermae* oder *Gramineae*, da er nicht ein Typus ist, welcher ausnahmslos bei sämtlichen Arten größerer systematischer Gruppen vorkommen würde; aber dennoch zeigt er, daß auch die Spaltöffnungen höherer Pflanzen außer den verschiedenen, durch biologische Eigenheiten hervorgerufenen Veränderungen noch eine ganze Reihe anderer, viel tieferer, welche durch die innere Organisation ganzer systematischer Gruppen bedingt sind, aufweisen können. Die Annahme von Porsch (s. S. 71), daß man bei genauer Untersuchung das Vorkommen gewisser phyletischer Typen bei den *Angiospermae* erwarten kann, hat sich auf Grund meiner Untersuchungen als vollkommen begründet erwiesen.

Porsch, der auf die Bedeutung der Spaltöffnungen als auf ein phyletisches Merkmal hingewiesen hat, lenkte als erster in seiner Arbeit die Aufmerksamkeit auf die Beziehung zwischen den Spaltöffnungen und dem biogenetischen Grundgesetz. Er hebt die auffallende Gleichförmigkeit des Spaltöffnungsapparates auf allen Keimblättern hervor, die eine gewisse Anpassung an fast gleiche äußere Wachstumsverhältnisse darstellt und mit der schwachen Differenzierung des Organs und der bescheidenen Menge des Baustoffes in Verbindung steht. Auf primären Blättern konnte Porsch im Gegensatz zu den Keimblättern im Bau der Spaltöffnungen eine gewisse Befestigung des Typus, welcher schon auf fertigen entwickelten Organen als eine Anpassung an bestimmte äußere Faktoren vollkommen deutlich auftritt, feststellen. Der Autor wählte eine Reihe von Beispielen mit scharf ausgeprägten Spaltöffnungstypen und verfolgte ihre Veränderung nicht nur an primären und alten,

vollkommen entwickelten Blättern, sondern auch an Stengeltrieben, Phyllocladien und Phyllokladien.

Als Material dienten ihm: *Cytisus scoparius* (L.) L. K., *Spartium junceum* L., *Genista radiata* (L.) Scop., *Acacia heterophylla* Wild., *Oxalis bupleurifolia* A. St. Hil., *Oxalis rusциformis* Mik., *Opuntia lasiacantha* Pfeiff., *Zea Mays* L. und *Hakea suaveolens* R. Br., und er stellte daran fest, daß schon auf primären Blättern, die sich fast unter denselben Bedingungen wie die Keimblätter entwickeln, gewisse Veränderungen in den Spaltöffnungstypen auftreten, welche man als erste phylogenetische Entwicklungstypen für die betreffende Art auffassen kann. „So stellt also der Wandel im Bau des Spaltöffnungsapparates vom Keimblatt bis zum Hauptassimilationsorgan der Gegenwart in vielen Fällen eine in bestimmter Richtung aufsteigende Stufenleiter von Entwicklungsstadien desselben dar, welche ohne weiteres auch als dessen phylogenetische Entwicklungsetappen für die betreffende Art, aber auch nur für diese aufgefaßt werden können, deren verbindende Zwischenglieder fehlen.“¹⁾

Was Porsch nur für einzelne Arten beweisen konnte, habe ich bedeutend erweitert, da ich Spaltöffnungen entdeckte, die für größere Gruppen bedecksamiger Pflanzen charakteristisch sind: ich begnügte mich nicht mit der Untersuchung von Spaltöffnungen primärer Blätter und anderer Assimilationsorgane, wie es Porsch getan hat, sondern beachtete auch die Entwicklung der Spaltöffnungen junger Blätter. Die Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen bei *Rodgersia tabularis*, *Brescia madagascariensis*, *Platanus orientalis*, *Senecio acutangulus* und *Homogyne alpina* hat gezeigt, daß das biogenetische Grundgesetz in hohem Grade für die Spaltöffnungen einiger Familien gültig ist, da man in den verschiedenen Entwicklungsstadien einer Spaltöffnung Typen, die bei verschiedenen Vertretern ein und derselben Familie vorkommen, konstatieren konnte, so daß die Ontogenie hier tatsächlich eine gewisse Wiederholung der Phylogenie ist.

Dasselbe gilt auch vom Schwimmblatttypus der Spaltöffnungen, wovon ich mich an der Entwicklungsgeschichte desselben bei *Tussilago Farfara*, *Senecio* und bei verschiedenen Arten der Gattung *Petasites* überzeugen konnte. Diese Untersuchungen haben gezeigt, daß die Spaltöffnungen des trichterförmigen Typus und des Schwimm-

¹⁾ O. Porsch, a. a. O.

blattypus in ihren ersten Entwicklungsstadien vollkommen den sogenannten normalen Spaltöffnungen ähneln, den wir daher als einen primitiven Ausgangstypus der Spaltöffnungen bei den bedecksamigen Pflanzen betrachten müssen. Es ist also klar, daß er bei allen Keimblättern trotz der verschiedenen Veränderungen, welche die Spaltöffnungen während der Weiterentwicklung der Blätter erfahren können, vorkommt. „In allen Fällen“, sagt Porsch, „handelt es sich im großen und ganzen immer wieder um den gewöhnlichen Normaltypus, um Schließzellen mit Vorhof, Zentralpalte und Hinterhof bei normalem Verlauf der Kutinisierung und der allbekannten Querschnittsform, welche in den Elementarlehrbüchern immer als Paradigma des Spaltöffnungsapparates fungiert.“

Hält man den Normaltypus der Spaltöffnungen für einen primitiven Typus, dann leuchtet es sofort ein, warum in einigen Familien trotz der weiten Verbreitung des trichterförmigen Typus oft Pflanzen mit normalen Spaltöffnungen vorkommen. Es handelt sich nämlich darum, daß die Differenzierung der Blätter sich nicht bei allen Pflanzen auf einem Entwicklungsstadium befindet; in einigen Fällen ist sie in bezug auf die Spaltöffnungen auf dem Keimblätterstadium stehen geblieben. Es ist interessant, daß saftige, fleischige Blätter, die in ihrem Habitus an Keimblätter erinnern, stets Spaltöffnungen vom Normaltypus haben. So findet man z. B. nur diesen Typus bei den *Crassulaceae* trotz ihrer nahen Verwandtschaft mit den *Saxifragaceae*. Unter den letzteren, wo der trichterförmige Typus weit verbreitet ist, bildet die Gattung *Saxifraga* mit fleischigen Blättern eine Ausnahme; in der Sektion *Boraphila* finden wir schon eine gewisse Tendenz zur Bildung von Spaltöffnungen des trichterförmigen Typus; aber zugleich haben alle Vertreter dieser Sektion schon größere und breitere Blätter als die meisten Arten der Gattung *Saxifraga*.

Dieser Regel entsprechend finden wir bei so wenig differenzierten Blättern wie die von *Zahlbrucknera paradoxa*, *Parnassia* oder von *Chrysosplenium*-Arten den Normaltypus der Spaltöffnungen. Ungefähr dasselbe läßt sich von den Blättern der *Senecio*- und *Kleinia*-Arten sagen; bei Pflanzen mit fleischigen Blättern tritt der Normaltypus des Spaltöffnungsapparates hervor, bei mehr oder weniger lederartigen Blättern der trichterförmige Typus.

Daß der trichterförmige Typus tatsächlich ein phyletischer, für

die Organisation einiger Pflanzengruppen charakteristischer Typus ist, geht daraus hervor, daß er bei denjenigen Pflanzen, an deren Blättern er vorhanden ist, auch an verschiedenen anderen Organen auftritt. So z. B. haben bei *Rodgersia tabularis* nur die Keimblätter und sehr junge Blätter die sogenannten normalen Spaltöffnungen, aber schon an den ersten Blättchen der jungen, aus Samen gezüchteten Pflanze, die im Vergleich mit den riesigen Blättern der alten Pflanze winzig sind, tritt der trichterförmige Typus hervor; denselben Typus findet man an dem Stengel, den Blattstielen, den Blattscheiden und den kleinen Stengelblättern und zugleich ist er auch an den großen, schildförmigen, wurzelständigen Blättern vorhanden. Die Spaltöffnungen des Stengels und des Blattstieles unterscheiden sich durch ihre Größe, Dicke der Wände u. s. w. deutlich von den Spaltöffnungen der Blätter, aber der Bautypus bleibt derselbe. Nach ein- und demselben Typus sind auch die Spaltöffnungen an dem Blatte und Stengel bei *Boykinia rotundifolia* und *Francoa appendiculata* gebaut. Die Spaltöffnungen an den Kelch- und Blumenblättern von *Philadelphus coronarius* unterscheiden sich nur wenig von denjenigen an den Laubblättern derselben Pflanze.

Unter den *Senecioneae* ist bei *Kleinia odora* und *Kleinia Antheuphorbium* der trichterförmige Spaltöffnungstypus an dem Stengel noch schärfer ausgeprägt als an den Blättern. Bei *Homogyne alpina* erinnern die Spaltöffnungen an dem Stengel an die Spaltöffnungen jüngerer Blätter, welche sich gleichzeitig mit dem Stengel entwickeln. Würde es sich hier um einen biologischen Typus handeln, so müßte man verschiedene Spaltöffnungen an verschiedenen Organen der Pflanze erwarten.

Mit dem Unterschiede im Bau der Spaltöffnungen an verschiedenen Organen befaßte man sich bereits früher. Im Jahre 1877 wies D'Arboumont¹⁾ auf die Unterschiede in dieser Beziehung bei *Cissus quadrifolia* hin. M. Westermaier²⁾ bemerkte die ungleiche Einsenkung der Spaltöffnungen an dem Stengel und dem Blatte von *Cypripedium Calceolus* und *Majanthemum bifolium* und

¹⁾ D'Arboumont. Observations sur le stomates et le lenticelles du *Cissus quadrifolia*.

²⁾ M. Westermaier. Über Spaltöffnungen und ihre Nebenapparate. Botanische Untersuchungen, S. Schwendener zum 10. Februar 1899 dargebracht. Berlin 1899. S. 63—80.

versuchte dies durch mechanische Spannung der unmittelbar unter der Organoberfläche liegenden Gewebe zu erklären. „Wir stehen hier also,“ sagt er, „vor dem eigentümlichen Fall, daß das flache Blatt, das doch der Verdunstung eine so große Oberfläche darbietet, hinsichtlich der Einsenkung der Stomata hinter dem Stengel zurücksteht. Käme dieser Einsenkung immer und überall nur Bedeutung als Schutzmittel gegen zu große Transpiration zu, so wäre ein solches Verhalten unverständlich. Faßt man aber für diese Fälle die obige Erwägung ins Auge, daß die Schließzellen (dem Liliaceentypus angehörend) den Spannungen in der äußersten Organoberfläche entrückt werden sollen, so klärt sich das Verhältnis.“

Einen ähnlichen Unterschied zwischen den Spaltöffnungen an dem Stengel und dem Blatte habe ich bei *Kleinia odora* und *Kleinia Antheuphorbium* beobachtet, wo die Spaltöffnungen auf dem Stengel viel tiefer liegen als an den Blättern. Zur Erklärung dieser Erscheinung braucht man meiner Meinung nach nicht erst eine besondere Hypothese, wie Westermaier, aufzustellen, denn die Annahme, daß diese Abweichung die Regelung der Transpiration bezweckt, genügt vollständig zur Erklärung. Da die Blätter zur Transpiration bestimmt sind, der Stengel aber als Leitungsbahn für das Wasser und die Nährstoffe dient, so ist es natürlich, daß auf ein und derselben Pflanze die Spaltöffnungen des Stengels vor der Transpiration mehr geschützt sein müssen als die auf dem Blatte befindlichen. Theoretisch wäre sogar ein solcher Fall möglich, daß die Spaltöffnungen des Stengels Einrichtungen zur Herabsetzung der Transpiration, diejenigen des Blattes dagegen solche zu ihrer Verstärkung besitzen.

Auf den Unterschied im Bau der Spaltöffnungen an den Blättern und Stengeln hat P. D. Buck¹⁾, der auch Spaltöffnungen an den Rhizomen von *Convallaria majalis* und *Polygonatum multiflorum* beschreibt, geachtet. Ziemlich viele Beispiele führt O. Porsch in seiner vergleichenden Untersuchung verschiedener Pflanzenorgane zum Beweise der Gültigkeit des biogenetischen Grundgesetzes an. Auf diesen Unterschied weist auch Haberlandt in seinem Lehrbuch hin.

¹⁾ P. D. Buck. Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Durchlüftungssystems. 1902.

In neuester Zeit hat H. C. Dommel¹⁾ auf die Spaltöffnungen bei verschiedenen Arten der Gattung *Euphorbia* aufmerksam gemacht; er vergleicht die tropischen (kaktusähnlichen) Arten mit den einheimischen und findet einen Unterschied hier hauptsächlich in der Flächenverteilung der Spaltöffnungen. Während die Blätter unserer Euphorbiaceen Spaltöffnungen des Rubiaceentypus haben, findet man an den Stengeln sowohl der einheimischen wie der tropischen Arten Spaltöffnungen vom Ranunculaceentypus.

An den Stengeln unserer Euphorbiaceen kann man Übergangstypen von einer Form zur anderen beobachten. Beginnt man mit den Stengeln der tropischen Arten und geht dann durch die Stengel unserer Euphorbiaceen auf ihre Blätter über, so kann man eine allmähliche Abnahme der Größe des Spaltöffnungsapparates feststellen.

Die Feststellung zweier verschiedener Spaltöffnungstypen an den Stengeln und Blättern unserer Euphorbiaceen beweist noch einmal, daß die von Vesque aufgestellten Typen (*Rubiaceae* und *Ranunculaceae*) kein phyletisches Merkmal sind. Als meine Untersuchungen über die Spaltöffnungen schon fast beendet waren, erschien die interessante Arbeit von F. Warncke²⁾, die sich mit derselben Frage der Veränderung des Spaltöffnungsapparates an verschiedenen Organen ein und derselben Pflanze beschäftigt. Da der Autor in den Bereich seiner Untersuchungen einige Objekte hineingezogen hat, die ich auch untersucht habe, so muß ich auf diese Arbeit genauer eingehen, um so mehr da ich mit einigen Schlüssen des Autors nicht vollkommen einverstanden bin.

Das Ziel der Arbeit ist eine genauere Untersuchung des Spaltöffnungsapparates an den Rhizomen und Blattscheiden im Vergleich mit den Spaltöffnungen an den Blättern und Stengeln derselben Pflanzen. Genauer untersucht wurden in dieser Beziehung folgende Arten: *Oxalis tetraphylla*, *Tussilago Farfara*, *Petasites niveus*, *P. officinalis*, *P. albus*, *Circaea lutetiana*, *Lysimachia vulgaris*, *Polygonatum officinale*, *Arum maculatum*, *Convallaria majalis*, *Polygonum Bistorta*, *Archangelica officinalis*, *Thapsia villosa*, *Festuca arundinacea*, *Psamma*

¹⁾ H. C. Dommel. Über die Spaltöffnungen der Gattung *Euphorbia*. Berichte d. deutsch. Botan. Gesellsch. 1910, H. 3, S. 72 — 77.

²⁾ F. Warncke. Neue Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungen. Jahrbücher f. wissensch. Botanik. Bd. L. Leipzig, 1912, S. 21 — 66.

arenaria, *Calamagrostis Epigeios*, *Zea Mays*, *Pinus montana*. Außerdem hat der Autor noch bei 12 anderen Arten den Spaltöffnungsapparat untersucht, gibt aber keine Beschreibung davon.

Der Autor kommt zu folgenden allgemeinen Schlüssen. Die Spaltöffnungen der Rhizome haben das Bestreben, in einem Niveau mit der Epidermis zu liegen oder sich über die Oberfläche zu erheben; niemals sind sie eingesenkt, auch dann nicht, wenn eingesenkte Spaltöffnungen am Stengel und an den Blättern derselben Pflanze vorkommen. Die Spaltöffnungen an der Innenseite der Blattscheiden erheben sich niemals über die Oberfläche, sind aber auch selten eingesenkt. Die Schließzellen an der Innenseite der Blattscheiden unterscheiden sich durch zartere Wandungen von den Spaltöffnungen der Außenseite, bei den Gramineen auch durch ihren Bau, da sie zum Liliaceentypus gehören, während an der Außenseite der den Gramineen eigene Typus auftritt. In einigen Fällen sind die Spaltöffnungen der Innenseite etwas größer als diejenigen der Außenseite.

Die Spaltöffnungen der Rhizome sind etwas größer als die des Stengels, unterscheiden sich nur wenig von diesen durch die Dicke ihrer Wandungen, zeigen aber das Bestreben, die inneren Hörnchen der Schließzellen kräftiger als am Stengel auszubilden. Das sind primäre Unterschiede der beschriebenen Spaltöffnungen. Zu den sekundären zählt der Autor die Tendenz der Pflanze, sich von den Spaltöffnungen zu befreien, welche sich darin äußert, daß diese Gebilde in vielen Fällen an den Rhizomen und den inneren Blattscheiden fehlen, oder durch Harz- und Wachsmassen, durch Reduktion der Atemhöhle verschlossen werden; auch kommt es vor, daß sie durch nebenstehende Zellen ausgefüllt werden, die zuweilen die Fähigkeit besitzen, sich zu teilen und Korksichten zu liefern.

Ferner weist der Autor darauf hin, daß die Spaltöffnungen des Stengels und des Blattstiels fast stets gleich sind; von den Spaltöffnungen des Blattes unterscheiden sie sich durch größere Dimensionen und kräftigere Ausbildung der Schließzellenwandungen; in ihrer Form sind sie oft ähnlich, aber zuweilen auch sehr verschieden.

Die Spaltöffnungen an dem äußeren Teile der Blattscheiden ähneln in ihrer Form am meisten denjenigen des Stengels.

Zur ökonomischen Bedeutung des Unterschiedes im Bau der Spaltöffnungen und zur Erklärung desselben übergehend, weist

Warncke darauf hin, daß die Innenseite der Blattscheiden und die Rhizome sich stets in relativ feuchter Luft befinden, in der wenigstens keine größeren Feuchtigkeitsschwankungen stattfinden; dadurch ist zu erklären, daß die Spaltöffnungen dieser Organe in der Nähe der Oberfläche liegen. Dagegen wird die Erhebung der Spaltöffnungen durch rein mechanische Gründe verhindert, und zwar an der Innenseite der Blattscheiden durch die Enge des Raumes und den Druck, den der Stengel ausübt, an den Rhizomen durch den Druck der umgebenden Bodenteilchen.

Ferner weist der Autor darauf hin, daß bei den Gramineen an den Blattscheiden eine gewisse Korrelation zwischen der Einsenkung der Spaltöffnung und der Größe der Epidermiszellen besteht. Dort, wo die Epidermiszellen etwas größer sind als die Schließzellen, liegen die Spaltöffnungen fast im Niveau der Oberfläche; dort, wo die Epidermis stark wuchert, bleiben die Schließzellen klein und sind tief eingesenkt.

Aus der Tatsache, daß bei *Zea Mays* die Epidermiszellen an der Innenseite der Blattscheide, wo die Spaltöffnungen zum Liliaceentypus gehören, dreimal niedriger sind als die analogen Zellen an der Außenseite, an der man Spaltöffnungen des Gramineentypus findet, folgert der Autor, daß letzterer als Anpassungsform an bestimmte Bauverhältnisse der Epidermis, nämlich schmale Zellen aufzufassen ist. „Die soeben an ein und derselben Pflanze festgestellten Beziehungen zwischen der Form der Epidermiszellen und dem Typus der Spaltöffnungen legen uns den Gedanken nahe, daß der Gramineentypus nicht nur ein für gewisse Pflanzengruppen, Gramineen und Cyperaceen, charakteristisches Organisationsmerkmal darstellt, sondern auch als Anpassungsform an bestimmte Bauverhältnisse der Epidermis aufzufassen ist.“

Auf Grund seiner Untersuchungen tritt Warncke Porsch entgegen, der den Bau der Spaltöffnungen durch das biogenetische Gesetz zu erklären sucht. Seine Einwände lassen sich folgendermaßen zusammenfassen: 1) Porsch hat irrtümlicherweise seine theoretischen Anschauungen auf einen Vergleich der Spaltöffnungen der einzelnen Pflanzenorgane gestützt, denn die in den ersteren beobachteten Unterschiede lassen sich ganz gut durch Unterschiede im Bau der Organe selbst erklären.

2) An den Blattscheiden des Keimlings von *Zea Mays* fand Porsch einen den Liliaceen nahestehenden Spaltöffnungstypus

und hielt daher letzteren für primitiver als den Gramineentypus. Warncke hat gezeigt, daß dieser Typus bei verschiedenen Gramineen an der Innenseite der Blattscheiden auftritt. Darum, meint er, könnte man eher annehmen, daß dieser Typus älter sei und unter dem Einfluß besonderer Bedingungen an der Innenseite der Blattscheiden oder an den Blattscheiden der Keimlinge sich in den bei den Liliaceen auftretenden Typus umgewandelt habe, der übrigens in reiner Form selten auftritt.

3) Warncke fand, daß bei *Acacia longifolia* und *Acacia verticillata* der Spaltöffnungstypus an den Blattstielen der Keimlinge mit demjenigen der Phyllodien übereinstimmt, während Porsch hier eine Ähnlichkeit mit demjenigen der Blättchen erblickte und der Meinung war, daß der Spaltöffnungstypus der Phyllodien in späterer Zeit als eine Anpassung an größere Trockenheit entstanden sei.

4) Endlich beruft sich Warncke auf Dommel, welcher an Stengeln und Blättern von *Euphorbia* das Auftreten, und zwar unabhängig vom Klima und Standort, von zwei verschiedenen Spaltöffnungstypen nachgewiesen hat, und erblickt darin einen triftigen Beweis gegen die Ansichten von Porsch.

Durch meine Untersuchungen glaube ich nachgewiesen zu haben, daß diese Einwände gegen die phylogenetische Richtung in der Untersuchung der Spaltöffnungen im allgemeinen und die Ansichten von Porsch im besonderen nicht stichhaltig sind. Ich habe festgestellt, daß ein bestimmter phylogenetischer Spaltöffnungstypus vollkommen klar an verschiedenen Organen derselben Pflanzen auftritt, wie wir das bei einer Reihe von Vertretern aus der Familie der *Saxifragaceae*, besonders bei *Rodgersia tabularis*, aber auch bei *Kleinia (odora* und *Antheuphorbium)* u. s. w. gesehen haben. Die Bemerkung Warncke's, daß in dem verschiedenen Bau der Organe genügend Grund für den verschiedenen Bau ihrer Spaltöffnungen vorhanden sei, ist vollkommen richtig. Aber all die Unterschiede, welche Warncke feststellt, sind meist von rein quantitativem Charakter, d. h. die Spaltöffnungen können kleiner oder größer sein, es verändert sich die Größe der Hörnchen und der Hohlräume in den Schließzellen, besonders aber die Lagerung der letzteren zur Oberfläche. Doch sind das alles bekannte, durch den Einfluß äußerer Faktoren hervorgerufene Veränderungen und

Abweichungen, welche in keiner Beziehung zu den phylogenetischen Typen stehen. In allen Fällen, wo wir tatsächlich mit einem phyletischen Spaltöffnungstypus zu tun haben, ist es leicht, nicht nur an den Blättern, sondern auch an verschiedenen anderen Organen einer und derselben Pflanze sein Auftreten zu konstatieren. Die Vergleichung der Spaltöffnungen einzelner Organe führt also zu bestimmten Resultaten, welche im Gegensatz zur Meinung Warncke's vollkommen die phyletische Bedeutung des Spaltöffnungsapparates bestätigen.

Sehr interessant ist es, daß Warncke an der inneren Blattscheidenoberfläche der Gramineen Spaltöffnungen gefunden hat, die sich dem Liliaceentypus nähern. Dasselbe hat schon früher Porsch an den Blattscheiden der *Zea Mays*-Keimlinge konstatiert. Vom Standpunkte meiner Untersuchungen, in denen ich bewiesen habe, daß alle jungen Spaltöffnungen in ihrem Bau den sogenannten Normaltypus darstellen, ist diese Tatsache vollkommen verständlich und kann keineswegs als Beweis gegen die phyletische Bedeutung des Spaltöffnungstypus bei den Gramineen gelten. Dieser bei den Gramineen und Cyperaceen auftretende Typus ist durch die Organisation dieser Pflanzen bedingt und sein Erscheinen läßt sich nicht, wie es Warncke haben will, als eine Anpassungsform an bestimmte Bauverhältnisse der Epidermis, nämlich schmale Zellen erklären. Warncke selbst konstatiert das Vorhandensein dieses scharf ausgeprägten Typus an verschiedenen Organen der Gramineen, an der Blattspreite, dem Stengel und der äußeren Oberfläche der Blattscheiden; nur an der inneren Oberfläche der Blattscheiden zeigt er eine gewisse Ablenkung zum Liliaceentypus. Da der letztere oder der sogenannte Normaltypus an jungen Keimlingen vorkommt, so ist es klar, daß wir es hier mit einer Rückkehr zu einem älteren primären Bautypus zu tun haben.

Wie jeder phyletische Typus, so ist auch der bei den Gramineen vorkommende eine Art Anpassung an äußere Faktoren, immerhin aber als ein schon von den Vorfahren dieser Gruppen erworbenes und mit der allgemeinen Organisation der Pflanzen in inniger Beziehung stehendes Merkmal zu betrachten. Darum kann sich dieser Typus, wie Porsch gezeigt hat, zuweilen dem Liliiflorentypus nähern, und zwar dort, wo auch die innere Organisation der Gruppe dem letzteren Typus näher steht, wie wir das bei den *Scirpoideae* sehen, die im Bau ihrer Blüten, in der Ent-

und hielt daher letzteren für primitiver als den Gramineentypus. Warncke hat gezeigt, daß dieser Typus bei verschiedenen Gramineen an der Innenseite der Blattscheiden auftritt. Darum, meint er, könnte man eher annehmen, daß dieser Typus älter sei und unter dem Einfluß besonderer Bedingungen an der Innenseite der Blattscheiden oder an den Blattscheiden der Keimlinge sich in den bei den Liliaceen auftretenden Typus umgewandelt habe, der übrigens in reiner Form selten auftritt.

3) Warncke fand, daß bei *Acacia longifolia* und *Acacia verticillata* der Spaltöffnungstypus an den Blattstielen der Keimlinge mit demjenigen der Phyllodien übereinstimmt, während Porsch hier eine Ähnlichkeit mit demjenigen der Blättchen erblickte und der Meinung war, daß der Spaltöffnungstypus der Phyllodien in späterer Zeit als eine Anpassung an größere Trockenheit entstanden sei.

4) Endlich beruft sich Warncke auf Dommel, welcher an Stengeln und Blättern von *Euphorbia* das Auftreten, und zwar unabhängig vom Klima und Standort, von zwei verschiedenen Spaltöffnungstypen nachgewiesen hat, und erblickt darin einen triftigen Beweis gegen die Ansichten von Porsch.

Durch meine Untersuchungen glaube ich nachgewiesen zu haben, daß diese Einwände gegen die phylogenetische Richtung in der Untersuchung der Spaltöffnungen im allgemeinen und die Ansichten von Porsch im besonderen nicht stichhaltig sind. Ich habe festgestellt, daß ein bestimmter phylogenetischer Spaltöffnungstypus vollkommen klar an verschiedenen Organen derselben Pflanzen auftritt, wie wir das bei einer Reihe von Vertretern aus der Familie der *Saxifragaceae*, besonders bei *Rodgersia tabularis*, aber auch bei *Kleinia (odora* und *Antheuphorbium*) u. s. w. gesehen haben. Die Bemerkung Warncke's, daß in dem verschiedenen Bau der Organe genügend Grund für den verschiedenen Bau ihrer Spaltöffnungen vorhanden sei, ist vollkommen richtig. Aber all die Unterschiede, welche Warncke feststellt, sind meist von rein quantitativem Charakter, d. h. die Spaltöffnungen können kleiner oder größer sein, es verändert sich die Größe der Hörnchen und der Hohlräume in den Schließzellen, besonders aber die Lagerung der letzteren zur Oberfläche. Doch sind das alles bekannte, durch den Einfluß äußerer Faktoren hervorgerufene Veränderungen und

Abweichungen, welche in keiner Beziehung zu den phylogenetischen Typen stehen. In allen Fällen, wo wir tatsächlich mit einem phyletischen Spaltöffnungstypus zu tun haben, ist es leicht, nicht nur an den Blättern, sondern auch an verschiedenen anderen Organen einer und derselben Pflanze sein Auftreten zu konstatieren. Die Vergleichung der Spaltöffnungen einzelner Organe führt also zu bestimmten Resultaten, welche im Gegensatz zur Meinung Warncke's vollkommen die phyletische Bedeutung des Spaltöffnungsapparates bestätigen.

Sehr interessant ist es, daß Warncke an der inneren Blattscheidenoberfläche der Gramineen Spaltöffnungen gefunden hat, die sich dem Liliaceentypus nähern. Dasselbe hat schon früher Porsch an den Blattscheiden der *Zea Mays*-Keimlinge konstatiert. Vom Standpunkte meiner Untersuchungen, in denen ich bewiesen habe, daß alle jungen Spaltöffnungen in ihrem Bau den sogenannten Normaltypus darstellen, ist diese Tatsache vollkommen verständlich und kann keineswegs als Beweis gegen die phyletische Bedeutung des Spaltöffnungstypus bei den Gramineen gelten. Dieser bei den Gramineen und Cyperaceen auftretende Typus ist durch die Organisation dieser Pflanzen bedingt und sein Erscheinen läßt sich nicht, wie es Warncke haben will, als eine Anpassungsform an bestimmte Bauverhältnisse der Epidermis, nämlich schmale Zellen erklären. Warncke selbst konstatiert das Vorhandensein dieses scharf ausgeprägten Typus an verschiedenen Organen der Gramineen, an der Blattspreite, dem Stengel und der äußeren Oberfläche der Blattscheiden; nur an der inneren Oberfläche der Blattscheiden zeigt er eine gewisse Ablenkung zum Liliaceentypus. Da der letztere oder der sogenannte Normaltypus an jungen Keimlingen vorkommt, so ist es klar, daß wir es hier mit einer Rückkehr zu einem älteren primären Bautypus zu tun haben.

Wie jeder phyletische Typus, so ist auch der bei den Gramineen vorkommende eine Art Anpassung an äußere Faktoren, immerhin aber als ein schon von den Vorfahren dieser Gruppen erworbenes und mit der allgemeinen Organisation der Pflanzen in inniger Beziehung stehendes Merkmal zu betrachten. Darum kann sich dieser Typus, wie Porsch gezeigt hat, zuweilen dem Liliiflorentypus nähern, und zwar dort, wo auch die innere Organisation der Gruppe dem letzteren Typus näher steht, wie wir das bei den *Scirpoideae* sehen, die im Bau ihrer Blüten, in der Ent-

wicklung beider Geschlechter in einer Blüte und in der Ausbildung der Blütenhüllen den Vorfahren der *Liliiflorae* viel näher stehen, als die Gruppe der *Caricoidae*; darum sind auch die Spaltöffnungen der *Scirpoideae*, obwohl sie zum Gramineentypus gehören, denjenigen der *Liliiflorae* ähnlicher. Sehr interessant sind die von Porsch gemachten Untersuchungen über die Spaltöffnungen der *Juncaceae*, einer Familie, die in anatomischer Hinsicht den *Gramineae* und *Liliaceae* sehr nahe steht und einen primitiven Typus innerhalb der *Liliiflorae* darstellt. In dieser Familie konnte Porsch Spaltöffnungen, die sich dem Gramineentypus nähern, feststellen, und zwar fand er die weitgehendste Annäherung bei *Juncus glaucus*, einer Pflanze, die in anatomischer Hinsicht innerhalb dieser Familie die am schärfsten ausgeprägte Hinneigung zum xerophilen Bau zeigt.

Dieser Umstand stimmt vollkommen mit der allgemeinen Ansicht über den Gramineentypus überein, nach welcher derselbe in seiner gegenwärtigen Entwicklung das Endstadium der allmählichen phyletischen Umwandlung des Liliaceentypus im Sinne einer xerophilen Anpassung darstellt. Diese Ansicht findet ihre Bestätigung auch in der Ontogenese der Spaltöffnungen, wie es Porsch gezeigt hat. Daß solch ein primitiver Übergangstypus der Spaltöffnungen an einigen Organen erwachsener Pflanzen, wie es Warncke für die inneren Oberflächen der Blattscheiden dargestellt, vorkommt, widerspricht keineswegs der Auffassung der Spaltöffnungen bei den Gramineen als eines bestimmten phyletischen Merkmals.

Ebenso hat die von Warncke festgestellte Tatsache, daß bei den Akazien die Spaltöffnungen an den Blattstielen der Keimlinge und den Phyllodien in ihrem Typus übereinstimmen, nur eine wesentliche Berichtigung einer Angabe von Porsch gebracht, kann aber keineswegs dessen allgemeinen Standpunkt erschüttern. Was endlich die Arbeit H. C. Dommel's anbetrifft, so habe ich schon darauf hingewiesen, daß der bei *Euphorbia* vorkommende *Rubiaceen-* und *Ranunculaceen-*Typus nicht als ein Beweis gegen die Ansichten von Porsch betrachtet werden kann, denn die von Vesgue und Prantl aufgestellten Typen haben vom phyletischen Standpunkte aus überhaupt keine Bedeutung.

In denjenigen Fällen, wo es Warncke mit einem scharf ausgeprägten Spaltöffnungstypus zu tun hat, wie z. B. bei *Pinus mon-*

tana, konnte er bei der Untersuchung der Nadeln in ihrer freiliegenden Partie und in den einander berührenden Blattscheiden nur eine Veränderung in der Größe und Form des äußeren Luft- raumes konstatieren, aber der Spaltöffnungstypus der Gymnospermen war in beiden Fällen sehr deutlich ausgeprägt. Bei den meisten untersuchten Objekten konnte er an den Spaltöffnungen der verschiedenen Organe ebensolche kleine äußere Abweichungen feststellen.

Größere Abweichungen fand er, von den Gramineen abgesehen, an den Spaltöffnungen von *Tussilago Farfura* und denjenigen der *Petasites*-Arten (*niveus*, *officinalis* und *albus*), wo außer dem Normal- und dem Wassertypus teilweise auch der trichterförmige konstatiert werden konnte.

Die faktische Seite der Untersuchungen Warncke's stimmt mit den meinigen überein. Doch scheint es, daß er nicht mit *Petasites niveus* (bei Warncke ohne Autorenangabe), sondern mit *Petasites tomentosus* DC. zu tun hatte, denn seine Beschreibung der Spaltöffnungen stimmt vollkommen überein mit dem Bilde, welches ich bei dieser Art beobachtet habe (das Vorhandensein von Spaltöffnungen an beiden Seiten und eine dem Normaltypus nahestehende Form), während bei *Petasites niveus*, wie es scheint, Spaltöffnungen nur an der Unterseite des Blattes vorhanden sind und zum Schwimmblatttypus gehören.

Interessant ist es, daß Warncke an dem Rhizom von *Petasites niveus* = *tomentosus* einen sehr deutlich ausgeprägten trichterförmigen Typus konstatiert, während an dem Blattstiel ein Übergangstypus mit sehr schwach ausgebildetem Hinterhof vorhanden ist.

Eine solche Verschiedenheit in der Form der Spaltöffnungen an verschiedenen Organen kann uns den Schlüssel zur Erkenntnis der Bedeutung dieses Typus geben. Die Neigung zu diesem Typus ist auch an den Blättern der genannten Art, wo der Hinterhof schon stark verkleinert ist, vorhanden; an den Blattstielen ist er kaum zu bemerken, an dem Rhizom verschwindet er ganz und der trichterförmige Typus tritt sehr deutlich hervor.

Da an den Rhizomen, wie es Warncke bewiesen hat, eine Neigung zum Verschluß der Spaltöffnungen vorhanden ist, so scheint auch der hier an Stelle des normalen auftretende trichterförmige Typus den Zweck zu haben, einen besseren Verschluß

der Spaltöffnungen, als es beim Normaltypus möglich ist, herzustellen. Zu demselben Schluß führen meine Beobachtungen an den Spaltöffnungen bei Exemplaren von *Petasites tomentosus*, die im Sande und im Wasser wuchsen; im ersteren Fall sehen wir einen dem trichterförmigen nahestehenden, im letzteren den trichterförmigen Typus von Spaltöffnungen; da der letztere Typus in einer Umgebung auftritt, wo wir Anpassungen zwecks besseren Verschlusses der Spaltöffnungen erwarten müssen, so kann man daraus den Schluß ziehen, daß dieser Spaltöffnungstypus eine Anpassungsform von so zu sagen xerophilem Charakter sei. Beachtenswert ist ferner der Umstand, daß an dem Stengel einiger *Kleinia*-Arten dieser Typus viel besser als an den Blättern ausgeprägt ist. Meine Untersuchungen haben gezeigt, daß der trichterförmige Spaltöffnungstypus niemals an zarten und saftigen Blättern vorkommt, dagegen am häufigsten bei mehr oder weniger lederartigen; er findet sich auch bei vielen immergrünen Blättern. Endlich ist es interessant, daß dieser Typus an jungen Blättern nicht sofort auftritt, sondern sich durch allmähliche Metamorphose aus dem Normaltypus entwickelt und nur an alten Blättern vollkommen klar ausgeprägt ist. Das alles spricht zugunsten der Annahme, daß der von mir beschriebene Spaltöffnungstypus, welcher für einige Familien ein phyletisches Merkmal ist, auch zugleich eine gewisse Anpassung von xerophilem Charakter darstellt. Das bedeutet noch nicht, daß er unbedingt bei allen Xerophyten auftreten muß, da er in Beziehung zu der inneren Organisation einiger Familien steht. Wie der Spaltöffnungstypus der Gramineen, welcher ein charakteristisches phyletisches Merkmal der Gramineen und Cyperaceen darstellt, durch ihre xerophile Struktur bedingt ist, so tritt auch der mit der Organisation einiger Familien verbundene trichterförmige Typus nur an Organen von xerophilem Charakter auf und stellt also eine gewisse Anpassungsform vor, welche schon die entfernten Vorfahren der Pflanzen, die diesen Typus besitzen, erworben haben.

Da an allen Keimblättern und jungen Blättern nur der sogenannte normale Spaltöffnungstypus auftritt, so kann man jegliche Abweichungen vom trichterförmigen Typus, die in einigen Familien vorkommen, leicht als ein Stehenbleiben auf einem primitiveren Typus auffassen, der, wie es scheint, dem Bau aller Angiospermen zugrunde gelegt ist.

Der Normaltypus der Spaltöffnungen ist, wie es Schwendener¹⁾ bewiesen hat, ein Apparat, der sich je nach dem Turgor der Schließzellen öffnet oder schließt, der mithin dem beständigen gleichmäßigen Wasserzufluß angepaßt ist. Deshalb finden wir diesen Typus immer an den ersten Blättern, die sich bei fast gleichmäßiger Feuchtigkeit entwickeln. Wenn dann die Wasserzufuhr wesentlich anders geworden ist, verändert sich auch dem entsprechend der Spaltöffnungstypus.

Wir können hier zweierlei Veränderungen unterscheiden: 1) Anpassungsmerkmale wie z. B. Einsenkung oder Erhöhung der Schließzellen und damit verbundene Abweichungen; 2) Organisationsmerkmale, welche z. B. an dem Spaltöffnungstypus der Gramineen, der Gymnospermen oder an dem von mir beschriebenen trichterförmigen Typus vorhanden sind. Eine scharfe Grenze zwischen diesen Veränderungen läßt sich natürlich nicht ziehen. So z. B. ist die Teilung des Vorhofes in zwei Hohlräume durch das Auftreten besonderer Höcker bei einigen immergrünen Blättern eine Anpassung zwecks Herabsetzung der Transpiration. Diesen Typus habe ich bei Vertretern verschiedener Familien wie bei *Pittosporum viridiflorum* (*Pittosporaceae*), *Apodytes dimidiata* (*Icacinaceae*) und *Homogyne alpina* (*Compositae*) konstatiert.

Einen ähnlichen Typus hatte schon früher H. v. Guttenberg²⁾ an den Phyllokladien von *Ruscus aculeatus* L. gefunden. Er entdeckte diesen Typus in scharf ausgeprägter und reduzierter Form auch auf den Phyllokladien von *Ruscus hypoglossum* L., *Ruscus hypophyllum* L., *Danaë racemosa* (L.) Mönch und *Semele androgyna* (L.) Kunth, sowie auch an den Achsenorganen dieser Pflanzen. Es bildet also der beschriebene Spaltöffnungstypus für diese Formenreihe ein Organisations- und zugleich ein phyletisches, von den Vorfahren übernommenes und den Lebensbedingungen angepaßtes Merkmal.

Als Ausgangspunkt für die Entstehung des trichterförmigen Typus kann man die starke Ausbreitung der vorderen Höcker ansehen, wodurch eine Verbreiterung des Vorhofes und eine all-

1) S. Schwendener. Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsberichte der Königl. Akademie der Wissensch. Berlin, 1881.

2) H. E. von Guttenberg. Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das immergrüne Laubblatt der Mediterranflora. Engler's Botanische Jahrbücher. Bd. 38, 1907, S. 441 — 442.

mähliche Einsenkung der Zentralspalte bewirkt wird, wie man das an verschiedenen Übergangstypen vom normalen zum trichterförmigen beobachten konnte. Beim letzteren wird der Verschuß der Spaltöffnungen durch die Höcker des Hinterhofes hergestellt; die Spaltöffnung ist also von den Schwankungen der Wasserzufuhr weniger abhängig, was für xerophil ausgebildete Organe gewiß sehr wichtig ist.

Es war sehr interessant festzustellen, daß bei den *Senecioneae* neben dem trichterförmigen auch der Schwimmblatttypus vorkommt, der in biologischer Hinsicht das Gegenteil des von mir untersuchten Typus, nämlich, wie es scheint, eine Anpassung hydrophilen Charakters bildet. Haberlandt¹⁾ hat ihn zuerst an Blättern von Pflanzen, die an der Oberfläche des Wassers schwimmen, wie: *Lemna minor*, *Trianea bogotensis*, *Hydrocharis morsus ranae*, *Limnocharis nymphaeoides*, *Nymphaea alba*, *N. thermalis*, *Victoria regia*, *Euryale ferox*, *Trapa natans* u. s. w. festgestellt. Später²⁾ hat er auf die weitere Verbreitung dieses Typus besonders bei Farnen, den Bewohnern feuchter tropischer Wälder, aber auch bei anderen Familien wie bei den *Commelynaceae*, *Acanthaceae*, *Gesneraceae* und anderen von ähnlichen Fundorten hingewiesen. Bei einigen schwimmenden Blättern wie diejenigen von *Potamogeton natans*, *Limnathemum nymphaeoides* und *Alisma natans* erfolgt der Verschuß der Spaltöffnung trotz der ziemlich starken Entwicklung der äußeren Kutikularleisten durch die Vorwölbung der Bauchseite, obwohl *Potamogeton natans* in dieser Hinsicht eine interessante Ausnahme bildet, da hier der Verschuß der Spaltöffnungen zuweilen durch die Annäherung der inneren Kutikularleisten³⁾ hergestellt wird. Infolge dieses Umstandes nähern sich diese Spaltöffnungen dem trichterförmigen Typus.

Die beiden genannten Typen erscheinen als die extremen Veränderungen, welche die Form der Zentralspalte im Querschnitt annehmen kann. Bei der Veränderung des Normaltypus kann der Verschuß, statt durch die Vorwölbung der Bauchseite, durch die Kutikularleisten der Schließzellen zustande kommen: u. zw. ent-

¹⁾ Haberlandt. Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates. Flora 1887, N^o 7, S. 1—14.

²⁾ Haberlandt. Physiologische Pflanzenanatomie. VI. Auflage. Leipzig. 1909. S. 425.

³⁾ Haberlandt. Flora, a. a. O., S. 7, Taf. II, Fig. 3.

weder durch die äußeren oder durch die inneren; im ersteren Fall, wo unter den äußeren Leisten sofort die Atemhöhle beginnt, haben wir den Wassertypus, im letzteren den trichterförmigen Typus der Spaltöffnungen. Der letztere Typus hängt mit der Organisation der Pflanzen innig zusammen, ist also für einige größere Gruppen der Blütenpflanzen ein phyletisches Merkmal, der Wassertypus dagegen ist eher ein biologischer, durch den Einfluß äußerer Faktoren bewirkter und kann daher in verschiedenen Familien auftreten; aber für kleine systematische Gruppen wie z. B. für eine Art oder Gattung ist er bis zu einem gewissen Grade ein phyletisches Merkmal, da er auch bei verschiedenen Wachstumsverhältnissen dieser Art unverändert bleibt.

Vom morphologischen Standpunkte stehen also die beiden Typen einander sehr nahe und können zuweilen zusammen auftreten, wie z. B. bei verschiedenen Arten von *Petasites*, *Ligularia*, *Senecio* u. s. w., aber ihre phyletische Bedeutung ist verschieden. Der trichterförmige, von äußeren Faktoren weniger abhängige Typus ist wohl älter und mit der Organisation der Pflanze inniger verbunden; darum tritt er auch häufig bei einer ganzen Reihe großer, durch gemeinsame Abstammung miteinander verbundener, systematischer Gruppen auf.

Eine genaue Untersuchung der Spaltöffnungen bestimmter Pflanzengruppen ist nicht nur vom allgemeinen biologischen und morphologischen Standpunkte aus sehr interessant, sondern kann auch eine Bedeutung für genetische Systematik haben. Groß sind in dieser Hinsicht die Verdienste von Porsch, da er als erster die Frage angeregt und von verschiedenen Seiten beleuchtet, alle vor ihm in der Literatur angeführten Tatsachen gesammelt und durch neue ergänzt hat. Wichtig ist die von ihm festgestellte Tatsache, daß die Casuarinaceen einen Spaltöffnungsapparat von demselben Typus besitzen, wie die Gymnospermen und deshalb die einzige Ausnahme unter den Angiospermen bilden¹⁾. Zwar haben die neuesten Untersuchungen über die Casuarinaceen, besonders die von Frey (1903)²⁾ gezeigt, daß ihre Verwandtschaft mit den Gymnospermen

¹⁾ O. Porsch. Der Spaltöffnungsapparat von Casuarina und seine phyletische Bedeutung. Österr. Botan. Zeitschrift 1904. S. auch das Buch von O. Porsch Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905.

²⁾ J. P. Lotsy. Vorträge über botanische Stammesgeschichte, Bd. III, 1911, S. 931—941.

nicht so nahe ist, wie seiner Zeit Treub gedacht hat, denn der Embryosack entwickelt sich nach dem allgemeinen Typus der Angiospermen, die Antipoden, welche Treub nicht bemerkt hat, sind vorhanden und das Endosperm entwickelt sich nach der Befruchtung. Aber die mächtigere Entwicklung des sporenbildenden Gewebes und das Vorhandensein eines besonderen Spaltöffnungstypus weisen deutlich darauf hin, daß diese Pflanzen trotz ihrer zweifellosen Zugehörigkeit zu den Angiospermen einen Zweig darstellen, der mit dem gemeinsamen Stamm der Gymnospermen in nächster Beziehung steht.

Indem ich die Arbeit von Porsch fortsetzte, konnte ich beweisen, daß der Spaltöffnungsapparat der Angiospermen eine viel größere Variabilität aufweist, als man früher annahm. Sehr interessant ist die Feststellung des neuen Spaltöffnungstypus bei den Saxifragaceen, wenn man die neuesten Arbeiten Hallier's¹⁾ über die phylogenetische Systematik der Angiospermen in Betracht zieht. Der letztere teilt die ganze Reihe der Angiospermen in zwei Gruppen: *Proterogenae* und *Saxifraganae*. Erstere werden von ausgestorbenen Magnoliaceen abgeleitet und umfassen von den Dikotylen die *Polycarpicae*, von welchen Hallier fast alle Monokotylen ableitet. Diese Ansicht über die Entstehung der Monokotylen (mit Ausnahme der *Spadiciflorae*) aus den *Polycarpicae* teilen auch Wettstein²⁾ und Lotsy.³⁾ Andererseits müssen die *Saxifraganae* alle übrigen Familien der Dikotylen umfassen. Nimmt man also das Vorhandensein zweier großer Zweige am genealogischen Baum

¹⁾ H. Hallier. Über Verwandtschaftsverhältnisse der Tubifloren und Ebenalen, den polyphyletischen Ursprung der Sympetalen und Apetalen und die Anordnung der Angiospermen überhaupt. Vorstudien zum Entwurf eines Stammbaums der Blütenpflanzen. Abhand. a. d. Gebiete d. Naturw. v. Naturw. Verein in Hamburg. Bd. XII, 2 Hälfte. 1901. S. 1—112.

H. Hallier. Über *Juliania*, eine Terebinthaceen-Gattung mit Cupula und die wahren Stammeltern der Kätzchenblütler. Neue Beiträge zur Stammesgeschichte nebst einer Übersicht über das natürliche System der Dikotyledonen. Dresden, C. Heinrich. 1908, 210 S., 8°. Autoreferat. Botan. Zentralbl. 110. 1909, S. 184—189.

S. auch, I. P. Lotsy. Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. III, 1911, 927—951.

²⁾ R. v. Wettstein. Handbuch der systematischen Botanik. II. Aufl. Leipzig, 1911.

³⁾ I. P. Lotsy. Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. III, 1911.

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES.

SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES.

DERNIERS MÉMOIRES PARUS.

(Les titres des Mémoires sont donnés en abrégé).

- G. Brunner. Über die Resistenz der roten Blutkörperchen Juill. 1913
- J. Zielińska. Die Lichtwirkung auf die Regenwurm-gattung Eisenia Juill. 1913
- J. Grochmalicki. Zur Kenntnis der Süßwasserfauna Ost-Afrikas Juill. 1913
- B. Rydzewski. Sur l'âge des couches houillères de Cracovie Juill. 1913
- A. Lityński. Revision der Cladocerenfauna der Tatra-Seen. I. Teil. Juill. 1913
- K. Simm. Verdauungsvorgänge bei der Gattung Chaetogaster Oct. 1913
- R. Bloch. Zur Histologie und Cytologie der Süßwassertrichladen Oct. 1913
- J. Kozicka. Bau und Entwicklung der Haftlappen bei Geckoniden Oct. 1913
- W. Bogucka. Sur l'influence des excitants affectifs sur la reconnaissance Oct. 1913
- J. Zając. Über das Zustandekommen von Assoziationsmechanismen Oct. 1913
- Ed. v. Janeczewski. Suppléments à la Monographie des Groseilliers Oct. 1913
- R. Minkiewicz. Etudes sur les Infusoires syndesmogames Oct. 1913
- Wl. Rothert. Beobachtungen an Lianen Oct. 1913
- E. Kiernik. Ein Aceratheriumschädel aus der Umgebung von Odessa Nov. 1913
- M. Rose. Cytoarchitektonische Gliederung des Vorderhirns der Vögel Nov. 1913
- S. Kopystyńska. Geschlechtsausführungsgänge der Mollusken Déc. 1913
- W. Rothert. Neue Untersuchungen über Chromoplasten Janv. 1914
- E. v. Lubicz Niezabitowski. Das fossile Rentier in Galizien Janv. 1914
- J. Rothfeld. Beeinflussung der vestibularen Reaktionsbewegungen durch Verletzungen der Medulla oblongata Janv. 1914
- J. Talko-Hryncewicz. Reconstitution du type anthropologique Févr. 1914
- J. Nusbaum-Hilarowicz. Organisation des Gastrostomus Bairdii Févr. 1914
- B. Fuliński. Entwicklungsgeschichte von Dendrocoelum lacteum Févr. 1914
- J. Wilczyński. Exkretionsvorgänge bei den Männchen von Bonellia Févr. 1914
- J. Prüffer. Neue Aberrationen von Agrotis pronuba u. Lythria purpuraria u. s. w. Févr. 1914
- A. J. Żmuda. Fossile Flora des Krakauer Diluviums Févr. 1914
- Vl. Kulczyński. Araneorum species novae Mars 1914
- K. Simm. Larvale Mundwerkzeuge bei Oligoneuria rhenana Mars 1914
- Z. Fedorowicz. Zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklung einiger Venen bei Amphibien Mars 1914
- E. Malinowski. Les hybrides du froment Mars 1914
- T. Wiśniowski. Über die in Gliniany gemachte Entdeckung einer paläolithischen Station der Mammutjäger Avril 1914
- H. Zapałowicz. Revue critique de la flore de Galicie, XXX^e partie Avril 1914

TABLE DES MATIÈRES.

Mai 1914.

	Page
S. ADLER. Contribution à l'analyse de l'association en chaînes	465
T. DZIERZKOWSKI. Étude comparative de la culture des anaérobies dans des milieux privés d'air et dans des milieux exposés à l'air	475
R. NUSSENBLATT. Contribution expérimentale à l'analyse du choix des représentations associées	478
M. RAMULT. Untersuchungen über die Entwicklungsbedingungen der Sommer-eier von <i>Daphnia pulex</i> und anderen Cladoceren	481
M. KONOPACKI. Über den Einfluß des verdünnten Seewassers auf verschiedene Entwicklungsstadien der Echinideneier	515
B. NAMYSŁOWSKI. Les microorganismes des eaux bicarbonatées et salines en Galicie	526
B. HRYNIEWIECKI. Anatomische Studien über die Spaltöffnungen bei den Dikotylen. II	545

Le *»Bulletin International«* de l'Académie des Sciences de Cracovie (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles) paraît en deux séries: la première (A) est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série (B) contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques. Les abonnements sont annuels et partent de janvier. Prix pour un an (dix numéros): Série A... 8 K; Série B... 10 K.

Les livraisons du *»Bulletin International«* se vendent aussi séparément.

Adresser les demandes à la Librairie *»Spółka Wydawnicza Polska«*
Rynek Gł., Cracovie (Autriche).

Prix 5 K 70 h.