K. BASSALIK

(Pflanzenphysiologisches Institut
d. Univ. Warschau).

ZUR „AUXIMON“-FRAGE¹⁾.

Auximone nannte W. B. Bottomley (1914) Stoffe organischer Herkunft, die allein ein normales Wachstum und Gedeihen grüner Pflanzen ermöglichen sollten. In den gebräuchlichsten mineralischen Nährlösungen (Detmer's und Knop's) wuchsen seine hauptsächlichsten Versuchspflanzen, *Lemna minor* und *maior*, schwach resp. sistierten das Wachstum nach einiger Zeit völlig. Er hielt darum diese Stoffe, die er gelegentlich (1917, 1919, 1920) auch „accessory food substances“ oder „growth promoting substances“ nennt, für unumgänglich notwendig zum normalen Gedeihen grüner Pflanzen. In seinen späteren Arbeiten (1917—1920) schränkt er die anfänglich den Auximonen zugeschriebene Rolle ein, indem er angibt, dass ihre Anwesenheit in einer mineralischen Nährlösung die Vermehrungsgeschwindigkeit der Versuchspflanzen wie deren Grösse beeinflusst und deren Gesundheit sowie den normalen Entwicklungsgang gewährleistet; er erblickt in ihnen sozusagen pflanzliche Gegenstücke zu den Vitaminen im Tierkörper. Diese revolutionären, aber zumindest sehr interessanten Thesen fanden anfänglich recht wenig Wiederhall, denn es vergingen 10 Jahre bis die ersten Nachuntersuchungen kamen. Die erste Nachuntersuchung stammt von F. A. Mockeridge (1924), Bottomley's Mitarbeiterin, die die Wirkung von organischen Substanzen verschiedener Herkunft auf das Wachstum von *Lemna* prüft

¹⁾ Ein Resumé der hier referierten Untersuchungen wurde als Inaugurationsvortrag f. d. Generalversammlung d. Poln. Botan. Ges. am 29.VI.1934 in Wilno gehalten.

und die früheren Befunde Bottomley's vollauf bestätigt. N. A. Clark und E. M. Roller (1924) dagegen stellen fest, dass *Spirodela polyrrhiza* sich wohl auf die Dauer in rein mineralischen Nährlösungen entwickeln kann; Bottomley's negative Befunde erklären sie durch die zu hohe Konzentration seiner Nährlösungen wie deren „Unbalanciertheit“ wie auch besonders die ungeeignete pH (N. A. Clark (1926)). A. Saeger (1925) vermag 26 Monate lang *Lemna maior* in rein mineralischer Nährlösung (1/10 Knop) zu kultivieren, widerspricht also Bottomley's These von der Unumgänglichkeit für grüne Pflanzen von organischen Substanzen, gibt aber zu, dass der Zusatz von geringen Mengen eines mit NaHCO_3 behandelten wässerigen Torfextractes das Wachstum von *Lemna* 2-bis 3-fach steigert. E. Ashby (1928, 1929) versucht in einer Reihe von mit verschiedenen Mitarbeitern ausgeführten Versuchen die Untersuchungsmethodik zur Wachstumsschätzung von *L. minor* zur möglichen Vollkommenheit zu bringen; er führt schliesslich seine Versuche in konstanter Temperatur resp. Belichtung aus, misst neben dem Gewicht auch die Fläche seiner Versuchspflanzen, macht auf manche Fehlerquellen seiner Vorgänger aufmerksam und gelangt schliesslich zu der auch statistisch geprüften Schlussfolgerung, dass *L. minor* durch sehr geringe (0,2 — 20 mg pro Liter) Quantitäten von organischer Substanz unbekannter Konstitution, aus frischem oder verrottetem Pferdedung dargestellt, deutlich stimuliert wird. Er stellt fest, dass diese Substanz die Wuchsgeschwindigkeit von *Lemna* katatytisch beschleunigt, dass sie aber nicht unumgänglich notwendig ist („not essential for the growth“), ferner, dass sie die Sprossfläche, die Zellgrösse sowie die Chloroplastenanzahl vergrössert und dadurch die Assimilationsgrösse steigert. Die offenbar mit der allergrössten Skepsis gegenüber den Thesen Bottomley's durchgeführten Versuche Ashby's haben immerhin die unzweifelhaft günstige Wirkung von gewissen organischen Substanzen auf die Entwicklung von *Lemna* bestätigt. Nun aber wendet sich C. Olsen (1930) aufs schärfste gegen Bottomley. Er findet, als Resultat einfach durchgeführter Versuche mit *Spirodela polyrrhiza* (und *Helianthus annuus*), dass die organische Substanz aus „bakterisiertem Torf“ nach Bottomley's Patent völlig unwirksam ist, falls in den Kulturen für assimilierbares Eisen gesorgt wird.

Alle Misserfolge seiner Vorgänger mit der Kultur in rein mineralischen Nährlösungen führt er auf die Unzugänglichkeit des vorhandenen Eisens für die Pflanzen. Er sucht zu zeigen, dass Eisenchlorid, das *stets* von seinen Vorgängern gebraucht worden war, in den von *Spirodela* benötigten pH-Gebieten völlig unlöslich ist, dass also alle ungünstigen Wachstumserscheinungen in den betreffenden Lösungen entweder durch völligen Eisenmangel oder durch für die Pflanze ungeeignetes pH verursacht worden war. Dung-, Torf- oder Bodenextrakte wirken nicht durch „Auximone“ oder andere wachstumsfördernde organische Stoffe, sondern allein durch ihren Gehalt an löslichem und assimilierbarem Eisen. Er zeigt, dass Eisenzitrat, das in dem für die Versuchspflanzen notwendigen pH-Bereich löslich und assimilierbar ist, die gleiche Wirkung ausübt wie die erwähnten organischen Torfextrakte. Die Auximonfrage ist damit für ihn endgültig erledigt. In diesen erfreulich einfachen Sachverhalt bringt die letzte Publikation von Clark und Roller (1931), die von neuem ihre *Spirodela*-Studien aufgenommen haben, eine unerwartete und verwirrende Komplikation. Es gelang ihnen, im Gegensatz zu allen anderen Untersuchern, *Spirodela* in Reinkultur zu gewinnen. Von früheren Untersuchern, sprach Bottomley gelegentlich davon, dass er zu starke Algenentwicklung zu unterdrücken suche. Sehr vag spricht sich über diese Frage Ashby aus; man erhält den Eindruck, er habe mit völlig algenfreien *Lemna*kulturen gearbeitet, aber er gibt nichts genaueres an. Der Besitz von Reinkulturen könnte für die Auximonfrage entscheidend sein, da ja Bottomley stets günstige Erfolge mit Zusatz von N-bindenden Bakterien erzielte und solche Befunde, wie diejenigen Olsen's, auf die direkte Stimulation durch geeignete Eisenverbindungen von Begleitbakterien zurückgeführt werden könnten, falls es sich beweisen liess, dass tatsächlich Eisen in komplexer Bindung resp. in molekularer Form aufgenommen wird, wie es Olsen als gegeben annimmt.

Wenn ich nun an die Vorführung der Ergebnisse meiner Versuche herantrete, so möchte ich vorausschicken, dass ich mich nicht an die vorher angegebene Untersuchungschronologie halten werde, da ich die nun zu referierenden Versuche schon 1926 begonnen habe, parallel zu meinen früher schon publizierten Ergebnissen über *Azotobacter*. Die Problem-

stellung war bei *Lemna* wie bei *Azotobacter* die gleiche; nur die Kulturmethodik musste naturgemäss verschieden sein, so dass ich mit *Lemna* nicht stets den Versuchsergebnissen mit *Azotobacter* Schritt habe halten können. In summa ist die Anzahl einwandfreier Versuchsergebnisse mit *Lemna* kleiner als diejenige mit *Azotobacter*, da erst eine Versuchsmethodik für *Lemna* auszuprobieren war, die für *Azotobacter* schon von vornherein gegeben war. Im Nachfolgenden werde ich aber doch nicht über meine schon durch die eingangs zitierten Autoren überholten Ergebnisse berichten und mich nur auf diejenigen Ergebnisse beschränken, welche Probleme betreffen, die von den anderen Autoren nicht beachtet worden sind.

Ausserdem möchte ich hier schon bemerken, dass ich hauptsächlich mit *Lemna minor* L. experimentiert habe, weniger mit *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. (*Lemna maior* L.). Ich betone es darum, da in den zitierten Arbeiten die beiden Pflanzen offenbar nicht genügend auseinander gehalten werden; Bottomley experimentierte mit *L. minor*, weniger mit *Sp. polyrrhiza*, übertrug aber die mit *Lemna* erzielten Ergebnisse — mit einer gewissen Selbstverständlichkeit — auf *Spirodela*; das gleiche betrifft Mockeridge. Ashby dagegen operiert allein mit *L. minor*, Saeger, Clark und Roller wie auch Olsen dagegen nur mit *Sp. polyrrhiza*. Nicht wenige Einwendungen der letztzitierten Autoren gegenüber Bottomley beruhen auf der irrigen, durch ihn allerdings selbst verschuldeten Annahme, dass *L. minor* sich genau so verhalten müsse wie *Sp. polyrrhiza*.

Versuchsmethodik.

Die von mir gefolgte Versuchsmethodik war, naturgemäss, nicht während den seit 8 Jahren geführten Versuchen die gleiche. Schon meine ersten, im Juli 1926 angesetzten Versuche, welche die Verifizierung der Bottomley'schen Ergebnisse zur Aufgabe hatten und darum genau ihm in seiner Technik folgten, erfüllten mich mit einem mächtigen Respekt für Bottomley's Intuition, die es ihm—trotz seiner recht primitiven Methodik—ermöglichte, derartig wichtige Entdeckungen zu machen. Ich erhielt damals, in Parallelgefässen einer gleichen Serie, nach mehrwöchentlicher Kultur von *L. minor* Mengen von Pflanzen, die um das 10-fache variierten,

und die sich jeder Wiedergabe entziehen. Daraus war zu folgern, dass die Bottomley'sche Methodik verlassen werden müsse, da sie offenbar prinzipielle unkontrollierbare Fehler enthält. Als hauptsächlichste Fehlerquellen enthüllten sich mir diese:

- a) die undefiniertheit des Begriffes „Pflanze“ in bezug auf *Lemna*,
- b) das pH,
- c) die Menge und Art der Nährlösung sowie ihre Konzentration,
- d) Temperatur,
- e) Licht und
- f) Luftzutritt, wie
- g) die Anwesenheit fremder Organismen.

Darum suchte ich in der Folge diese Fehlerquellen mit den mir zugänglichen Mitteln möglichst auszuschalten, wobei ich mich bemühte, Rücksicht auf die resultierenden morphologischen Effekte zu nehmen.

Ich werde darum im Nachfolgenden nur diejenigen Versuche anführen und besprechen, die folgenden Kriterien Genüge tun:

Zu a): eine *Lemna*-Pflanze kann — je nach den Wachstumsbedingungen — aus 1 bis 6 Sprossen („Blättern“) bestehen. Das Auszählen von „Pflanzen“ muss infolgedessen zu den fatalsten Schlüssen führen. Man kann sonach nicht die „Pflanze“ als zahlenmässiges Kriterium anwenden, man muss sich auf den „Spross“ beschränken. Aber, ein „Spross“ kann völlig ausgewachsen sein oder sich kaum aus der Sprosstasche des Muttersprosses zu enthüllen beginnen! Man muss also zur Konvention seine Zuflucht nehmen. Ich werde im Nachfolgendem diejenigen als „Sprosse“ zählen, die eine ungefähre Breite von 0,5 mm — ausserhalb des Muttersprosses — erreicht haben. Ashby (1, p. 774) ist — später — liberaler gewesen. Er nahm als „frond“-kriterium 0,9 mm an; das kann aber von grosser Bedeutung werden, wenn man seine Ergebnisse mit den meinigen vergleicht.

Zu b): Der pH-Wert der von Bottomley angewandten Nährlösungen (Detmer's und Knop's) ist niedrig, um 3,5 herum. Das liegt allerdings für *Lemna* nicht in ihrem Optimumbereich. Aber die schärfsten Kritiker, Clark und Olsen, vergessen, dass sie mit *Spirodela* experimentieren, die tatsächlich bei einem pH von $\pm 3,50$ in 2 bis 4 Tagen zugrunde-

geht. *L. minor* ist viel weniger empfindlich, und ich habe—je nach den versuchten Nährlösungen—noch passables Wachstum von *L. minor* bei 3,30 konstatiert. Die Clark'sche Nährlösung, mit der stets Ashby experimentiert, besitzt ein pH von $\pm 4,80$, das gleiche also, wie die Olsen'sche, die, je nachdem das dest. Wasser frischer oder älter ausgekocht ist, auch ein pH von 4,80 — 5,11 besitzt. Nach anfänglichen Fehlern, unter der Suggestion der Clark'schen Ergebnisse wie auch der phytogeographischen Anschauungen, dass *L. minor* eine „Kalkpflanze“ sei, habe ich für meine Versuche ein pH von 6 bis 7 erstrebt; erst durch Erfahrung weise gemacht, korrigierte ich meine schliesslich als „Standardlösung“ akzeptierte nicht mehr, die ein pH, je nach der Eisenquelle, von 4,84 bis 6,48 aufwies. Dieses pH stellt für *L. minor* das Optimum dar, wenn sie auch höhere und niedrigere pH=Werte verhältnismässig gut erträgt. Empfindlicher dagegen ist *Spirodela*. In mehrfach wiederholten Versuchen fand ich, dass ihr pH-Optimum um 5,55 liegt, während Clark, wie besonders aber Olsen, ihr pH-Optimum bei ca 7 resp. 7,50 finden. Beide wenden aber K-resp. Ca-nitrat als N-quelle an, die bekanntlich „physiologisch alkalisch“ sind. Das zweifelsohne zu niedrige pH der von Bottomley angewandten Nährlösungen ist mit Rücksicht auf ihren grossen Gehalt an K-resp. Ca-nitrat von den Versuchspflanzen bald auf Grund ihrer „physiologischen Alkalinität“ korrigiert worden. Auch die Einwendung von Ashby (3, p. 808), dass die pH-änderung der Clark-schen Nährlösung durch Zusatz von Pferdedungextract, der bei ihm einen Anstieg der (H⁺) von 4,80 auf $\pm 5,00$ bewirkte, bedeutungsvoll sein mag, ist völlig belanglos. Auf derartig geringe pH-Schwankungen oder Änderungen reagiert *L. minor* gar nicht — oder — vorsichtiger ausgedrückt, in keiner bisher wahrnehmbaren Weise.

Zu c): Bottomley wandte die sehr konzentrierte Detmersche Nährlösung an, die 5,5 g Salze pro 1 L enthält. Neben dieser Lösung verwendete er in späteren Versuchen auch noch die Knop'sche Lösung, die 1 g Salze pro 1 L besass. Über den chemischen Charakter dieser „Nährlösungen“ ist, einstweilen, wenig zu sagen. In beiden wachsen höhere grüne Pflanzen anfänglich sehr schlecht und werden leicht chlorotisch; nach und nach aber kommen sie „zu sich“, die Nährlösungen beginnen gut zu wirken. Woran es liegt, mag

einstweilen unbesprochen bleiben. Sicher jedoch ist, dass beide Nährlösungen intuitiv offenbar-physiologisch ziemlich gut „balanciert“ sind. Nun erscheinen mir die Vorwürfe, die besonders seitens Saeger, aber auch Clark, Bottomley gemacht werden, er habe zu konzentrierte Lösungen angewandt, höchstens berechtigt inbezug auf die Detmer'sche Lösung; Saeger gebraucht allerdings einen 10-fach verdünnten Knop, Clark aber eine noch etwas konzentriertere als die von Bottomley angewandte Knop'sche. Ausserdem bezeichnet jeder Autor etwas anderes als „Knop'sche Lösung“: Bottomley gibt auf den Liter 0,5 g $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, 0,166 g KNO_3 und die gleichen Mengen von KH_2PO_4 und MgSO_4 , Olsen dagegen 0,60 g $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, 0,30 g MgSO_4 , 0,15 g KNO_3 und 0,15 g KH_2PO_4 , während Knop selbst 1,0 g $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ und je $1/4$ davon KH_2PO_4 , MgSO_4 , KNO_3 und 0,12 g KCl gab — später aber das KNO_3 ausliess. Also, eine andere Konzentration und ein anderes Ionenverhältnis. Ich werde darum die von Olsen angewandte Lösung *nicht* als Knop'sche, aber als Olsen'sche bezeichnen. Ich habe aber bald nach meinen anfänglichen Misserfolgen mit den von Bottomley angewandten Lösungen diese völlig verlassen und habe alle unten angeführten Versuche mit einer Nährlösung ausgeführt, die im Liter doppelt aus Glas destillierten Wassers 50 mg NH_4NO_3 , 25 mg $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$ aq, 15 mg KCl , 15 mg K_2SO_4 , 25 mg $\text{CaSO}_4 \cdot 2 \text{ aq}$, 29,5 mg $\text{MgSO}_4 \cdot 7 \text{ aq}$ und 20 oder 30 mg Na_2CO_3 sine aqua, nebst verschiedenen Zusätzen, enthielt. Für länger dauernde Versuche ohne Wechsel der Nährlösung gab ich die doppelte Konzentration mit Ausnahme des Na_2CO_3 . Dem Vorwurf, dass die angegebene Nährlösung viel zu wenig feste Stoffe enthalte, möchte ich von vornherein damit begegnen, dass ich von Anfang an die Versuchsgefässe nicht mit zehn, zwanzig oder hundert Exemplaren von *Lemna* oder *Spirodela* beschickte, wie es die zitierten Autoren taten, aber mit *einem* oder zwei Sprossen. Auf eine eventl. Erschöpfung der Nährlösung wurde von vornherein Rücksicht genommen auf Grund nachstehender statischer Erwägungen: Nach Wolff (Aschenanalysen) enthält *Lemna trisulca* 25,5% Reinasche in ihrer Trockensubstanz. Ich habe zahlreiche Aschenbestimmungen an *L. minor* ausgeführt und festgestellt, dass in der vorher angegebenen Lösung nie — mit einer Ausnahme — ihr Aschengehalt 20% überstieg. Ihr Aschen-

gehalt war sogar erstaunlich konstant und schwankte in den engsten Grenzen, meist zwischen 19 und 20⁰/₀, selten bis 17,2⁰/₀ herabgehend, Nur *einmal* betrug er 27,8⁰/₀, welcher Gehalt wiederum normal war für *L. minor*, die auf Olsen's Nährlösung aufgewachsen war. Meine Lösung enthielt etwa 100 bis 200 mg feste Stoffe (abgesehen vom N), welche Menge also für 500 bis 1000 mg *Lemnatrockensubstanz* vom Liter ausreichen müsste, während ich höchstens 250 mg Trocksubst. erhielt. Was die N—gabe anbetrifft, so enthält meine Lösung 17,5 mg N pro Liter resp. 35 mg. *L. minor* ist nun recht stickstoffreich, aber ihr N-gehalt schwankt in engsten Grenzen zwischen 7,0 und 7,5⁰/₀. Mit 17,5 mg N im Liter kann man sonach ca 230 mg *Lemnatrockensubstanz* erzielen. Ausserdem aber habe ich stets — je nach Bedarf — den Kulturen noch NH_4NO_3 zugesetzt. Der Vorteil aber, den schwach konzentrierte Lösungen besitzen ist gross, da die anfängliche Hemmungsphase der Sprossbildung, insbesondere bei einer Anfangssprosszahl von 1 oder 2, sehr stark verkürzt wird, andernseits schon schwache Giftwirkungen seitens der Lösung manifest werden. Ich muss aber bemerken, dass *Spirodela* weniger empfindlich für die Anfangskonzentration der Nährlösung ist als *L. minor*.

Was die Nährlösungsmenge pro Kulturgefäss anbetrifft, so waren alle unten aufgeführten Versuche mit Mengen von 500 cm³ pro Gefäss ausgeführt. Anfänglich operierte ich mit 200, 350 und 1000 cm³; Bottomley gab stets 150 cm³ Nährlösung, Olsen kultivierte in 500 cm³—Schalen, also wahrscheinlich in 300—350 cm³ Lösung, Ashby in 200 cm³-Kolben von konischer Gestalt, also vielleicht mit 50 bis höchstens 100 cm³ Lösung.

Als Kulturgefässe wurden in den unten zu besprechenden Versuchen stets Glasschalen von 710 cm³ Inhalt, einem Durchmesser von 115 mm und einer Höhe von ca 75 mm gebraucht. Anfänglich gebrauchte ich breitere aber flachere Schalen oder Glaskolben (Schott oder Pyrex) verschiedener Gestalt: Erlenmeyerform, Rundkolben mit flachem Boden oder sehr flache, breite Erlenmeyer, mit Watte verschlossen. Kolben aber, wenn es sich nicht um Reinkulturen handelt, sind sehr unzweckmässig wegen der ungleichmässigen Belichtung (Schatten des Wattestopfens), der herabgesetzten Luftdiffusion, und den Wasserdampfniederschlägen an den

Kolbenwänden. Ich erhielt mit gleicher Nährlösung und gleichen anderen äusseren Faktoren in Kulturen, welche in Kolben und in Krystallisierschalen zum Vergleich gleichzeitig angesetzt wurden, recht ungleiche Resultate; die Glasschalen erwiesen sich bedeutend überlegen und lieferten, wenn von unten und den Seiten durch aufgeklebtes, nach innen zu gekehrtes schwarzes Papier beklebt, den Kolben weit überlegen. Man kann nämlich, falls man nicht eine Aëration durch feste Stopfen und Zu- sowie Ableitungsröhren der Kulturkolben ausführt, keine gleichmässige Gasdiffusion durch noch so sorgfältig verfertigte Wattestopfen sichern. Allerdings bot der Verschluss der Kulturschalen im Anfang viel Schwierigkeiten. Aufgelegte Glasscheiben führten im direkten Sonnenlicht zu einer übermässigen und schädlichen Erwärmung der Kulturflüssigkeit und einem Kränkeln der Versuchspflanzen, andernseits kondensierte sich viel Wasserdampf aus der Kulturflüssigkeit an den Glasscheiben, ähnlich, wie es mit den Wattestopfen auf den Kolben in direktem Sonnenlicht geschah, wodurch die Luftzirkulation noch stärker herabgesetzt wurde. Nach den Misserfolgen mit Glasscheiben griff ich zu durchscheinendem dünnem Fettpapier, und sobald Cellophan erhältlich wurde, sofort zu ihm. Das Papier resp. das Cellophan wurde mit Fischleim auf die Glasschalen sorgfältig aufgeklebt; zwecks Regelung der natürlichen Gasdiffusion wurde vorher in allen „Deckeln“, die in einer Versuchsreihe notwendig waren, die gleiche Anzahl und die gleiche räumliche Verteilung von kleinen, 1 mm im Durchmesser haltenden Löchern, ausgeführt. Die Löcher wurden mittels einer gehärteten Stahlnadel an allen für die Versuchsreihe notwendigen Deckeln gleichzeitig gebohrt, wobei ihre Anzahl, für die einzelnen Versuche, die unten besprochen werden, mindestens 97 und höchstens 112 pro 104 cm² Schalenfläche betrug. Dadurch hoffe ich in den verschiedenen Versuchen gleichmässige Gaswechselverhältnisse geschaffen zu haben. Farbloses Cellophan ist für alle für die CO₂—Assimilation in Betracht kommenden Lichtstrahlen völlig durchlässig.

Was — d) — die Temperaturverhältnisse bei meinen Versuchen anbetrifft, so stellt sich diese Angelegenheit minder günstig vor. Ausser Ashby, der in dieser Beziehung sehr genau ist, hat sich keiner der zitierten Untersu-

cher damit bemüht. Ashby wandte in allgemeinen eine Temperatur von ca 23 bis 25° an, in seinen letzten Versuchen über die Wirkung von „Auximonen“, 25° mit einer Schwankung von 3°. Da ich mich möglichst in dieser Beziehung den natürlichen Verhältnissen nahe nähern wollte, so nahm ich Abstand davon, um zur konstanten Temperatur zu gelangen, die ja ausserdem kostspielige Einrichtungen verlangen würde, die für mich in den gegebenen Verhältnissen unerreichbar waren. Ich habe mich darum auf Notierungen der täglichen Minima — und Maximatemperaturen beschränkt, die bei den vorzuführenden Versuchen angegeben werden. Hier nur mag gesagt werden, dass bei den im Gewächshaus durchgeführten Versuchen die täglichen Temperaturschwankungen sehr beträchtlich waren, insbesondere bei Versuchen während des Spätfrühjahrs und des Sommers, während bei den Laboratoriumsversuchen die Temperaturschwankungen in allen Jahreszeiten, abgesehen von selteneren Einzelfällen, sich im Bereich von 5—6° bewegten, im frühen Herbst und Winter sogar weniger.

Was — e — die B e l i c h t u n g anbeht, hat nur Ashby darüber Angaben gemacht. Er führte seine Versuche in Lichtintensitäten von 350 bis 1400 „foot-candles“ aus, die „Auximon“-Versuche bei 550 resp. 660 „foot-candles“. Ich bediente mich natürlichen Lichtes, nur gelegentlich zur künstlichen Belichtung greifend, worüber bei den betreffenden Versuchen Angaben gemacht werden. In den Gewächshausversuchen waren darum die Lichtintensitäten naturgemäss sehr verschieden, in den Laboratoriumsversuchen dagegen viel konstanter. Was die letzteren anbeht, so überstieg die Lichtintensität, da die Kulturgefässe sich an grossen N-W-N-Fenstern befanden, im Spätfrühjahr und im Hochsommer selten, und nur vorübergehend in den Stunden zwischen 10 und 12 Uhr, 7000 Lux; an hellen Tagen betrug sie, im Mittel, 1500—3000 Lux, an trüben sank sie bis auf 250 herab, während des Tages. Falls ich mit künstlichem Lichte habe nachhelfen wollen, nur während den Nachtstunden, brachte ich es, mit Rücksicht auf die grosse Kulturgefässzahl in jeder Versuchsserie, mit Osramlampen nicht über 220 Lux. *L. minor* und *Spirodela* verhalten sich dem Licht gegenüber recht verschieden. *Spirodela* ist, im Vergleich zu *Lemna*, weit mehr Lichtpflanze. Während *Lemna* noch mit einigen Lux einige Wochenlang

passabel vegetieren kann, versagt *Spirodela* bei Tagesintensitäten von 150 bis 250 Lux völlig — und reagiert auf ungenügende Belichtung, unabhängig von der Jahreszeit, mit der Bildung von Wintersprossen.

Über f — den Luftzutritt, wurde eigentlich schon gesprochen; darum möchte ich hier nur nochmals betonen, dass für Kulturversuche in „natürlichen“ Bedingungen Glas-krystallisierschalen weit geeigneter sind als watteverschlossene Kolben beliebiger Gestalt, falls es sich nicht um Reinkulturen handelt, worüber ich aber hier nichts zu berichten habe. Von früheren Autoren berücksichtigte nur Ashby diese Frage, der in seiner geschlossenen Kulturkammer, naturgemäss, für Luftzirkulation hat sorgen müssen. Die mit Wattestopfen versehenen Kulturkolben waren — im Auximonversuch — auch bei ihm nicht gelüftet (nur die Kulturkammer). Ich habe in den ersten Jahren meiner Versuche mit *Lemna* mehrmals versucht, die Kulturkolben ständig oder intermittierend zu gasen. Die Ergebnisse aber — besonders mit CO_2 - reicherer Luft, die dann bis 8% CO_2 enthielt — waren derart, dass sich die grosse Mühe gar nicht verlohnte — so dass die unten zu besprechenden Versuche nie künstlich gelüftet waren. Die Versuchsmethodik war also derart, dass höchstwahrscheinlich in der Dunkelheit nie Sauerstoffmangel eingetreten war, obwohl bei starker Belichtung, besonders im Gewächshaus, wohl am Tage die Kohlensäure im Minimum öfters gewesen sein mag.

Was endlich, g — die Anwesenheit fremder Organismen in meinen Kulturen angeht — so habe ich in den hier berichteten Versuchen keineswegs Reinkulturen gehabt. Im Gegenteil! Die Mehrzahl meiner Versuche ist, besonders durch unerwünschte Algenvegetation, unbrauchbar geworden, im Winter gelegentlich, auch durch Pilzvegetation. In den Wurzeltaschen von *L. minor* kommen stets *Cyanophyceen* vor, deren Anwesenheit aber für *Lemna* nicht hemmend zu sein scheint und welche niemals sich stark entwickeln, besonders bei gut wachsenden Kulturen. Fatal dagegen sind sich einstellende *Chlorophyceen*, und darunter ganz besonders eine *Hormidium*art, höchstwahrscheinlich *H. nitens* Klebs. Es verklebte mir — besonders in den ersten Jahren — die Mehrzahl der Versuche. Ich habe sehr viel Mühe auf das Erhalten von Reinkulturen meiner Versuchspflanzen aufgewendet. Bakterienfreie Kulturen erzielte

ich niemals, wohl aber öfters algenfreie, die sich aber in diesem Zustande niemals lang erhielten, da Frischinfektionen, falls man nicht in mit Watte verschlossenen Kolben kultiviert, nicht zu umgehen sind. Abgesehen von Clark, ist keiner der zitierten Autoren auf diese Angelegenheit deutlich eingegangen, trotzdem sie von prinzipieller Bedeutung ist, umso mehr, als der Vater des Auximonproblems, Bottomley, gerade in Bakterien und auch Algen — wie aus gelegentlichen Bemerkungen zu folgern ist, die Auximonproduzenten erblickt. Ich habe mich darum bemüht, wenigstens indirect die Bakterienanwesenheit auf das Wachstum von *Lemna* zu schätzen. Hier sei nur noch bemerkt, dass alle meinen zeitweiligen „Reinkulturen“ von *Lemna*, nach verschiedensten Methoden—selbstverständlich auch den Clark'schen, erzielt—kranke oder dauernd kränkelnde Pflanzen ergeben haben — mit denen keine Versuche riskiert werden konnten und die sich — nach längerer Beobachtungszeit — überdies stets als nicht bakterien-frei entpuppten.

Zum Schluss wäre noch ein methodisches Problem zu besprechen, dass vorhin schon berührt worden ist, u. zw. handelt es sich um die Anfangszahl der in den Versuch eingeführten Pflanzen. Das Auximonproblem, wie es von Bottomley aufgestellt ist, erinnert in vielem an das immer noch nicht gelöste „Bios“-Problem Wildier's. Wie Saeger, Clark und auch Ashby zeigen, kann *Lemna* resp. *Spirodela* in rein mineralischen Nährlösungen kultiviert werden. Das gleiche betraf auch Hefen, wie A. Mayer schon längst bewiesen hatte. Das Biosproblem entstand aber daraus, dass Hefen sich in rein mineralischen Nährlösungen passabel entwickeln, wenn keine Rücksicht auf die Menge der eingepfropften Zellen genommen wird, oder vielmehr, wenn man mit verhältnismässig grossen Zellenmengen impft. Ein völlig anderes Bild ergibt sich, sobald man mit sehr geringen Mengen die mineralischen Nährlösungen plus Zucker, beschickt. Keiner der hier zitierten Untersucher hat diese Frage aufgeworfen, keiner hat sie geprüft. Von Anfang an habe ich aber an die Möglichkeit solcher „Bios“—(Wildier) resp. „Allelokatalyse“ — (Robertson) Verhältnisse auch bei dem Auximonproblem gedacht und habe dementsprechend die in die Versuche einzuführende Pflanzenanzahl besonders beachtet. Darum habe ich anfänglich stets nur einen Spross

in die Kulturgefässe eingeführt, später auch zwei oder mehr. Bottomley führt gewöhnlich je 20 Pflanzen in jede Kulturschale ein, seltener 10. Ebenso verfahren die übrigen die Auximonfrage untersuchenden Autoren mit Ausnahme von Ashby, der sogar stets 100 Sprosse (nicht Pflanzen) einführt.

Ich habe, um einen klareren Einblick in den Wachstumsverlauf der *Lemna*-Kulturen zu erhalten, eine einfache und darum schnellausführbare Umrechnungsart eingeführt, die in den Tabellen und den Kurven angewandt ist, die ich noch hier erläutern möchte: In den Tabellen gebe ich Zahlen unter Rubriken, die „Z-Q“ bezeichnet sind. Dieser „Zuwachsquotient“ („Z-Q“) wird so berechnet, dass die jeweilige Anzahl Sprosse, nach Abzug der in das Kulturgefäss eingeführten Sprosse, dividiert wird durch die Anzahl Tage die seit dem Kulturbeginn verflossen sind mal die Anfangszahl der Sprosse. Bei konstantem Wachstum müsste diese Zahl proportional zur Zeit steigen, einer logarithmischen Wachstumskurve also ähnlich verlaufen. Daneben gebrauche ich noch eine Berechnungsweise, die ich—gleichfalls ganz provisorisch—als „Wachstumsquote“ bezeichne. Diese berechne ich schnell auf die Weise, dass ich die jeweilig am Zähltag gefundene Sprossanzahl, nach Abzug der am vorausgegangenen Zähltag gefundenen Sprossanzahl, durch die an diesem Tage vorhandene Sprossanzahl mal Tage dividiere. Bei konstantem Wachstum = Vermehrungsgeschwindigkeit müsste diese Zahl während der ganzen Kulturdauer gleichfalls konstant bleiben. Diese beiden Berechnungsarten, deren Ungenauigkeit mir völlig bewusst ist, und die ich hier nur ganz provisorisch angebe, ermöglichen es mir, mich ganz schnell während der Versuchsdauer darüber zu orientieren, ob die Versuchspflanze ein konstantes oder gestörtes Wachstum aufweist.

Versuchsergebnisse.

Aus der grossen Anzahl von Versuchsergebnissen, die ich in 8 Arbeitsjahren erhalten habe, werde ich im folgenden nur wenige anführen, u. zw. diejenigen, die keine aufgedeckten Fehler enthalten und Licht auf das von Bottomley auf-

gestellte Problem oder auf die von den zitierten Auximonautoren erzielten Versuchsergebnisse zu werfen vermögen.

Bottomley, Saeger, Clark und Ashby stellten die Auximonwirkung von Dünger—resp, Erd—(Clark) und Pflanzenextracten (Clark, Mockeridge) fest. Olsen erklärt sie mit der *Fe*-assimilation. Bottomley wie auch Ashby führen die „Auximonwirkung“ auf den organischen Anteil der Extracte. Meine *Azotobacter*versuche lehrten mich, dass nicht allein der organische Teil von Bodenextracten wirksam ist, dass der mineralische Teil gleichfalls mitwirkt. Darum führte ich den nachfolgenden Versuch aus, der am 23. Juni 1930 begonnen und mit je einer *L. minor* mit 2 Sprossen angesetzt wurde. Als Erdextract gebrauchte ich einen, der sich für *Azotobacter* als sehr wirksam erwies; er wurde aus fruchtbarer Gartenerde mit aus Schott'schem Glas destilliertem Wasser (1:2) präpariert, enthielt 0,382% Trockensubstanz und darin 48,93% Asche. Sein pH betrug 7,42 (mit einer Chinhydronelektrode gemessen). Die Nährlösung enthielt im Liter 0,40 g NH_4NO_3 , 0,05 g $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)\cdot\text{aq}$, 0,03 g KCl, 0,03 g K_2SO_4 , 0,05 g $\text{CaSO}_4\cdot 2\text{aq}$, 0,059 g $\text{MgSO}_4\cdot 7\text{aq}$ und 0,03 g Na_2CO_3 (sine aq.), ohne irgendwelche Zusätze. Mit dieser Lösung wurden 7 Serien angesetzt, in Krystallisierschalen von 710 cm³ Inhalt, mit je 500 cm³ Lösung, mit schwarzem Papier beklebt, mit völlig transparentem, in allen Schalen gleichgelochtem Fettpapier verklebt und in dreifacher Wiederholung (im Ganzen also 21 Schalen) in einem N-W-N-Fenster aufgestellt. Die Temperatur schwankte zwischen 19 u. 26° C, die Lichtintensität erreichte 7000 Lux und betrug im Mittel während des Tageslichtes etwa 2500 Lux. Die I Serie erhielt kein *Fe*, die II: 1,0 mg *Fe* pro 1000 cm³ als $\text{FeSO}_4\cdot 7\text{aq}$, die III als Fe_2Cl_3 , die IV als *Ferrizitrat*, die V. 1 cm³ Erdextract = 3,82 mg Trockensubstanz, die VI. die gleiche Menge Erdextract + 1,0 mg *Fe* als Fe_2Cl_6 , die VII. 1,87 mg Erdextractasche, entsprechend 1 cm³ Erdextract. Das Anfangs-pH wurde auf 6,70 festgelegt. Es wurde während der Versuchsdauer zweimal, am 11. und 24. Juli korrigiert; an den in der Tabelle I angegebenen Daten wurden die *Lemnapflanzen* ausgezählt. Die Pflanzen begannen nach etwa 12 Tagen Erscheinungen von Chlorose in den Serien ohne Erdextract aufzuweisen, am 11 Juli war die Chlorose schon fortgeschrit-

tener, so dass am nächsten Zähltag die deutlich chlorotischen Pflanzen ausgezählt werden mussten; die Ergebnisse dieser Zählung sind gleichfalls in der Tabelle I angegeben. In den Parallelgefässen aller Serien — mit Ausnahme der Serie II (mit Ferrosulfat) — war die Entwicklung der *Lemna* recht gleichmässig, so dass der Mittelwert, der in der Tabelle angegeben ist, nur mit kleinen Schwankungen belastet ist, die am geringsten in der Serie mit *Fe-zitrat* waren ($\pm 1,5\%$), in den Bodenextractserien ca $\pm 5\%$ erreichten, am grössten mit *Ferrosulfat* (über 100% !) waren. In den Serien V und VI waren die Pflanzen auffallend gross und gesund, kleiner und blass waren sie in der *Fe*-freien Lösung, ganz bedeutend kleiner in den übrigen Serien. Bei der Liquidierung des Versuches am 6.VIII wurden je 20 Sprosse gemessen. In den Serien V u. VI betrug die mittlere Einzelsprossfläche $12,4 \text{ mm}^2$, in Serie I $11,6 \text{ mm}^2$, in den übrigen blieb sie unter 5 mm^2 ; am dicksten — und die nicht chlorotischen — am tiefgrünsten waren die Sprosse in Serie VII (mit Erdextractasche). Die Wurzelentwicklung war recht verschieden: überall, wo die *Lemna* freudig wuchs, waren die Wurzeln kurz, im Mittel nicht einmal 1 cm Länge erreichend. In den Lösungen ohne Erdextract dagegen waren sie sehr lang, gewunden, oft spiralig gedreht und die Wurzelspitzen fast stets geotropisch negativ gekrümmt, mit Ausnahme von Serie III (mit *Ferrizitrat*). Die längsten Wurzeln waren in Serie I (ohne *Fe*) und in VII (mit Erdextractasche). Die Endresultate dieses — nicht durch *Chlorophyceen* gestörten Versuches, gibt Tab. I wieder. Den vorhin erwähnten rohen „Zuwachsquotienten“ (Z-Q) stellt die Kurve in Fig. 182 dar.

Am Tage der Liquidation des Versuches wurde das pH in allen Gefässen bestimmt und betrug: Serie I: 5,30, II: 5,11, III: 6,08, IV: 4,65, V: 5,63, VI: 5,02 und VII: 4,33. Überall — mit Ausnahme der Lösung mit *Ferrizitrat*, trat eine starke Ansäuerung ein.

Was nun die Ergebnisse des obigen Versuches anbetrifft, so tritt vor allem die Wirkung des Bodenextractes ganz besonders scharf hervor. Es ist sehr wenig wahrscheinlich, dass die Bodenextractwirkung sich auf *Eisen* zurückführen liesse, wie es Olsen für *Spirodela* glaubt bewiesen zu haben, da der Zusatz von *Eisenchlorid* zur Extractserie von Anfang an das Wachstum von *Lemna* gegenüber der Extractserie ohne Eisen-

TABELLE I.

	3. VII		11. VII		19. VII			24. VII			6. VIII		Trocken- subst. mittel mg.	Einzel- Spross- gewicht γ
	Spross- anzahl mittel	Z-Q	Sp.-A	Z-Q	Sp.-A	Z-Q	$\frac{0}{0}$ Chlorot. Sprosse	Sp.-A	Z-Q	$\frac{0}{0}$ Chlorot. Sprosse	Sp.-A	Z-Q		
I ohne Fe	6,66	0,330	24,66	0,686	53,33	1,025	29	56	0,903	100	59,33	0,674	3,2	53,9
II Fe SO ₄ · 7aq	4,33	0,066	2,66	0,074	8,0	0,154	83	6,33	0,101	100	10,33	0,117	—	—
III Fe-citrat	4,66	0,233	16,66	0,463	32,66	0,629	90	33	0,561	100	35,3	0,401	—	—
IV Fe ₂ Cl ₆	3,33	0,165	10,66	0,296	18,0	0,346	67	19,66	0,318	100	22,33	0,253	—	—
V ^{3,82 mg¹⁾} Bodenextract	32,66	1,63	69,66	1,93	139,66	2,68	0,7	252	4,06	16,4	712	8,09	58,3	81,8
VI wie vor + Fe ₂ Cl ₆	39	1,95	98	2,72	200	3,84	0,3	321,66	5,19	31,6	941	10,69	80,6	85,6
VII ^{4,87 mg¹⁾} Boden- extractsche	25,66	1,28	53	1,47	90	1,73	18,1	141,33	2,28	57	190	2,09	14,7	77,3

1) pro 1000 cm³ Nährlösung.

Fig. 182.

zusatz deutlich begünstigte. Überdies lässt die Vermehrung der *Lemna* in dieser Serie gegen das Ende des Versuches nach: der „Z-Q“ ist in Serie V 8,09, in Serie VI 10,69, die tägliche „Wachstumsquote“ am letzten Zähltag in Serie V 0,140, in VI 0,149. Aus dem fortlaufenden Wert dieses Quotienten müsste man der Serie VI eine bessere Prognose inbezug auf ihr weiteres Wachstum stellen als der Serie V. Es ist sehr wahrscheinlich, dass der angewandte Bodenextract genügend *Eisen* enthielt, dass die Eisenmenge aber nicht optimal war und sich im Laufe des Versuches zu erschöpfen begonnen hatte. Eine sicherere Interpretation der Sachlage ist aber erschwert dadurch, dass in diesem Versuche aus mir unverständlichen Gründen Chlorose ganz besonders stark aufgetreten war. Sie machte sich derart bemerkbar, dass in den Bodenextractfreien Serien die Sprosse schon nach 12 Tagen blass wurden (in der Eisenfreien Serie I noch früher), dann plötzlich weisse Ränder mit tiefgrüner Sprossmitte aufwiesen, um dann völlig weiss zu werden. Dieser letztere Prozess verlief zwar nicht an allen Pflanzen in den Kulturgefässen zugleich, er ergriff sie aber schliesslich alle, nur zu verschiedener Zeit. Ich wäre sehr geneigt anzunehmen, dass diese ungewöhnlich starke Chlorose darauf zurückzuführen ist, dass ich in der Nährlösung für diesen Versuch absichtlich alle Zusätze, die ich in den meisten Fällen den Nährlösungen gab, absichtlich ausgelassen habe. Die Zusätze enthielten stets Mn, Zn, Cu, As, B, Al, Ti, Si, I und F; da aber meine Untersuchungen über die Wirkung dieser „Stimulatoren“ noch nicht einigermaßen zum Abschluss gekommen sind, so möchte ich mich lieber nicht näher auf diese Frage einlassen. Sicher scheint es jedenfalls zu sein, dass Eisenzitrat — in den hier gegebenen Verhältnissen — keinenfalls die Wirkung von Bodenextract hat ersetzen können, da der Bodenextract die 20-fache Ernte bewirkte im Vergleich zu Eisenzitrat. Dieses wirkte zwar besser als *Ferrichlorid* oder *Ferrosulfat*, aber am stärksten traten die Chloroseerscheinungen gerade bei ihm auf. Die Serie mit Eisenzitrat hatte zwar das höchste End-pH, aber dieses sollte — wie ich vielfach in anderen Versuchen habe feststellen können, noch nicht hemmend wirken sollen. Aber — dieses pH hätte die Löslichkeit des *Fe-ions* stark herabsetzen und dadurch die Eisenassimilation seitens *Lemna* hemmen können. Man müsste dann—gegen Olsen—annehmen, dass

Eisen doch in ionisierter Form und nicht in komplexer oder überhaupt molekularer Form aufgenommen wird oder werden kann. Jedoch — dieses Problem spielt in das Gebiet von Durchlässigkeitsfragen der Plasmamembran hinein, die ja bei verschiedenen Pflanzen recht verschieden sein mag; auch experimentierte ja Olsen mit *Spirodela* und nicht mit *Lemna*. Das nächste Ergebnis dieses Versuches, welches einige Bemerkungen verlangt, ist die Wirkung der Bodenextractasche. Bottomley wie Ashby, die dieses Problem behandeln, sind darin einig, dass der Boden — (resp. Dünger— oder Torf—) Extract nur durch seinen organischen Bestand wirkt. Ich habe, auf Grund meiner vielen *Azotobacter*—Versuche erwartet, dass die Extractasche besser wirken würde. Unzweifelhaft wirkt sie z. T. durch ihren assimilierbaren Eisengehalt, da in dieser Serie die Chlorose später aufgetreten ist als in der eisenfreien Serie. Unzweifelhaft waren aber die Pflanzen in dieser Serie schliesslich zum Absterben verdammt, da sowohl der „Z-Q“ als die tägliche Wachstumsquote vom 31. Tage ab eine schnell fallende Tendenz zeigen. Ob die Aschenwirkung allein auf der Eisenwirkung beruht, lässt sich nach diesem Versuch gar nicht entscheiden, obwohl — mit Rücksicht auf die Ergebnisse über die Aschenwirkung von Bottomley und Ashby — daran zu denken wäre, weil bei diesen Autoren die Extractasche in voller, also eisenhaltiger Lösung untersucht wurde. Diese Angelegenheit ist hier umso problematischer, da in diesem Versuch eine ungewöhnlich starke Chlorose auftrat aus nicht genügend aufdeckbaren Gründen. Meinen Erfahrungen an *Azotobacter* gemäss, hatte ich, wie erwähnt, eine weit bessere Wirkung der Extractasche erwartet — obwohl mir zur Genüge bekannt war (6, p. 230), dass nicht alle Bodenextractaschen gleich wirksam sind.

Noch ein Ergebnis des obigen Versuches ist hier zu besprechen, welches für mich ebenfalls recht unerklärlich ist, u. zw. die Entwicklung von *Lemna* in der eisenfreien Serie. Nach der Grösse der sich in dieser Serie entwickelnden *Lemnaspresse* zu urteilen, „fühlte“ sich *Lemna* in dieser Lösung recht gut. Die Sprossfläche nähert sich derjenigen in den Bodenextractserien (V und VI), die Sprosse sind nur blässer. Die „Z-Q“ sind anfänglich höher als in den Serien II, III u. IV, die mit Eisen versorgt sind. Ihre Eisen-

versorgung scheint zwar nicht ganz ausreichend zu sein, aber in der ersten Versuchszeit erträglich. Es scheint sogar, dass das Eisen — in den gegebenen Lösungen und Versuchsumständen — giftig ist, oder wenigstens, dass es die Sprossflächenentwicklung hemmt. Am meisten unterscheidet sich die *Lemna* hier von derjenigen in den Bodenextractserien (V und VI) durch ihre Wurzelentwicklung. Während die Pflanzen in den Serien V und VI kurze, 1 cm Länge nicht überschreitende, Wurzeln besitzen, sind sie hier, in der eisenfreien Lösung, bis 5 cm lang, gedreht und gekrümmt. Es ist doch wohl nicht der Stickstoff allein, der das Wurzelwachstum der Pflanzen hemmt, wie es zuerst I. Kosiński beobachtet hatte! Aber — woher schöpft die *Lemna* in dieser Lösung das Eisen? Nach Wolff enthält *L. trisulca* 9,4% Fe_2O_3 in ihrer Asche, die 25,5% der Trockensubstanz ausmacht. Bei *L. minor* fand ich etwas weniger, etwa 7,5%. Da nun *L. minor* in meinen Versuchen normalerweise 20% Asche enthielt, wovon $\pm 7,5\%$ Fe_2O_3 , so würden auf eine in jede Kulturschale eingebrachte 2-sprossige *Lemna* von ca 200 γ Trockensubstanz, etwa 3 γ Fe_2O_3 , also ca 2 γ Fe kommen. Da die Endanzahl der Sprosse in dieser Serie für jede Kulturschale im Mittel 59 betrug, das Gewicht der Einzelsprosse aber auf 54 γ heruntergegangen war (Endgewicht pro Schale 3,2 mg), so würde die benötigte Eisenmenge immerhin noch 48 γ , (als Fe noch ca 33 γ) betragen, während mit der eingebrachten Pflanze nur ca 3 γ eingeführt worden war. Sonach musste entweder die Nährlösung Eisen enthalten oder das Glas der Kulturschale gab es an die Lösung ab. Zur Aufklärung dieser Angelegenheit musste sonach ein neuer, noch sorgfältiger ausgeführter Versuch angesetzt werden. Überdies muss man, bei der verwendeten Nährlösung, noch an Giftwirkungen sowohl des Ferro- wie des Ferriions denken, die sich einem aufdrängen, wenn man den Wachstumsverlauf in den einzelnen Bodenextract-freien Serien vergleicht.

Von morphologischen Erscheinungen, die in diesem Versuch aufgetreten waren, habe ich die verschiedene Wurzelentwicklung schon gestreift. Ganz allgemein möchte ich nur feststellen, dass in beliebigen Nährlösungen mit genügend hohen Bodenextractgaben die Wurzeln der *Lemna* kurz bleiben, bis 1 cm lang, oder eher kürzer, während in Extract-

freien Lösungen—allerdings nicht in allen in gleicher Weise—die *Lemna* bedeutend längere Wurzeln entwickelt. Man könnte dies am einfachsten damit erklären, dass in Nährlösungen, welche günstig für die *Lemna*-Entwicklung sind, die Bildung neuer Sprosse so schnell vor sich geht, dass die jeweiligen Muttersprosse keine Zeit haben, in der Gesamtheit ihre Wurzeln zur normalen Länge zu bringen, oder, mit anderen Worten, das mittlere Alter einer sich in günstigen Nährlösungsverhältnissen befindlichen Population ist niedriger als das Alter einer langsam — oder gehemmt — wachsenden Population, was zur Folge die Vollentwicklung der Wurzellänge hätte. Ich glaube aber, besonders auf Grund des Auftretens von Krümmungen, Windungen und Drehungen, die an den langen Wurzeln auftreten, dass die Sachlage nicht so simpel ist. Jedoch verlangt diese Sachlage eingehenderer Untersuchungen. Resümierend möchte ich sagen, dass die Länge und der Verlauf der Wurzeln bei *L. minor* allein schon ein gutes und sicheres Kriterium für das Wohlbefinden dieser Pflanze in einer gegebenen Nährlösung liefern.

Neben den auffallenden Unterschieden in der Wurzelausbildung möchte ich hier noch die Beobachtungen von *Bottomley* und *Ashby* über die frappante Sprossflächenentwicklung bei *Lemna* in rein mineralischen und mit Bodenextract (oder anderen, von den Autoren untersuchten Extracten) versetzten Lösungen nachdrücklichst bestätigen. *Bottomley* legt — meiner Ansicht nach völlig zurecht — eine grosse Bedeutung dieser auffallenden Sprossflächenvergrösserung, durch organische Extracte hervorgerufen, bei. Er hat sie aber nicht zahlenmässig festgestellt, was aber *Ashby* nachholt. *Ashby* stellt im allgemeinen eine Sprossflächenvergrösserung, durch Pferdedungextract bewirkt, von etwa 30% fest. In besseren Nährlösungsverhältnissen, mit wirksameren Extracten und sonstigen Bedingungen, vor allem aber, wie wir scheint, mit längerer Kulturdauer, hätte er sicherlich weit grössere Unterschiede festgestellt. In meinen — verglichen mit *Ashby* — doch weit zahlreicheren Versuchen konstatierte ich öfters Sprossflächenunterschiede — für die Einzelsprosse — bis 300%, die durch Boden- oder andere Extracte hervorgerufen wurden. In den meisten — aber nicht in allen — rein mineralischen Nährlösungen sind die *L. minor*-Sprosse fast rund, kalottenartig gewölbt, glänzend. Bodenextracte verursachen mehr ovale Sprossfor-

men, die flacher und—verhältnismässig—dünner sind. Ihre Oberfläche ist weniger glatt, mehr gewellt, so dass sie matter, weniger glänzend, erscheinen. Mit der Flächenentwicklung steigt auch das Sprossgewicht, was ich hier, gegenüber Ashby, ganz besonder betonen möchte. Es ist mir völlig unbegreiflich, falls Ashby's Trockensubstanzbestimmungsmethode richtig war, wie er behaupten könne, dass das Einzelgewicht der „auximonbehandelten“ Sprosse gegenüber den unbehandelten nicht steigt; er stellt fest, dass die Sprossfläche um ca 30% steigt, die Sprossdicke um ca 20%, das Volumen um ca 60%. Und dabei bleibt das Gewicht des Einzelsprosses gleich! Es happerte also doch—trotz aller statistischen Methoden — mit der Trocknung, die bei 50° *in vacuo* während 1/2 Stunde ausgeführt wurde. Ich erkläre mir die Ashby'schen Resultate folgenderweise: Wir machen eine Substanz nicht völlig wasserfrei, ob wir bei 50, 80, 105 oder 360° trocknen. Je nach ihrer physikalischen Beschaffenheit, büsst eine Substanz bei einer beliebigen Temperatur mehr oder weniger Wasser ein, als es eine andere Substanz tut. Wenn die chemischen Analytiker 105° als Trocknungstemperatur angenommen haben, so geschah es darum, dass nach praktischer Erfahrung die meisten Substanzen bei dieser Temperatur einen hohen Grad von Wasserfreiheit erreichten, ohne dass schon Zersetzungserscheinungen im Objekt bemerkbar wurden. Für uns Biologen liegen die Verhältnisse allerdings schwieriger, da eine Zersetzung unserer Objekte schon bei niedrigen Temperaturen wahrscheinlich ist und wir ja, in den Organismen selbst, nie „reine“ Stoffe vor uns haben; das „Festhalten“ des Wassers bei irgendeiner Temperatur ist, bei unseren Objekten, nicht nur von deren chemischem Bestand und den physikalischen Eigenschaften, aber auch noch von der morphologischen Struktur abhängig. Gemäss meinen Erfahrungen mit der Trocknung von *Lemna* ist eine Temp. von 50° *in vacuo* während 1/2 Stunde durchaus unzureichend, Ich verfahre folgenderweise: Nach Absaugen unter um 1/5 Atm. vermindertem Druck bringe ich die Goochtiiegel in einen Trockenschrank von 105° für 15 Minuten, und hernach sofort in einen Trockenschrank von 80° auf weitere 20 Minuten, ev. diese Operation, bei grösseren *Lemna*-mengen, wiederholend. Unterschiede beim Trocken an der Luft und *in vacuo* bei 80° bemerkte ich nicht. Ashby's

seltsame Befunde erkläre ich mir so: „auximonbehandelte“ *Lemna* bildet grössere aber verhältnissmässig dünnere Sprosse aus, besitzt daneben grössere und weniger kompakt liegende Zellen, so dass sie leichter Wasser abgibt als die kompakter gebaute „unbehandelte“; darum kommt bei ihr in gleicher Temperatur und Zeit zu einem stärkeren Wasserverlust als bei der unbehandelten. Hierzu kommt aber noch ein anderer Umstand: Ashby (wie auch ich) zählt „Sprosse“ aus. „Auximonbehandelte“ *Lemna* bildet schneller neue Sprosse aus als unbehandelte. Darum ist die Zahl junger, nicht ausgewachsener Sprosse in einer auximonbehandelten Kultur grösser als in einer unbehandelten. Mag ja auch der Wassergehalt junger, relativ plasmareicherer Sprosse sogar niedriger sein als derjenige ausgewachsener, so würde doch dieser Unterschied nicht den Wassergehalt der in ihrer Gesamtheit jüngeren resp. nicht voll ausgewachsenen auximonbehandelten Population kompensieren. Im Lichte der geschilderten Verhältnisse wird aber der befremdende Befund Ashby's verständlich.

Der nächste Versuch wurde noch sorgfältiger ausgeführt mit einigen Modifikationen, u. zw.: die Nährlösung wurde aus frischen, d. h. noch nicht (in den Gläsern), geöffneten Chemikalien bereitet, und ausserdem erhielt die ganze mineralische Nährlösung (also für alle Serien), von der im vorhin referierten Versuch angegebenen Zusammensetzung, einen Zusatz von nachstehenden mineralischen „Stimulatoren“ in Mengen von je unter 1 mg pro Liter, u. zw.: Al, Ti, Mn, Cu, Zn, As, B, J, F und Si. Als Fe-quelle verwendete ich hier nur Eisenchlorid und Citrat zu je 1 mg Fe pro Liter. Da ich durch einen Unfall den vorher angewandten Bodenextract verloren habe, so wandte ich hier einen anderen an, der auf gleiche Weise wie der im vorigen Versuch erwähnte aus Gartenerde präpariert und am *Azotobacter* geprüft worden war. Er wirkte auf *Azotobacter* sowohl in seiner Gesamtheit als auch durch seine Asche allerdings schwächer als der vorige, so dass ich seine Dose verdoppelte, also 2 cm³ pro Liter gab. Der wässrige Extract enthielt 0,323% Trockensubstanz, darin 34,71% Asche, so dass auf den Liter Nährlösung etwa 6,46 mg Trockensubstanz resp. 2,25 mg entsprechender Asche kamen. Überdies führte ich den Versuch, zwecks Prüfung der von Olsen vorgebrachten Erklärung der „Auximonwirkung“ als Eisenwirkung in höheren pH-Bereichen, in 2 Pa-

rallelreihen aus, deren eine auf ein pH von 6,30, die andere (a) auf pH 7,25 eingestellt wurde. Die Vegetationsbedingungen haben sich für diesen Versuch insofern verschlechtert, dass die natürliche Belichtung schwächer und kürzer war. Während der Versuchsdauer gab es längere trübe Perioden, während welchen die mittlere Tagesbelichtung am Standort kaum 1000 Lux betrug. Die Temperatur war aber—wie 2-malige tägliche Minima—und Maximaablesungen zeigten, unbedeutend niedriger in den ersten Versuchswochen, später allerdings um ca 5—6° niedriger. Dies alles hatte zur Folge, dass der Versuch hat länger ausgedehnt werden müssen um die gleiche Vermehrung der *Lemna* zu erreichen wie im vorigen Versuch. Algenvegetation war nirgends störend, in einigen Schalen gar nicht vorhanden. Die Aufstellung und sonstiges war genau wie im vorhergehenden Versuch.

Die folgende Tabelle (II) und die auf gleiche Weise wie Fig. 182 ausgeführte Kurve (Fig. 183) gibt die Resultate nur

TABELLE II.

	21.VIII		25.VIII		30.VIII		11.IX		15.X	
	Sp.-anzahl	Z-Q	Sp.-A	Z-Q	Sp.-A	Z-Q	Sp.-A	Z-Q	Sp.-A	Z-Q
I ohne Fe	1	0,04	2,0	0,062	4,0	0,095	6,66	0,10	9	0,067
II Fe ₂ Cl ₆	2,66	0,11	6,66	0,206	8,0	0,190	12,66	0,192	63,33	0,472
III Fe-citrat	2,66	0,11	5,0	0,157	8,0	0,190	15,66	0,238	69,0	0,515
IV Bodenextract 6,46 mg ¹⁾	5,66	0,236	7,66	0,24	11,0	0,262	17,66	0,267	52,66	0,393
V wie IV + Fe ₂ Cl ₆	6,0	0,25	12,66	0,395	17,0	0,405	45,66	0,692	1015,66	7,58
VI wie IV + Fe-citrat	8,0	0,333	18,0	0,562	35,0	0,833	79,66	1,20	1072	8,00
VII Boden- extractasche 2,25 mg ¹⁾	1,66	0,06	4,0	0,125	5,0	0,12	10,66	0,161	24,66	0,184
VIII wie VII + Fe ₂ Cl ₆	3,0	0,125	5,0	0,157	8,0	0,190	12,66	0,192	71,0	0,530

¹⁾ pro 1000 m³ Nährlösung.

Fig. 183.

der I Parallelreihe wieder, die auf ein pH von 6,30 eingestellt worden war. Das pH der zweiten Parallelreihe (a) erwies sich als zu hoch und hemmte die Entwicklung der *Lemna* durch lange Zeit. Erst, als die *Lemna* selbst das pH auf ca 6,80 herabgesetzt hatte, begann ein freudigeres Wachstum. Ich sehe deshalb davon ab, in der Tabelle auch zahlenmässige Ergebnisse dieser II. Reihe zu bringen — ich werde sie nur kurz im Anschluss an die I. Reihe besprechen.

Am 15.X wurde der Versuch abgebrochen, also nach einer Dauer von 67 Tagen.

Das End-pH der einzelnen Gruppen dieses Versuches betrug:

I. Serie (ohne Fe)	II. (Fecitrat)	III. (FeCl ₃)	IV. (6,46 Bd-extr.)	V. (wie IV+FeCl ₃)
I. Reihe: 5.00	4.87	4.63	5.61	5.40
II. „ a: 5.80	6.63	6.69	6.58	6.50
VI. (wie IV + Fecitr.)	VII. (2,25 mg Extr-Asche)	VIII. (wie VII + FeCl ₃)		
I. Reihe: 5.81	5.58	5.64		
II. „ a: 6.77	6.66	6.50		

Chlorose trat hier — allgemein — nur schwach auf; völlig chlorotische, also weisse Sprosse, waren vorhanden in 0/0 0/0:

I. Serie (ohne Fe)	II. (Fecitrat)	III. (FeCl ₃)	IV. (6,46 Bd-extr.)	V. (wie IV+FeCl ₃)
I. Reihe: 27	9	3,5	13,7	3,0
II. „ a: 33	13	17,0	16,5	12,0
VI. (wie IV + Fecitr.)	VII. (2,25 mg Extr-Asche)	VIII. (wie VII + FeCl ₃)		
I. Reihe: 0,7	18	6,2		
II. „ a: 16,0	22	14,3		

Chlorose trat also überall in der II. Reihe (a) stärker auf als in der I. Reihe, blieb aber überhaupt gering. Im in der I. Tabelle dargestellten Versuch wurden alle *Lemna*-Pflanzen in allen Serien mit Ausnahme derjenigen, die Bodenextract resp. Asche erhielten, bis zum 31. Versuchstage völlig chlorotisch; hier dagegen, trotzdem das End-pH in der I Reihe nicht niedriger, in der II (a) Reihe ziemlich bedeutend höher war als im vorigen Versuch, war der Prozentsatz chlorotischer Pflanzen im Ganzen gering, sogar — obwohl am höchsten — in den *Fe*-freien Lösungen. Es drängen sich mir dafür zwei Erklärungsmöglichkeiten auf, u. zw.: entweder war die allgemeine Chlorose im I Versuch indirekt durch bessere Belichtung, oder, durch den Mangel der im II. Versuch in der Nährlösung anwesenden „Stimulatoren“ hervorgerufen. Im ersten Fall wäre vielleicht die Sachlage derart: günstige Lichtverhältnisse ermöglichten der *Lemna* ein schnelles Wachstum resp. „Sprossung“; die hierfür notwendige Eisenmenge war ihr aber nicht zugänglich, so dass eine allgemeine, völlige und recht rasch eintretende Chlorose resultierte. Die zweite Erklärungsmöglichkeit liesse sich etwa folgenderweise formulieren. Einer oder einige der als „Stimulatoren“

zur Nährlösung im II Versuch zugesetzten Stoffe ermöglicht oder erleichtert die Eisenaufnahme oder Eisenassimilation, oder wirkt bei ihr mit, direkt oder indirekt. Im I Versuch waren die „Stimulatoren“ nicht der Nährlösung zugesetzt, und darum erfolgte solch eine starke rasch fortschreitende Chlorose. Naturgemäss kann diese Frage nur ein entsprechend ausgeführter Versuch entscheiden, und es ist mir sehr peinlich, dass ich auch jetzt noch, vier Jahre nach diesem Ergebnis, die Frage nicht zu beantworten vermag. Ich wurde von einem ganz besonderen Pech verfolgt und es ist mir bis jetzt keiner der dahinzielenden Versuche gelungen. Stets mussten die dafür angesetzten Versuche wegen starker *Chlorophyceen* — Entwicklung, präziser gesagt, wegen reicher Entwicklung des mir gründlich verhassten *Hormidiums*, abgebrochen werden.

Das für mich erstaunlichste Ergebnis des obigen Versuches war aber die relat. Unwirksamkeit des hier angewandten Erdextractes (Serie IV). Während in dem vorigen Versuch (vergl. Tab. I, Serie V u. VI) *Lemna* auf Bodenextract sich nur etwa 20 — 30% schwächer entwickelt hatte als auf Bodenextract mit *Eisen-chlorid*, erreichte sie hier nicht einmal den Wachstumsgrad der Serien mit *Eisenchlorid* resp. *Eisen-zitrat* in rein mineralischer Lösung; überdies wäre, falls der Versuch weiter geführt worden wäre, ihre Entwicklung, die ja schon vom 16. Versuchstage ab deutlich gehemmt war, wohl bald zum völligen Stillstand gekommen sein, während gleichzeitig die beiden Serien (II u. III) eine zwar langsam, aber deutlich steigende Wachstumstendenz zeigten.

Die Interpretation dieses Sachverhaltes ist schwierig, er selbst musste vorallem gesichert werden. Darum wiederholte ich diesen Versuch, aber nur in den Serien IV bis VIII, da der Versuch andere Ergebnisse auch inbezug auf die Bodenextractasche ergeben hat als der erstbeschriebene. Die natürlichen Lichtverhältnisse waren für diese Wiederholung schon viel ungünstiger, so dass in der zweiten Hälfte der Versuchsdauer (die 34 Tage betrug) während der Nacht mit künstlichem Licht einer $\frac{1}{2}$ Watt—Phillips—Lampe nachgeholfen werden müssen. In allen 4 Versuchsserien war das Wachstum verlangsamt, aber das Endergebnis bestätigte das oben in Tab. II aufgeführte, so dass ich wohl auf die Wiedergabe der Zahlen verzichten darf.

Nun hätte man zu weiteren Experimenten mit diesem Erdextract greifen sollen, wenn er nicht fast völlig verbraucht worden wäre. Ich verwendete — in der Regel — Bodenextracte, die in unseren *Azotobacter*studien schon verwendet waren. Die Gleichzeitigkeit der Versuche mit *Azotobacter* und mit *Lemna* könnte nur nicht eingehalten werden wegen methodischer Schwierigkeiten mit der *Lemna*kultur. Dieser Extract hier, in J. 1927 präpariert, war damals schon für *Azotobacter* gebraucht und es blieb nur ein kleiner, steril aufbewahrter Rest, für *Lemna* übrig. Dieser Umstand machte es unmöglich, diesen Extract weiter zu studieren. Naturgemäß griff ich zur Präparation anderer Extracte, aber alle diese ergaben Wirkungen, die weit weniger von denjenigen des im I. Versuch verwendeten Extractes abwichen als von diesem hier. Nachstehend bin ich also gezwungen, die Interpretation der Ergebnisse des II Versuches mehr auf Vermutungen als auf direktes Versuchsmaterial zu stützen:

Der Klarheit halber wollen wir erst die Eisenwirkung allein und nachher erst die Auximonwirkung besprechen:

Im I Versuch erwies sich *Ferrosulfat* als ungeeignet, *Fe-Chlorid* wie *Citrat* besser, wobei das *Ferricitrat* um etwa 60% dem *Chlorid* überlegen war. Jedoch endete alles mit völliger Chlorose, welche Angelegenheit schon vorher besprochen worden ist. Der einzige Schluss, den wir hieraus ziehen können, ist der, dass für unsere Nährlösung unter den gegebenen Bedingungen — insbesondere bei dem hier existierenden pH — im allgemeinen *Ferricitrat* den Vorzug vor dem *Chlorid* verdient. Dieser Befund steht im Einklang mit Gile und Carrero für Reis in Wasserkultur, mit Olsen für *Spirodela* und mit Wann und Hopkins für *Chlorella*. Der II Versuch bestätigt die Ergebnisse des vorigen, wenn hier auch der Unterschied der beiden Salze weniger ausgesprochen ist. Die frappante Überlegenheit des *Citrats* bei Olsen könnte man sich allenfalls mit dem bedeutend höheren pH bei ihm erklären, welches 7,5 betrug und diesen Wert noch überschritt. Ich habe etwas ähnliches für die II Reihe des hier besprochenen Versuches erwartet, die ja ein Anfangs-pH von 7,25 erhielt. In dieser Reihe wirkte das *Citrat* tatsächlich auch besser als in der I Reihe mit ihrem Anfangs-pH von 6,30, jedoch war das pH von 7,25 überhaupt

für *Lemna* zu hoch und darum das Ergebnis nicht völlig maassgebend.

Nun wirken Bottomley's „bakterisierte“ Torfextracte nach Olsen einzig und allein durch ihren Eisengehalt, welches in einer für die Pflanzen assimilierbaren Form darin enthalten ist. Der durch ihn präparierte Extract enthielt 10 mg *Fe* im Liter Extract. Dieses Extracteisen kann, nach diesem Autor, völlig durch *Fe-Citrat* resp. *Tartarat* ersetzt werden, überhaupt durch Salze, die in Lösung das Eisen in komplexer und nicht in ionisierter Form enthalten. Wäre dem so, so würde sich ev. das Ergebnis mit meinem Erdextract im I. Versuch erklären lassen. Man müsste annehmen, dass die über 30-fach höhere „Ernte“ in der Serie V des I. Versuches, gegenüber der Fe_2Cl_6 -Serie, dem im Bodenextract enthaltenen Eisen zu verdanken ist, dass aber die Eisenmenge noch nicht—in den gegebenen Bedingungen — optimal gewesen ist, da die VI Serie, welche die gleiche Extractmenge erhielt plus das Eisenchlorid, doch noch eine Erntesteigerung von 30% aufwies. Da aber die Erntesteigerung in den Serien mit Bodenextract gegenüber der Serie mit *Ferricitrat* allein etwa 20-fach war, so müsste Olsen's These, dass das *Citrat* den Torf-resp. Bodenextract ersetzen kann, fallen! Jedoch liegt die Sache, auf Grund des II. Versuchs, nicht so einfach. Hier (Serie IV) wirkt der Bodenextract annähernd so, als das *Chlorid* resp. *Citrat*; am 33. Kulturtage um etwa 30% besser als das *Chlorid*, um etwa 12% besser als das *Citrat*, während er erst am letzten Zähltag, nach 67-tägiger Kultur, den beiden unterlegen ist. Die gleichen *Fe*-mengen aber, als *Chlorid* (in Serie V) und als *Citrat* (in Serie VI) zugleich mit Bodenextract gegeben, bewirken wiederum, wie im I Versuch, eine etwa 15-fache Erntesteigerung. Nun könnte man noch—mit Recht—einwenden, dass ja das verschiedene Verhalten der beiden Bodenextracte gerade durch ihren verschiedenen *Fe*-gehalt bedingt war. Da ich leider *Fe*-bestimmungen an den Extracten nicht ausgeführt habe, so kann ich auf diesen Einwand keine direkte Antwort erteilen. Da ich es aber später wohl an anderen Bodenextracten nachgeholt habe, so mag ich hier vorweg schon sagen, dass, für gewöhnlich, saure Extracte recht wenig, ungefähr neutrale mehr, und alkalische noch mehr Eisen enthalten,

dass ich dabei aber keine Proportionalität zwischen *Fe*-gehalt und *Lemna*-Wachstum habe feststellen können. Dies mag aber trotzdem nicht viel besagen, da ich ja keine Reinkulturen besass. Mit Reinkulturen von *Chlorella* aber operierten Hopkins und Wann, die von der plausiblen Annahme ausgingen, dass das Eisen gleichfalls einer der das Wachstum begrenzenden Faktoren ist. Sie stellten fest, dass in der gebrauchten Kulturflüssigkeit in ihrem ersten Versuch (p. 416—7) eine annähernde Proportionalität zwischen *Chlorella*-Wachstum und gebotener Eisenmenge (als *Fe-citrat*) bestand, falls die *Fe*-gaben zwischen 7,5 und 1000 γ lagen; höhere Gaben waren unwirksam; im 2. Versuch (p. 418—9), bei ein wenig geänderter Lösung, lag die Grenze der wirksamen Gaben höher, zwischen 0,075 und etwa 2,5 mg *Fe*. Ihre Schlussfolgerung aber ist die, dass nicht das in komplexer Form in Lösung vorhandene *Fe* wirksam ist, aber nur das ionisierte. Wenn wir diesen Sachverhalt auf Olsen's und meine Ergebnisse ausdehnen, so liesse sich immer noch die Extractwirkung als Eisen-wirkung erklären, wobei anzunehmen wäre, dass gerade in Torf-resp. Bodenextracten die Menge ionisierten Eisens recht hoch sei. Dann müsste aber der Zusatz von *Fe-Citrat*, welches minimal ionisiert ist, unwirksam sein oder sogar die Ionisation des Eisens im Erdextract eher herabsetzen; unterdessen sehen wir in beiden der hier besprochenen Versuche, dass der Eisenzusatz zum Bodenextract positiv wirkte; im II. Versuche hat das Eisen erst überhaupt die Bodenextractserie in ihrem Ergebnis weit über die Bodenextractfreien Serien gehoben.

Wodurch wirkte aber dann das — praktisch — nicht-ionisierte *Ferricitrat* bei Olsen, das der Wirkung des Torfextractes gleichkam? Leider hat Olsen keine Versuche angestellt mit seinem Torfextract allein, ohne Eisenzusatz; darum können auch derartige sich aufdrängende Fragen nicht an Hand seiner Ergebnisse geprüft werden. Wir müssen uns deshalb allein auf die beiden hier referierten Versuche halten. Im I. Versuch, mit dem wirksamen Extract auch ohne Eisenzusatz, sehen wir von Beginn an eine ca 20 bis 30% betragende Förderung des Wachstums durch den Eisenchloridzusatz zum Bodenextract, eine Förderung, die bis zum Abbruch des Versuches anhält. Wäre diese sofortige Förderung durch die Vermehrung des ionisierten Eisens in die-

ser Serie hervorgerufen worden, so wäre zu erwarten, dass im weiteren Versuchsverlauf sich diese unzureichende *Fe*-menge bald erschöpfen würde und dass die *Lemna*-entwicklung zum Stillstand kommt. Es geschieht aber nichts derartiges! Der Wachstumsverlauf bleibt fast konstant, am letzten Versuchstage ist er fast genau so hoch wie im Beginn des Versuches, und die Anzahl der chlorotischen Pflanzen ist fast um die Hälfte kleiner als in der Kontrollserie mit Eisenzusatz. Darum war hier die Eisenmenge im Bodenextract von Beginn an vielleicht nicht ganz optimal, aber sie war jedenfalls ausreichend für ein fast konstant während 44 Tagen verlaufendes Wachstum. Der Eisenzusatz zur Kontrollserie (VI) hat sonach vielleicht die assimilierbare Eisenmenge vermehrt, aber er hat auch indirekt wirken können, durch ev. „Entgiftung“ des Bodenextractes oder durch irgend eine andere, einstweilen undefinierbare Veränderung des Bodenextractes. An eine „Entgiftung“ lässt der Betrag des „täglichen Wachstumsquotienten“ denken. Dieser ist bis zum 18. Versuchstage um etwa 25% höher als im Bodenextract ohne Eisenzusatz, während sich die Quotienten später — in beiden Serien — fast völlig ausglich. Ganz ähnlich würden sich die Ergebnisse des II. Versuches interpretieren lassen, obwohl hier der Extract ganz deutlich ungenügende Eisenmengen besass. Er wirkte hier (IV. Serie) bis zum 33. Versuchstage besser wie die Kontrollserien II mit *FeCl₃* und III mit *Fe-citrat*, im späteren Verlauf des Versuches aber, nach Verbrauch seiner geringen Eisenmenge, fiel er deutlich gegen diese zwei Kontrollserien ab. In den Serien V und VI, die neben Bodenextract auch noch Eisen als *Chlorid* resp. *Citrat* erhielten, verlief das weitere Wachstum, nicht durch Eisenmangel gehemmt, konstant, oder vielmehr — bis zum Versuchsabbruch — beschleunigt! Die logische Analyse der Eisenwirkung von beiden — chemisch offenbar verschiedenen — Erdextracten in den beiden verglichenen Versuchen hat, wie ich hoffe, erwiesen, dass die Extractwirkung sich nicht auf *einen* der chemischen Bestandteile der Extracte zurückführen lässt. Unzweifelhaft ist *einer* der wirksamen Extractbestandteile das Eisen, wie aus der Gegenüberstellung der Ergebnisse des I und des II. Versuches hervorgeht. Daneben aber wirken noch andere Bestandteile der Erdextracte.

Bevor wir aber an die Besprechung der „Auximon“-Wirkung herantreten, mag mir vorerst ein Absprung zur Aschenwirkung gestattet werden. Die Sachlage hierbei scheint mir —einstweilen—einfacher zu liegen. Bottomley und Ashby haben keine Aschenwirkung feststellen können. In den hier vorgeführten Versuchen ist es aber anders. Im I. Versuch lässt sich ganz unzweifelhaft eine günstige Aschenwirkung konstatieren; im II. Versuch, wo die Wirkung von Extractasche (Serie VII) mit derjenigen von Asche plus Eisenzusatz (Serie VIII) verglichen wurde, war die Asche allein fast wirkungslos, mit Eisenzusatz erreichte resp. überschritt sie sogar um ein wenig die Kontrollserie mit Eisenchlorid ohne Asche (Serie II). Falls man die eisenfreie Aschenserie (VII) gegen die Fe-freie Lösung ohne Asche (Serie I) vergleicht, so war die Asche immerhin auch im II. Versuch wirksam, wenn auch schwach. Die Wirkung, auf dem letzteren Vergleich basierend, können wir ruhig auf ihren —offenbar geringen —Eisengehalt zurückführen, wie aus ihrem Vergleich mit den Serien II und III resultiert, sowie auch aus der geringen Anzahl chlorotischer *Lemnae*. Während also im I. Versuch trotz ihres supponierten höheren Eisengehaltes die dortige Aschenserie (VII) 57% chlorotische Pflanzen ergab, war deren Prozentsatz hier nur 18. Also auch in der Bodenextractasche kommt nicht der Eisengehalt allein zur Wirkung. Ausserdem, und dies scheint mir die wichtigste Folgerung in Sachen der Extractaschenwirkung aus den zwei hier besprochenen Versuchen zu sein, die Asche wirkt, ähnlich wie der nicht eingeäscherte Bodenextract, nicht durch ihren Eisengehalt allein, sondern auch noch durch andere Stoffe. Über die Natur dieser Stoffe lässt sich —abgesehen davon, dass sie offenbar anorganischer Natur sind—wenig aussagen. Wenn wir uns aber vergegenwärtigen, dass der einzige „bewusste“ Unterschied zwischen der für den I. Versuch gebrauchten Nährlösung und derjenigen im II. Versuch darin bestand, dass die erstere keinen der mineralischen Zusätze erhielt, die im II Versuch zur Nährlösung zugegeben waren, so müssen wir folgerichtig die Aschenwirkung auf ihren Gehalt an einem oder mehreren der im II. Versuch zugesetzten Elemente zurückführen. Neben dieser allgemeinen Feststellung lässt sich, natürlich, einstweilen noch nichts weder über die Natur wie auch die

Dosierung dieses oder dieser in der Asche mitwirkenden mineralischen Elemente aussagen.

Die obige Auseinandersetzung über die Aschenwirkung erleichtert uns nun die Orientierung über die Extractwirkung. Würde diese allein auf der Eisenwirkung beruhen, so müsste—wie es Olsen will—das *Ferricitrat* ohne Extract genau so wirken, wie Extract ohne *Ferricitrat*. Dem ist aber durchaus nicht so, wie der Vergleich von Gruppe II mit VI im II. Versuch beweist. Vorher wurden ausführlich die Gründe dafür auseinandergesetzt, warum die Extractwirkung nicht auf den Gehalt an assimilierbarem ionisierten Eisen allein hat zurückgeführt werden können. Die Aschenreihen beweisen, dass die Extracte, in schwächerem oder stärkerem Grade, auch noch durch ihren Gehalt an *Al* oder *Mn*, *Zn*, *Cu*, *Ti*, *As*, *B*, *J*, *F* oder *Si* wirken, welche Stoffe im I. Versuch nicht zugesetzt waren—wo die Extractwirkung aber sehr stark zum Ausdruck kam, während sie im II. Versuch anwesend waren, wo sowohl die Extract- als auch die Aschenwirkung, neben der Eisengabe, weniger hervortrat. Die Bodenextractwirkung ist sonach auf die Anwesenheit von Eisen, von unbestimmten mineralischen „Stimulatoren“ und auf organische Bestandteile unbekannter Natur zurück zu führen. Es sind nicht die organischen Bestandteile allein, wie es Bottomley und Ashby glauben, es ist nicht das aufnehmbare Eisen allein, wie es Olsen annimmt, es sind nicht mineralische Stimulatoren allein, die den Bottomley-schen Auximoneffekt ergeben, aber eine nicht analysierte Vielfachkeit der Stoffe. Je nach der Herkunft und chemischem Bestand des Bodens, je nach seiner Präparierung, dürfen wir quantitativ verschiedene Wirkungseffekte erwarten. In manchen Fällen, bei manchen Pflanzen, mag einmal die Eisenwirkung in dem untersuchten Extract dominieren, im anderen Fall die Anwesenheit anorganischer Stimulatoren ausschlaggebend sein, in wiederum anderen Fällen dagegen mögen vorwiegend—oder sogar allein—je nach der Art der Versuchsnährlösung, organische Stoffe oder einer darunter wirken. Ich glaube nicht, dass die Auximonfrage sich durch einige simple biochemische Versuche aufklären lässt, wie es, nach der einschlägigen Literatur zu urteilen, erhofft wird.

Jedoch war die auf Grund der Ergebnisse der referierten zwei Versuche vorhin vorgebrachte These experimentell zu prüfen; die Ergebnisse, zu welchen die obigen Versuche führten, entsprechen in vielen Beziehungen den Resultaten, die ich bei meinen Studien über die Wirkung von Bodenextracten verschiedener Herkunft und Präparierung auf die N_2 -bindung durch *Azotobacter* in den Jahren 1927-29 (6, p. 226-33) erhielt. Ich setzte darum schon damals Parallelversuche mit *Lemna* an, die aber leider *alle* misslungen sind, stets oder meist durch störende *Hormidium*-Entwicklung.

Wirkung von Bodenextracten verschiedener Herkunft.

Nach etwa 20 misslungenen, in verschiedenen Varianten mit verschiedenen Bodenextracten angesetzten Versuchen, ist mir endlich ein Versuch gelungen, u. zw. erst in diesem Frühjahr, der unten in Tabelle III dargestellt ist. Doch auch dieser Versuch musste, wegen einsetzender *Hormidium* — Entwicklung, leider vorzeitig, nach 15 Tagen, (ein Teil schon nach 11 Tagen) abgebrochen werden, da sich schon in vielen Kulturschalen *Hormidium*flocken an der Oberfläche der Nährlösung zeigten.

Die Versuchsanordnung war die gleiche wie die in den beiden vorher referierten Versuchen angegebene mit dem Unterschied, dass die Schalen mit völlig farblosem Cellophan, mit dem Weiss eines Hühnereis aufgeklebt, bedeckt wurden. Jeder „Deckel“ wurde mit gleichmässig verteilten 110 Löchern versehen. Es wurden 2 Reihen, jede zu 6 Serien, angesetzt; die I Reihe erhielt die im II Versuch verwendete Nährlösung, dazu den dort gegebenen „Stimulatoren“-zusatz, wozu noch *Mo*, *V* und *Bi* kam, nebst 13,1 mg *Ferricitrat* per Liter. Die II Reihe erhielt von allem die halbe Konzentration. Beiden Reihen wurde die gleiche Menge von fünf auf gleiche Weise aus fünf verschiedenen Böden hergestellten Extracten zugesetzt: Je 200 g lufttrockenen Bodens wurden mit 400 g doppelt aus Pyrexglas destilliertem Wasser versetzt und in einem kochenden Dampfkochapparat 1 Stunde lang belassen und klar filtriert. Bodenextract *a*, sandiger Roggenboden, besass ein pH von 5,54 und 0,119% Trockensubstanz, darin 40,34% Asche. Bodenextract *b*, sandiger humoser Kiefernwaldboden, hatte ein pH von 5,18 und 0,18%

Trockensubstanz, worin 44,44% Asche. Bodenextract *c*, sandige Weide, hatte 5,82 pH und 0,172% Trockensubstanz, darin 54,07% Asche. Bodenextract *d*, fruchtbarer lehmig-sandiger, humoser Ackerboden, wies ein pH von 6,94 auf und enthielt 0,907% Trockensubstanz mit 36,38% Asche, während Bodenextract *e*, guter alter Gartenkompost, ein pH von 6,96 aufwies und 2,07% Trockensubstanz mit 20,3% Asche enthielt.

Die Dosierung der Bodenextracte wurde so bemessen, dass in alle Serien jeder der beiden Versuchsreihen die gleiche Trockensubstanzmenge der fünf verschiedenen Bodenextracte kam, und zwar je 5 mg per L. Also, die zugesetzte Extractmenge war verschieden, die Trockensubstanzmenge gleich. Da der Versuch am 22.III.1934 bei sehr günstigen Lichtverhältnissen begann, so wurden in jede der 4 Parallelkulturschalen je 2 zweisprossige *Lemna*—Pflanzen eingeführt, um eine möglichst schnelle und gleichmässige Entwicklung der *Lemna* zu erreichen. Die Versuchsschalen wurden in einem gut belichteten Warmhaus aufgestellt, welches allerdings, zu dieser Jahreszeit, und besonders an sonnigen Tagen, die während der Versuchsdauer vorherrschten, sehr grosse Temperaturunterschiede aufwies; die während der Versuchsdauer an den Kulturschalen gemessene Maximaltemperatur betrug 43°, die Minimaltemperatur 16,5°. Auch die Lichtintensitäten zeigten überaus grosse Schwankungen, obwohl sie durch Schirme geregelt wurden. Die Maximalintensitäten erreichten, um die Mittagsstunden von etwa 10 bis 13 Uhr, 60000 Lux. Die *Lemna* entwickelte sich aber gut, wie aus den in der Tabelle III gegebenen „Z-Q“ hervorgeht, nur musste der Versuch vorzeitig abgebrochen werden. Die Ergebnisse dreier Serien der I Reihe, die schon am 2.IV wegen der *Hormidium*-pest liquidiert werden mussten, lasse ich in der folgenden Tabelle III aus.

Die Ergebnisse des obigen Versuches lehren uns hauptsächlich dreierlei:

1) dass gleiche Trockensubstanzmengen von Bodenextracten verschiedener Herkunft nicht die gleiche Wirkung auf das Wachstum von *Lemna* ausüben, ferner,

TABELLE III.

Nährlösung	30.III		6.IV		Anf-pH	End-pH
	Sp-A mittel	Z-Q	Sp-A	Z-Q		
I ohne Extract	9,0	0,281	16,0	0,266	5,80	5,62
II + Bd-Extr. <i>a</i>	9,5	0,297	16,5	0,275	„	5,54
III + „ „ <i>b</i>	16,5	0,515	49,0	0,816	„	5,38
IV + „ „ <i>c</i>	22,0	0,687	—	—	„	—
I-a $\frac{1}{2}$ Konz. wie I	10,5	0,325	24	0,400	„	4,84
II-a + Bd-Extr. <i>a</i>	13,0	0,406	26	0,433	„	5,08
III-a + „ „ <i>b</i>	11,5	0,36	30	0,500	„	4,94
IV-a + „ „ <i>c</i>	21	0,655	97,5	1,625	„	5,38
V-a + „ „ <i>d</i>	27	0,78	139	2,315	„	5,54
VI-a + „ „ <i>e</i>	35	1,10	158	2,68	„	5,18

2) dass der gleiche Bodenextract in gleicher Menge in gleicher Nährlösung, aber von verschiedener Konzentration, nicht gleich wirkt, und endlich,

3) dass Extracte verschiedener Herkunft in gleichen Mengen in denselben Nährlösungen verschiedener Konzentration, nicht gleich wirken.

Das unter 1) aufgeführte Ergebnis war — auf Grund des Verhaltens von *Azotobacter* (6, p. 228) — einigermaßen zu erwarten; immerhin liess sich ja bisher keine völlige Analogie in der Bodenextractwirkung auf *Azotobacter* wie auf *Lemna* feststellen. Die Asche von Bodenextracten wirkte in allen untersuchten Fällen, wenn auch quantitativ verschieden, auf *Azotobacter*, während sie auf *Lemna* schwach, oder garnicht wirkt, je nach der Nährlösung, und darum war ja — wegen mangelnder Analogie — nicht mit Sicherheit auf einen solchen Ausfall des obigen Versuches zu rechnen. Die Unterschiede, die den Wirkungsgrad der verschiedenen Bodenextracte angeben, sind sehr bedeutend und betragen am ersten Zähltag schon 300% zwischen dem am schwächsten wirksamen und dem wirksamsten Extract, am letzten Zähltag sogar schon 600%!

Sehr auffallend ist hier ein gewisser Parallelismus zwischen der Extractwirkung auf *Lemna* und der praktischen landwirtschaftlichen Bonitation der Böden, aus denen die Extracte gewonnen

worden waren. Vielleicht liesse sich sogar *Lemna* als Testobjekt für landwirtschaftliche Laboratoriums-Bonitierungen verwenden! Natürlich müssten die obigen Versuchsergebnisse an vielen Böden geprüft, die Kulturmethodik von *Lemna* vervollkommenet werden, etwa in der von A s h b y gewiesenen Richtung, aber doch in vereinfachterer, „handlicherer“ Form, und man müsste — vielleicht — mit Reinkulturen von *Lemna* arbeiten—oder, vielleicht — gerade nicht! Im Zusammenhang damit ist ferner nach der Tab. III zu konstatieren, dass die einen Extracte (z. B. *a* und *b*) ihre Wirkung im Laufe des Versuches bald erschöpfen, während bei anderen (z. B. *c* u. *d*) die anfängliche Wirkung sich noch steigert. Hätte der Versuch länger geführt werden können, so würden sicherlich diese Unterschiede noch frappanter geworden sein.

Völlig überraschend war für mich das unter 2) resümierte Ergebnis dieses Versuches, u. zw., dass der gleiche Extract in gleicher Menge aber in zwei Nährlösungen verschiedener Konzentration ungleich wirkt, was besonders auffallend in der Wirkung des Extractes *b* (Kiefernboden) hervortritt. In der 2fach konzentrierten Lösung erhöht er die Sprossanzahl auf 180%, am zweiten Zähltag sogar auf 300%, während er in der schwächeren Konzentration, im Anfang wie auch später, die Sprossanzahl nur auf etwa 11% erhöht gegenüber der Lösung ohne Extract. Sollten sich diese Ergebnisse verifizieren (ohne den Besitz von Reinkulturen werde ich es aber nicht probieren!), so würden sie die unerwartet grosse Kompliziertheit des Auximonproblems grell illustrieren. Mit dem grössten Vorbehalt möchte ich, noch vor der experimentellen Verifizierung dieses Ergebnisses, es wagen, die Vermutung auszusprechen, dass vielleicht die in den Extracten befindlichen „Auximone“ an die verschiedenen Bodenkolloide adsorbiert sind, und dass ihre Readsorption durch die *Lemna*-wurzeln z. B., durch einen oder mehrere der Bestandteile der mineralischen Nährlösung, in höherer Konzentration, begünstigt resp. verstärkt wird; oder, dass sie aus ihrem Adsorptionszustand, je nach der Zusammensetzung und Konzentration der Minerallösung, gelöst und der *Lemna* in grösserer resp. geringerer Quantität zugänglich gemacht werden.

Was endlich das dritte der von mir wahrgenommenen Hauptergebnisse dieses Versuches anbetrifft, so ist es auffallend, dass Extracte verschiedener Herkunft in ihrer

Wirkung von der Konzentration der mineralischen Stammlösung abhängig zu sein scheinen: Bodenextract *a* z. B. erhöht die *Lemnasprosszahl* in der schwachen Konzentration um 24%, Extract *b* um 10%, während in der doppeltkonzentrierten Stammlösung der Extract *a* sie um 5% erhöht, der Extract *b* dagegen um 83%, mit a. W.: der Extract *a* ist der wirksamere von beiden in der schwachen Nährlösung und umgekehrt, in der starken Nährlösung ist der Extract *b* der wirksamere! Vorbehaltlich einer experimentellen Prüfung und Aufklärung dieses Ergebnisses darf man vielleicht vermuten, dass die vorher ausgesprochene Hypothese über Readsorptions- resp. Lösungswirkungen der Stammlösungen auf den hypothetischen Komplex „Auximon-Bodenkolloide“ auch mit der Natur des oder der im betreffenden Boden als Adsorbentia für „Auximone“ dienenden Kolloide zu rechnen hätte.

Hier möchte ich noch eine in diesem Versuche gemachte — und mich überraschende — Beobachtung erwähnen, die ich leider nicht in objektiveren Zahlen ausdrücken kann, da ich, wegen Zeitmangel, nicht die entsprechenden Messungen resp. Wägungen hahe ausführen können, u. zw.: ich nahm bisher fast als Regel an — auf Grund vieler Versuche, die in den erwähnten N-W-N-Fenstern durchgeführt worden waren — dass die Sprossfläche, und mutatis mutandis wenn auch nicht stets, das Sprossgewicht in weniger konzentrierten Lösungen grösser als in konzentrierteren sind, und vorallem, dass sie in Lösungen mit Erdextract immer grösser sind als in den Kontrolllösungen ohne Extract. Und hier, in diesem Versuch, war es nicht so! Die Sprosse im Extract *e* waren zwar sehr viel grösser als in der Kontrolllösung, in den Extracten *b* und *d* war der Grössen-Unterschied schon geringer, während in den Extracten *a* und *c* sie sogar kleiner zu sein schienen als in der Kontrolllösung.

Ich erblicke einstweilen nur folgende Erklärungsmöglichkeiten, die selbstverständlich experimentell geprüft werden müssen: in „guten“ Bodenextracten wirken zwei organische Faktoren, deren einer die „Sprossungs“-Geschwindigkeit von *Lemna* steigert resp. beeinflusst, während der zweite auf die Wuchsgrösse wirkt. Falls in einem Bodenextract beide Faktoren in „harmonischen“ Quantitäten vorhanden sind, so wirkt der Extract gleichmässig sowohl auf die Sprossvermehrung wie auf das Sprossgrössenwachstum. Besässe ein

Extract vorwiegend — oder ausschliesslich — den „Vermehrungs“- resp. „Teilungsfaktor“, so würde die Sprossneubildung beschleunigt werden aber nicht das Sprossgrössenwachstum. Umgekehrt, enthielte der betr. Bodenextract nur den „Grössenwachstumsfaktor“, so wäre das Grössenwachstum von *Lemna* begünstigt werden ohne gleichzeitige Beschleunigung der Vermehrungs- resp. Teilungsquote. Man könnte sonach von einem „Auximon“ oder „Auxanin“, dem „Wachstumsfaktor“, und einem — sagen wir — „Poioschizin“, dem „Teilungs-oder Vermehrungsfaktor“ sprechen.

Natürlich muss dieser hypothetische Gedankengang, aus den Ergebnissen des hier besprochenen Versuches geboren, gründlich geprüft werden, umsomehr, als ja auch noch andere, — vielleicht „einfachere“ — Erklärungsmöglichkeiten nicht ausgeschlossen sind, u. zw.: ich habe vielfach konstatiert, dass Extractaschen auf die Sprossgrösse ungünstig wirken, wenn auch nicht stets in gleicher Stärke. Es ist darum möglich, dass hier in den Extracten *a* und *c*, in denen keine Sprossflächenvergrösserung eingetreten war, dies auf ihren hohen Aschengehalt zurückzuführen wäre. Allerdings besass der Extract *b* gleichfalls einen hohen Aschengehalt, und trotzdem war die Sprossgrösse in der mit ihm versetzten Serie, nicht reduziert. Man könnte dies aber so erklären, dass nicht die „Asche“ als solche das Sprossgrössenwachstum hemmt, sondern nur einer — oder auch mehrere — ihrer Bestandteile. Damit müssten aber Spekulationen über die Hemmungswirkung von aschenreichen Bodenextracten fallen, da ja ein aschenarmer Bodenextract viel von dem hemmenden mineralischen Faktor enthalten könne, während umgekehrt, ein aschenreicher Extract gerade wenig an diesem hemmenden Faktor besitzen könnte. Wenn wir darum auch nicht im Aschenreichtum eines Bodenextractes allein hemmende Faktoren suchen dürfen, so habe ich jedenfalls genug Beobachtungen, die ich hier noch vorbringen werde, die wenigstens einen Teil der das Sprossgrössenwachstum hemmenden Wirkungen in den Aschenbestandteilen der Erdextracte beweisen, oder zumindest, sehr wahrscheinlich machen. Man könnte auch noch die hemmende Aschenwirkung in den Kreis der „Auxanin-Poioschizin“-Hypothese einbeziehen!

Schliesslich wäre noch eine dritte Erklärungsmöglich-

keit nicht auszuschliessen, die ich auf folgendem basiere: die meisten meiner „gelungenen“ (wegen Ungestörtsein durch Algenvegetation) Versuche wurden auf den N-W-N-Fenstern durchgeführt. Die Temperaturschwankungen waren an diesem Standort ganz bedeutend kleiner als im Gewächshaus, wo der hier besprochene Versuch durchgeführt worden war. Wie ich schon erwähnt habe, bewegten sich die Temperaturen in den Fensterversuchen,—wenn man von kurzen Übergangszeiten im Frühjahr und Herbst, wo die Zentralheizung „schon“ oder „noch nicht“ resp. „noch“ oder „nicht mehr“ wirkte, absieht,—zwischen 19 und 25—26° C. Auch die Lichtverhältnisse waren, für längere Perioden, ziemlich gleich, jedenfalls, am Tage, nicht extrem. Im Gewächshaus dagegen wiesen sowohl die Belichtung — trotzdem versucht wurde, durch Jalousiebeschattung die Extreme zu mildern — wie die Temperatur, sehr grosse Unterschiede auf auch während verhältnismässig kurz dauernder Versuche. Es ist darum sehr wahrscheinlich, dass auf Sprossgrösse - resp. Gewicht nicht nur der chemische Charakter der Nährlösung, ihre Konzentration, Boden-oder andere Extracte, die Aschenbestandteile derselben u. a. allein entscheidend wirken, aber auch Licht- und Temperaturverhältnisse. Dies allein wäre sogar plausibel, da ja Wachstum oder irgendwelche andere Lebenserscheinungen nie von einem Faktor abhängig sind, sondern von einem mehr oder weniger harmonischen Zusammen- und Zusammenspiel vieler Faktoren, deren quantitatives Ausmaass erst die Grösse des Wirkungsgrades bestimmt. Mit meiner bisherigen einfachen Versuchsmethodik wäre ich allerdings nicht im Stande die quantitative Auswirkung der verschiedenen, hier erwogenen Faktoren genau zu prüfen: ich müsste zumindest, über—nach Belieben dosierbare—konstante Temperatur und konstantes Licht verfügen.

Abhängigkeit der Extractwirkung von Nährlösung und deren Konzentration.

Der zuletzt besprochene Versuch hat u. a. erwiesen oder es wenigstens sehr wahrscheinlich gemacht, dass der gleiche Bodenextract, je nach der Konzentration der angewandten mineralischen. Nährlösung, verschieden wirkt. Er fiel in eine Zeit, als ich gerade grosse Versuchsreihen im Gange hatte—die

hier überhaupt nicht referiert werden, da sie nicht im unmittelbaren Konnex zur Auximonfrage stehen — zwecks empirischem Auffinden der günstigsten Minerallösung für *Lemna*. Eine kleinere Nebenversuchsreihe war probeweise auch mit einer Gabe von Bodenextract angesetzt. Da ich aber damals noch nicht die Wirkung der im vorher referierten Versuch geprüften 5 Bodenextracte kannte, war die hier zu besprechende Nebenreihe mit Bodenextract b angesetzt, der, wie es sich erst später erwies, und wie oben gezeigt worden war, wenig wirksam war. Zum Glück hatte ich aber davon fast die doppelte Menge gegeben, nämlich $5,0 \text{ cm}^3 = 9,0 \text{ mg}$ Trockensubstanz, während in dem vorher besprochenem Versuch, $5,0 \text{ mg}$ per. L. zugesetzt worden waren.

Diese Nebenversuchsreihe, deren Ergebnisse in der Tab. IV zusammengestellt sind, war, wie folgt, zusammengesetzt:

- Gruppe I erhielt die „Standardlösung“ + $4,39 \text{ mg Ferricitrat}$ per L. und die früher erwähnten Stimulatoren, alles in doppelt aus Pyrexglas durch Schott'sche Kühler dest. Wasser.
- „ Ia dasselbe + $2,0 \text{ cm}^3 = 9,0 \text{ mg}$ Bodenextract b
- „ II „Standardlösung“ in doppelter Konzentration; „Stimulatoren“ gleiche Mengen wie in I.
- „ IIa dasselbe + $9,0 \text{ mg}$ Extract b
- „ III erhielt die orig. Olsen'sche Lösung, deren Zusammensetzung eingangs angegeben war.
- „ IIIa dasselbe + $9,0 \text{ mg}$ Extract b
- „ IV erhielt $\frac{1}{5}$ der orig. Olsen'schen Lösung
- „ IVa dasselbe + $9,0 \text{ mg}$ Extract b
- „ V erhielt $\frac{1}{7}$ der orig. Olsen'schen Lösung
- „ Va dasselbe + $9,0 \text{ mg}$ Extract b
- „ VI erhielt per L.: $20 \text{ mg Ca(H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot \text{aq}$
 $10 \text{ „ MgCl}_2 \cdot 6 \text{ aq}$
 $20 \text{ „ FeSO}_4(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4 \cdot 6 \text{ aq}$
 $70 \text{ „ Ca(NO}_3)_2 \cdot 4 \text{ aq}$
 40 „ KNO_3
 15 „ NaNO_3
 $10 \text{ „ MgSiO}_3 \text{ (aq)}$
 $12 \text{ „ H}_2\text{SiO}_3 \text{ (aus } 9,892\frac{0}{10} \text{ lösl. H}_2\text{SiO}_3 \text{ Poulenc)}$
 $2 \text{ cm}^3 \text{ einer Lösung welche die in I angewandten „Stimulatoren“ enthielt.}$
- „ VIa dasselbe + $9,0 \text{ mg}$ Extract b
- „ VII die 5 fache Konzentration der VI Lösung (mit gleicher wie in VI Stimulatorenmenge), welche also die gleiche $\text{N}_2 = \text{menge}$ enthielt wie die orig. Olsen'sche.
- „ VIIa dasselbe + $9,0 \text{ mg}$ Extract b.

Gruppe VIII die 7 fache Konzentration von VI (Stimulatoren gleich wie in VI), welche also die gleiche P_2O_5 — Menge enthielt wie die orig. Olsen'sche.

„ VIIIa dasselbe + 9,0 mg Extract b.

Der Versuch, in üblicher Weise ausgeführt und am 15.III.34 begonnen, wurde an der Ostseite eines Glashauses aufgestellt, diesmal nur in doppelter Wiederholung, jede Schale mit je 2 zweisprossigen *Lemnae* beschickt. Die Belichtung war sehr verschieden, ähnlich wie im vorher besprochenen Versuch; die mittlere Temperatur, zweimal täglich an einem in unmittelbarer Nähe aufgestellten Max.-Min.-Thermometer abgelesen, betrug $20,25^{\circ}$, das mittlere min. $16,33^{\circ}$, das mittlere max. $24,19^{\circ}$, das absolute min. $13,5^{\circ}$ und das absolute max. $43,0^{\circ}$. Der Versuch dauerte 32 Tage, er wurde am 16.IV abgebrochen. Wegen der sehr grossen Anzahl von gleichzeitig angesetzten Kulturen konnten hier nur zwei Zählungen während der Versuchsdauer durchgeführt werden. Das Ergebnis dieser Zählungen wie das Endtrockengewicht sind in der Tab. IV zusammengestellt, deren Zahlen sich auf den Durchschnitt der beiden Parallelschalen beziehen (nach Abzug, wie stets, der „eingeimften“ Sprosse).

Im allgemeinen, wenn auch nicht im erwarteten Grade, bekräftigt der obige Versuch die Resultate des vorigen, u. zw. insofern, dass die Wirkung eines Bodenextractes abhängig ist von der Art und Konzentration der mineralischen Nährlösung. Ähnliches ist aus Bottomley's einem Versuch (11, p. 348), mit *Spirodela*, die er auf Detmer's und Knop'scher Lösung ohne und mit „bakterisiertem Torf“ vergleicht, zu schliessen, obwohl er dieses Ergebnis nicht beachtet hatte. Bei ihm ergab der Torfextract auf Detmer's Lösung nach 5 Wochen einem Mehrertrag von 296% , auf Knop von 442% ; es sind dies also bedeutend höhere Unterschiede in Abhängigkeit von der mineralischen Nährlösung, als sie hier zu registrieren sind, trotz der nur um 3 Tage kürzeren Versuchsdauer. Man kann aber aus diesem Unterschied der Bottomley'schen mit den hier referierten Versuchen keine weittragenden Schlüsse ziehen, umsomehr, da die Tendenz seiner wie meiner Ergebnisse die gleiche Richtung aufweist, trotzdem er mit *Spirodela* in diesem Falle experimentierte, ich mit *Lemna*.

Wichtiger aber noch und weittragender, als die oben

TABELLE IV.

Nährlösung	5.IV			16.IV			Gewicht			
	Spors- anzahl mittel	in %	Z-Q	Sp.-A	in %	Z-Q	mittel mg	in %	pro Spors %	in %
I Ia + Bodenextract ¹⁾	54,5 87,5	100 173	0,648 1,042	114 131	100 114	0,89 1,023	9,6 15,95	100 166	81 118	100 145
II = I × 2 IIa + Bdextr.	24 44	48 82	0,286 0,524	38 139	35 121	0,297 1,086	3,1 12,2	32 126	74 85	91 105
III Olsen 1/1 IIIa Olsen 1/1 + Bdextr.	33 63	63 114	0,393 0,75	70,5 177,5	63 154	0,551 1,386	8,6 20,1	90 209	115 111	142 137
IV Olsen 1/5 IVa Olsen 1/5 + Bdextr.	81 120	145 212	0,963 1,48	121 166	106 128	9,945 1,141	14,65 17,3	152 180	117 115	144 142
V Olsen 1/7 Va Olsen 1/7 + Bdextr.	51,5 101	95 180	0,613 1,20	66,5 178	60 156	0,52 1,39	10,6 23,0	110 240	150 126	185 155
VI 1/1 VIa + Bdextr.	28,5 81,5	55 146	0,339 0,97	35,5 87	33 77	0,277 0,680	6,6 12,0	69 125	167 132	206 163
VII 5/4 VIIa + Bdextr.	83 116	149 205	0,99 1,38	120,5 192,5	105 167	0,941 1,50	11,2 14,3	117 149	90 73	111 90
VIII 7/1 VIIIa + Bdextr.	57,5 105	105 186	0,684 1,25	126 191,5	110 168	0,984 1,49	6,7 14,1	70 147	51 75	63 93

¹⁾ Überall 9,0 mg Bodenextraktrockensubstanz b pro 1000 cm³.

mitgeteilte Folgerung aus diesem Versuche, scheint mir eine weit radicalere zu sein, u. zw. die, dass die Extractwirkung, also die Auximonwirkung, letzten Endes doch nur auf einer — noch nicht in ihrem Wesen erfassten — Korrektur von nicht optimalen Minerallösungen beruht. Dieser, aus den Resultaten des obigen Versuchs sich aufdrängender Verdacht mag folgendermassen justified werden: Wenn wir die Sprossungstendenz von *Lemna* in dem in Tab. IV reproduzierten Versuch betrachten, so sehen wir z. B. schon in der I. Gruppe folgendes: *Lemna* besitzt in der extractfreien Lösung, nach 21 Tagen, einen „Z-Q“ von 0,648, nach weiteren 11 Tagen, im Ganzen also 32 Tagen, einen „Z-Q“ von 0,89; die „täglichen Wachstumsquoten“ betrügen sonach 0,648 und 0,541. In gleicher Nährlösung mit Extract sind die „Z-Q“ 1,042 und 1,023, also hier deutlich fallend, die „täglichen Wachstumsquoten“ 1,042 und 0,395! Die ganz provisorisch hier eingeführten Begriffe der „Z-Q“ und „W-Q“, mit allen ihren Fehlern, die also nicht den tatsächlichen Stand genau wiedergeben, weisen doch schon darauf hin, dass es theoretisch zu erwarten wäre, falls die „Z-Q“ sich im weiteren Verlauf des Versuches nicht ändern würden, dass die Sprosszahl beider Gruppen sich völlig ausgleicht u. zw. am 13 Tage, und in beiden Gruppen dann je 223 beträgt. Für die VIII Gruppe z. B. würde dieser Ausgleich erst nach 15 Tagen erfolgen.

Allerdings kann diese für die Auximonwirkung gefährliche Sachlage auch anders interpretiert werden, u. zw. folgenderweise: Der — an sich ja ziemlich schwach — wirksame Extract war am 21 Versuchstage, dem ersten Zählungstag, schon in seinem Auximongehalt erschöpft. Darum konnte er im weiteren Verlauf des Versuches seine Wirksamkeit nicht mehr erweisen, und darum die fallenden „Z-Q“ resp. „W-Q“. Eine neue Dose dieses Extractes hätte die Sprossungsquoten gegenüber der extractfreien Gruppe erhöht. Nur weitere Versuche können, allerdings, diese Frage aufklären.

Falls wir aber diesen zweiten — schliesslich ebenso, berechtigten wie es der erste war, Erklärungsversuch akzeptieren, so müssen wir die Ashby'sche Anschauung von der katatytischen Wirkung organischer Bestandteile von Bodenextracten (resp., wie in seinem Fall, von Pferdedung) fallen lassen, oder, wir müssten eine andere Defini-

tion der Katalyse bei Lebensvorgängen geben. Abgesehen von der Frage, ob wir tatsächlich — wie es jetzt Mode ist — berechtigt sind, solche Begriffe wie Katalyse, aus dem Gebiet begrenzter Erscheinungen an anorganischen Vorgängen, auf das biologische Gebiet der doch so komplizierten Wachstumsprozesse zu übertragen, darf man doch wohl fragen, auf Grund welcher Versuchsergebnisse Ashby diesen Schluss gezogen hat? Ashby (3, p. 807 u. f.) verdächtigt anfänglich den Stickstoff der von Bottomley — und von ihm — gebrauchten Extracte, dass dieser die Auximon-effekte hervorbringt. Da ihn aber der Ausfall seines Versuches von der Grundlosigkeit dieses Verdachtes überzeugt, folgert er (p. 811), dass „the increase of the growth — rate must therefore be due to some „catalytic“ action of the organic matter, and not merely to a quantitative effect of the minute amounts of nitrogen added¹⁾. Eine sehr seltsame Folgerung, wenn man berücksichtigt, dass Ashby (p. 808) mit drei Dosen von Pferdedungextract experimentiert, u. zw. 0,2, 2,0 und 20 mg Trockensubstanz per Liter. Mit 0,2 mg Extract (trocken) erhält er nach 5 Tagen (erster Zähltag) 27%, mit 2 mg 50% und mit 20 mg 47% Mehrertrag. Nach 11 Tagen betragen die Mehrerträge 33 resp. 55 resp. 64%. Ich glaube, dass die einzig hier zulässige Folgerung diese ist: das Optimum der Extractwirkung liegt für die ersten 5 Versuchstage zwischen 0,2 und 2 mg, während es für die folgenden 6 Tage über 2 mg hinaus sich verschiebt, und irgendwo zwischen 2 und 20 mg liegt. Im Lichte dieser Resultate ist die Ashby'sche Auffassung von der katalytischen Natur der Extractwirkung unbegreiflich, wenn er auch (p. 815) sagt „it seems certain, too, that the action is of a catalytic nature, since any addition above a minimum dose has no further effect upon the growth-rate“. Wie wäre es, wenn man seine Resultate derart interpretieren würde: in den ersten Tagen liegt die Optimaldosis bei ca 0,2 mg; mit dem Fortgang der Sprossvermehrung nähert sie sich (nach 5 Tagen) 2 mg, erreicht nach 9 Tagen bei 2 mg das Optimum, (2 mg ergeben nach 9 Tagen einen Mehrertrag von 60%, während 0,2 mg 37% und 20 mg 49% geben) und liegt nach 11 Tagen über 2 mg (hier geben 0,2 mg einen Mehrertrag von 33%, 2 mg 55% und 20 mg 64%)? Das fällt doch sicher nicht in den Begriff von

¹⁾ Die *Italica* sind von mir.

Katalyse, aber giebt die Auswirkung eines in's Minimum, während fortlaufenden Wachstums, geratenden Wachstumsfaktors wieder. Derartige „katalytische“ Effecte erzielt man ja immer, wenn man einer Nährlösung irgendeinen der notwendigen Stoffe — oder allgemeiner gesagt: Wachstumsfaktoren—nicht von vornherein im Überschuss gegenüber allen anderen wirksamen Faktoren giebt.

Zur Verdeutlichung meiner Auffassung gebe ich die untenstehende Zusammenstellung, die sich nicht in die Tabelle IV hat einreihen lassen und die ziemlich deutlich diese Verhältnisse illustriert. Diese Zusammenstellung giebt die Wirkung des Bodenextractes *b* auf Sprossentwicklung am ersten (also nach 21 Tagen) und am zweiten (also nach 32 Tagen) Zähltag wieder, so wie die Gewichtsvermehrung, wobei die resp. Zahlen der Gruppen ohne Extract gleich 100 angenommen wurden:

9,0 mg Boden- extract <i>b</i>	Sprosszuwachs nach 21 Tagen	Sprosszuwachs nach 32 Tagen	Gewicht nach 32 Tagen
I + Standardlsg	170	114	166
II + 2-fache "	183	365	393
III + Olsen orig.	191	251	233
IV + $\frac{1}{5}$ " "	148	120	118
V + $\frac{1}{7}$ " "	196	268	217
VI + $\frac{1}{1}$ Lösg VI	286	245	182
VII + $\frac{5}{1}$ " "	140	159	128
VIII + $\frac{7}{1}$ " "	183	152	210

Daraus ist doch mit einiger Deutlichkeit zu ersehen, dass je besser physiologisch ausgeglichen eine Minerallösung ist, desto schwächer, und vor allen Dingen, desto eher hört die durch den Extract hervorgerufene „Stimulation“ auf. Ganz klar erscheint diese Folgerung durch die *Lemna*-Entwicklung in der üblichen Standardlösung und in Olsen's Lösung begründet. Die Standardlösung ist günstiger als ihre doppelte Konzentration, die Extractwirkung fällt darum mit der Fortdauer des Versuches ab. Dasselbe ist bei Olsen's Lösung zu konstatieren, wobei die $\frac{1}{5}$ Konzentration die günstigste ist. Viel komplizierter stellen sich dagegen die Verhältnisse mit der VI Lösung, die allerdings weit vom Schema der Zusammensetzung der üblichen Mineralösungen abweicht. Dieses Resultat erklärt auch zur Genüge, warum ich mich auf die Suche nach einer „optimalen“ Minerallösung begeben habe.

Wie aus den pro Kulturschale geernteten Trockensubstanzmengen hervorgeht, kann von einer Erschöpfung der Minerallösungen absolut nicht die Rede sein. Mit den gegebenen Lösungen hätte überall die geerntete Trockensubstanz mindestens 10-fach grösser sein können. Was das Einzelsprossgewicht anbetrifft, so sieht man, dass in der Standardlösung, sowohl in der „normalen“ wie in der doppelten Konzentration, dieses durch den Extractzusatz begünstigt ist; umgekehrt verhält sich aber die Sache in den übrigen Lösungen — mit einer Ausnahme — so dass auch diese Angelegenheit weiterer Untersuchungen bedarf, im Sinne der auf S. 603 vorgebrachten Einwendungen.

Abgesehen aber von der Frage, ob die in Erd- oder Dungextracten befindlichen Substanzen katalytisch wirken oder nicht, bleibt die eingangs gestellte Frage, ob die Extracte nicht einzig nur korrigierend auf nicht optimale Minerallösungen wirken, zu beantworten. Der Beantwortung dieser Frage dienen die schon erwähnten Versuche, welche ich jetzt führe zwecks Auffinden einer optimalen Minerallösung für *Lemna*.

Der Charakter der Extractwirkung.

Auf Grund der bisherigen Versuchsergebnisse mussten wir den Schluss ziehen, dass der Bodenextract wirkt resp. wirken mag. durch: a) seinen *Fe*-gehalt, b) durch andere Mineralbestandteile und c) durch organische Bestandteile unbekannter Natur. Der dritte, insbesondere aber der letzt angeführte Versuch hat ergeben, dass die Wirkung eines gegebenen Extractes sich nicht in den oben präzisierten Eigenschaften erschöpft, dass sie ausserdem noch in einer „Entgiftung“ oder Pufferung der mineralischen Lösungen besteht. Bottomley schrieb die Wirkung seines „bakterisierten“ Torfes dessen Gehalt an Abkömmlingen der Nukleinsäure zu, Clark und Roller, die letzters dieser Frage ihre Aufmerksamkeit schenken, finden z. B. Kreatinin, wie überhaupt reine chemische Verbindungen, völlig wirkungslos. Der günstige Effekt von Bodenextracten könnte also, unter Umständen, alle anderen oben angeführten Effekte überragen durch die schon erwähnte Entgiftung. Diese „Entgiftung“ mag aber recht komplizierter Natur sein, wie ich schon oben, anlässlich der möglichen

Interpretation des III Versuches, sie in ev. Lösungs-resp. in Re-adsorptionsvorgängen suchte. Ganz global und unpräzisiert könnten wir diese Einzelwirkungen vielleicht auf den kolloidalen Zustand der Bodenextracte zurückführen, wie es früher Prazmowski für *Azotobacter*, desgleichen Söhngen für *Azotobacter* und auch andere Mikroorganismen tat, wie es Lemmermann in der Phosphorsäuresparenden Wirkung des Kieselsäuregels sah und neuerdings Niklewski es für das Wurzelwachstum von Kulturpflanzen beweisen will.

Darum habe ich noch im J. 1931, im Anschluss an die erwähnten *Azotobacter*untersuchungen, einige Versuche mit *Lemna* ausgeführt, deren einer hier reproduziert werden mag. Ich möchte hier noch betonen, dass diese Versuche sich nicht nur auf organische Kolloide beschränkten, aber auch mit anorganischen, insbesondere mit Kieselsäuregel verschiedener Herkunft und Löslichkeit, ausgeführt worden waren.

Der hier in Frage kommende Versuch wurde mit der zitierten Standardnährlösung ausgeführt, mit Zusatz von 2 mg *Ferricitrat* p. L. und den im II. Versuch angegebenen „Stimulatoren“, in der üblichen Weise, und auf einem N-W-N-Fenster in 3-facher Wiederholung aufgestellt. Die Temperatur, im Mittel ca 23°, schwankte um etwa 4°. In jede Kulturschale wurde je eine zweisprossige *Lemna* eingeführt, das Anfangs-pH auf 6,9 gebracht. Zur Standardlösung wurden folgende Kolloid-Zusätze gegeben:

Gruppe I: Standardlösung mit allen Zusätzen.

„ II: desgl. + 4,73 mg p. L. Trockensubstanz eines gut wirkenden Gartenerdeextractes, das 0,473% feste Stoffe und darin 34,86% Asche enthielt.

„ III: desgl. + 0,47 mg desselben Extractes.

„ IV: desgl. + 47 mg Trockensubstanz eines künstlichen „Humins“, welches aus 200 g umkristallisierten Rohrzucker in 500 cm³ e vitro bidest. Wasser mit 26,8 cm³ HCl puriss. pro anal. 1,19 in Pyrexglas auf einem Dampfbad 1/2 Stunde lang gekocht worden war.

„ V: desgl + 4,7 mg des obigen „Humins“.

„ VI: „ + 0,47 mg des obigen „Humins“.

Der Versuch, am 11.VII.1931 angesetzt, wurde am 30.VII.,

also nach 19 Tagen, wegen beginnender Algenvegetation, abgebrochen. Seine Ergebnisse gibt die Tabelle V wieder.

TABELLE V.

Nährlösung	18.VII		25.VII		30.VII	
	Sp.-A	Z-Q	Sp.-A	Z-Q	Sp.-A	Z-Q
I Standardlsg	4,33	0,310	8,0	0,285	24,33	0,640
II „ + 4,73 mg Extr.	10,66	0,761	29,66	1,05	81,0	2,13
III „ + 0,47 „ „	12,66	0,904	34,33	1,23	69,0	1,81
IV „ + 47 mg „Humin“	5,33	0,381	10,33	0,351	27,66	0,728
V „ + 4,7 „ „	6,66	0,476	14,66	0,521	39,0	1,03
VI „ + 0,47 „ „	5,0	0,357	9,66	0,366	27,33	0,719

Die obige Tabelle gibt eine genügend klare Antwort auf die eingangs gestellte Frage, u. zw.: der *kolloidale* Charakter der Bodenextracte ist tatsächlich einer der Wirkungsfaktoren. Je nach der Menge des zugesetzten Kolloids ist seine Wirkung eine mehr oder weniger günstige. Das Optimum hier—bei anderen Nährlösungen mag es anders sein — liegt zwischen 0,47 und 47 mg „Humin“, denn bei 47 mg Huminzusatz finden wir, gegenüber der reinen Standardlösung, eine anfänglich etwa 20% - Wirkung, die langsam, mit der Versuchsdauer abfällt; bei 0,47 mg „Humin“-Zusatz ist die Wirkung von Anfang an schwächer, ca 12% betragend, aber anhaltender und sich noch am letzten Zähltag auf dieser Höhe haltend, während die mittlere Dose, 4,7 mg, am ersten Zähltag einen „Wirkungsbetrag“ von ca 50% aufweist und, mit der Fortdauer des Versuches, nur wenig abfällt, also, im Ganzen, am besten wirkt.

Ein — wahrscheinlich — viel klareres Bild inbezug auf die quantitative Auswirkung des „Humin“-Zusatzes hätten wir wohl erhalten, wenn die Zähltag, von Beginn an zahlreicher gewesen wären. Der „Humin“-Zusatz hier hat wohl nur entgiftend wirken können, da mit ihm, ausser den kolloidalen Huminsubstanzen, keine Stoffe von anderem chemischen

Charakter, organisch oder anorganisch, in die Nährlösung eingebracht worden sind, falls wir dem künstlichen „Humin“ selbst nicht eine stimulierende Wirkung zuschreiben wollen. Die grosse Dose von „Humin“ hat offenbar, verglichen mit der mittleren, etwas hemmend gewirkt, vielleicht durch Adsorptionswirkungen, wie aus dem Ergebnis des zweiten Zähltermins zu schliessen wäre; die kleine Dose dagegen hat nicht genug entgiftend gewirkt, jedenfalls bedeutend schwächer, wie die mittlere Dose. Alle Dosen der Huminsubstanzen aber wirkten bedeutend schwächer wie der Extract aus natürlicher Gartenerde, dessen Wirksamkeit, obendrein, mit der Versuchsdauer immer stärker steigt. Eine quantitative Auswirkung des Erdextractes ist ganz klar sichtbar: die kleine Dose wirkt am ersten Zähltag am besten, im Laufe der Versuchsdauer fällt sie aber deutlich gegen die grosse Dose ab, folglich konstatieren wir eine Erschöpfung dieser Dose. Die grosse dagegen, die anfänglich, verglichen mit der kleinen, hemmend wirkte, steigert ihre Wirkung im Laufe des Versuches immer deutlicher, und wir dürften erwarten, dass bei einer längeren Versuchsdauer, falls sich keiner der bekannten Nährlösungsbestandteile erschöpft hätte, die grosse Dose die Wirkung der kleinen wahrscheinlich im quantitativen Verhältnis proportionell überholt hätte.

Dieser Versuch hat uns um eine weitere, für das Studium der dunklen „Auximon“-Wirkungen wichtige Erkenntnis bereichert, u. zw. die, dass Bodenextracte — je nach ihrer Zusammensetzung und je nach dem mehr oder weniger optimalen Charakter der für eine Pflanze angewandten Minerallösung — auch durch ihren *kolloidalen* Charakter allein günstig wirken mögen, indem sie nicht genügend ausbalancierte Minerallösungen entgiften.

Hat die „Auximon“-Wirkung den Charakter von „Bios“ oder „Allelokatalyse“?

Wie ich hier schon früher erwähnte, habe ich von Anfang an bei dem Studium von Auximonwirkungen an Analogien mit „Bios“ oder „Allelokatalyse“ gedacht. Zahlreiche, zur Klärung dieser Frage angesetzte Versuche sind, wegen

der nicht genügend beherrschten Kultivierungskunst der *Lemna*, erfolglos geblieben. Im Laufe der Zeit, mit der fortschreitenden Beherrschung der *Lemna*-Kultur, liess sich diese Frage schliesslich doch, u. zw. endgültig beantworten. Ich werde im nachstehendem nur die Resultate von zwei einwandfreien Versuchen anführen, wovon der eine in recht ungünstigen Lichtverhältnissen durchgeführt worden war. Gerade deshalb werde ich ihn reproduzieren, da in sehr günstigen Bedingungen „Bios“-Erscheinungen sich leichter verwischen. Es freut mich aber hier sagen zu dürfen, dass ich noch über die Resultate zweier anderer Versuche verfüge, die trotzdem sie in anderen — u. zw. günstigeren Licht- und Temperaturverhältnissen — durchgeführt worden waren, fast ganz genau die gleichen Resultate, wie der oben reproduzierte Versuch, ergeben haben. Ich führe sie hier aber deshalb nicht an, da in ihnen die Nährlösung nicht erneuert worden war, so dass das Endresultat ev. auf die Erschöpfung der Nährlösung in den von Anfang an mit grösserer Sprossanzahl besetzten Schalen zurückgeführt hätte werden können.

Die Versuchsanordnung und Durchführung war dieselbe, wie hier immer angegeben. Als Kulturlösung diente die Standardlösung mit 4,39 mg *Ferricitrat* und „Stimulatoren“-Zusatz p. L. Es wurden zwei Reihen angesetzt, von denen die eine, in der Standardlösung, ohne Kürzung vorgeführt wird; von der zweiten dagegen werden nur drei Gruppen in der tabellarischen Zusammenstellung (Tab. VI) berücksichtigt, da die Vorführung der vollen Reihe nichts Charakteristisches oder Neues bringen würde. Der Unterschied zwischen der ersten Reihe und der zweiten beruhte nur darauf, dass die zweite Reihe 1/10 der Lösungskonzentration der ersten erhielt, also z. B. anstatt 50 mg NH_4NO_3 p. L. nur 5 mg. Die Kulturschalen, zu je 500 cm³ Nährlösung, wurden mit verschiedenen „Sprossmengen“ von *Lemna* „beimpft“, u. zw. mit einsprossigen Pflänzchen in folgenden Verhältnissen: 1. 2, 4, 8, 12, 16 und 24 einsprossige *Lemnæ* pro Kulturschale, deren jede mit gleichgelochten Cellophandeckeln versehen war.

Die Temperaturbedingungen waren folgende: Vom 18. bis 31. I: das mittlere Minimum betrug 17,3°, das mittl. Maximum 21,5°, die Mitteltemperatur: 19,4° C; das absolute Minimum 16° und das absolute Maximum 24°. Im Februar: das mittl. Min.

17°, das mittl. Max. 23,1°, die Mitteltemperatur 20,1°; das absol. Min. 14°, das absol. Max. 26° C. Im März: das mittl. Min. 16,3°, das mittl. Max. 24,2°, die mittlere Temperatur 20,25° C. Das absolute Min. 14, das absolute Max. 30° C.

Die Lichtverhältnisse waren sehr variabel; nach etwa dreiwöchentlicher Versuchsdauer setzten sehr trübe, lichtarme Tage ein, so dass zur Nachhilfe mit künstlichem Licht gegriffen werden musste. Vom 16.II. an bis zum Versuchsende wurde während der Nacht mit einer Phillips-Lampe belichtet, wodurch die Lichtintensität während den Nachtstunden für jede Kulturschale 220 — 240 Lux betrug. Der günstige Einfluss dieser Zusatzbelichtung macht sich, wie aus dem Kurvenverlauf in Fig. 184 und 185 ersichtlich ist, recht deutlich bemerkbar.

Ausserdem wurde die Nährlösung am 22. Kulturtage, also am 9.II. in der einen Reihe erneuert. Die zweite Reihe mit der 1/10 Lösung, wurde nicht erneuert, was sich in der Folge deutlich bemerkbar macht und gut im Kurvenverlauf der Fig. 185 sichtbar wird. Am 9.III. wurde der Versuch, nach 50-tägiger Versuchsdauer abgebrochen und in jeder Schale die Trockensubstanz bestimmt.

Die Resultate gibt die Tabelle VI und die Figuren 184 und 185 wieder.

Wie aus der Tabelle VI und der Fig. 184 zu sehen ist, ist bei *Lemna* von „Bioserscheinungen“ oder von „Allelokatalyse“ nichts zu bemerken. Anfänglich ist der Zuwachs in den Kulturen, die mit wenigen Sprossen beschickt worden waren, etwas verlangsamt, gleicht sich aber im weiteren Versuchslauf völlig aus. Diese anfängliche Verlangsamung würde vollauf ihre Erklärung in der anfänglichen „Giftwirkung“ der Minerallösung finden, die, obwohl recht schwach, sich doch bemerkbar machen könnte. Beim Einbringen einer grösseren Anzahl Sprosse macht sich dann diese anfängliche Giftwirkung nicht bemerkbar, weil die grössere Entgiftungsfläche der zahlreicheren Sprosse die Giftwirkung bald bewältigt. Natürlich könnte das hier wieder-gegebene Resultat bei Versuchen mit einer anderen, weniger gut balancierten Nährlösung, wohl anders aussehen. Jedenfalls ist hier nichts von Bios oder Allelokatalyse zu sehen, wo doch die Anfangsindividuenzahl sich im Extrem wie 1:24 verhielt.

TABELLE VI.

Datum. Alter in Tagen	Eingeführte Sprossanzahl pro Kulturschale													
	1		2		4		8		12		16		24	
	Sprosszahl	Z-Q	S-A	Z-Q	S-A	Z-Q	S-A	Z-Q	S-A	Z-Q	S-A	Z-Q	S-A	Z-Q
25.I 7	2	0,143	3,5	0,107	8	0,143	13,5	0,10	21,5	0,113	26,5	0,094	43	0,113
4.II 17	4	0,176	7	0,143	16	0,179	27	0,14	37,5	0,125	49,5	0,123	80,5	0,138
9.II 22	5,5	0,204	10	0,181	18	0,206	35,5	0,156	48,5	0,138	70	0,154	100	0,144
16.II 29	7,5	0,224	13,5	0,198	29,5	0,220	54,5	0,20	79,5	0,194	119	0,222	157	0,191
23.II 36	13	0,333	21	0,264	39	0,243	85,5	0,269	114	0,236	177,5	0,28	257,5	0,27
2.III 43	19,5	0,43	30	0,326	54	0,291	134	0,366	163,5	0,293	266,5	0,364	382,5	0,347
9.III 50	28	0,54	44	0,42	97,5	0,47	210,5	0,506	268,5	0,428	406,5	0,488	643	0,516
E-S-A ¹⁾	1,0		1,6		3,5		7,54		9,6		14,5		23	
A-S-A														
Endgew. in mg.	1,3		3,0		7,1		16,5		21,2		31,3		42,1	
Verhält. d. Endgew.	1,0		2,31		5,46		12,7		16,3		24,1		32,4	
Sprossge- wicht in γ	46,4		68,2		72,8		78,4		79		77		65,5	

¹⁾ Verhältnis der End-Spross-Anzahl zur Anfangszahl.²⁾ Vergl. mit denen in voller Nährlösung.

Fig. 184.

Die Erneuerung der Nährlösung am 22. Versuchstage hatte in der Gruppe, die mit *einem* Spross beschickt worden war, eher eine ungünstige Wirkung, wie am Kurvenverlauf 1 in Fig. 184 zu sehen ist; es machte sich hier eine schwache Giftwirkung, genau so wie im Anfang, bemerkbar. In der Lösung die anfänglich mit 8 Sprossen beschickt worden war, und wo

Fig. 185.

die neugewachsene Sprosszahl am Erneuerungstage der Nährlösung im Mittel schon 54 Sprosse betrug, ist von einer Giftwirkung der frischen Nährlösung nichts zu merken, im Gegenteil, die Sprossvermehrung ist eher schneller geworden, wie der Linienverlauf 4 in Fig. 184 zeigt.

Ganz deutlich günstig wirkte dagegen die Erneuerung der Nährlösung in der mit je 24 Sprossen anfänglich be-

schiekten Gruppe, in welcher der Sprosszuwachs pro Schale schon 100 betrug (am Erneuerungstage). Irgend einer der Nährlösungsbestandteile wirkte also vorher schon zuwachshemmend, und diese Hemmung wurde, wie aus dem Linienverlauf 7 in Fig. 184 ersichtlich ist, durch die Erneuerung der Nährlösung völlig behoben.

Die Vermehrung der Lichtzufuhr durch die nächtliche Belichtung vom 29. Versuchstage an macht sich in allen Gruppen gleichmässig, u. zw. günstig und recht deutlich bemerkbar, wie aus dem plötzlich steilerem Linienverlauf von diesem Tage an in Fig. 184 klar zu entnehmen ist. Das Licht war also, wahrscheinlich von Anfang an, der hauptsächlichste begrenzende Faktor. Höchst wahrscheinlich würde aber die Licht-Wirkung bei der *Lemna*-Kultur in einer anderen Nährlösung und in anderen Temperaturverhältnissen wohl anders zum Ausdruck gekommen sein.

In der nächsten Fig. 185 gebe ich den Zuwachsverlauf der *Lemna* in dem besprochenen Versuch mit Bezug auf die ersten drei Gruppen (also mit einer Anfangssprosszahl von 1,2 und 4) in den beiden Reihen wieder (Gruppen 1, 2, 3 = volle Lösung, Gruppen 1a, 2a, 3a 1/10 Lösung).

Im Anfangsverlauf sieht man neuerdings deutlicher die hemmende Giftwirkung der vollen Standardlösung, während die anfängliche Sprossvermehrung in der 1 Gruppe (mit 1 Sprosse beschickt) der Reihe *a* mit 1/10 Nährlösung gar nicht gehemmt ist. Die Folgen der Nährlösungserschöpfung sind hier in der *a*-Reihe sehr deutlich. Während die Zusatzbelichtung in allen drei Gruppen der vollen Nährlösungsreihe sich im sofortigen Anstieg der Zuwachslinien kundgibt, erfolgt die gleiche Reaction nur in der 1. Gruppe der *a*-Reihe (1/10 Nährlösung), die anfänglich nur mit einem Sprosse beschickt worden war, während die beiden übrigen Gruppen, 2a und 3a, auf die vermehrte Lichtzufuhr gar nicht reagieren. Der Grund eines solchen Verhaltens wird sofort klar, wenn wir die Anzahl der während der Versuchsdauer beigewachsenen Sprosse beachten. Die nicht in der *a*-Reihe erneuerte, von Anfang an nur 1/10 konzentrierte Nährlösung war am Erschöpfen, als mit der nächtlichen Lichtzufuhr begonnen wurde. An Stelle des anfänglich die Sprossvermehrung begrenzenden Lichtes trat die begrenzende Wirkung der sich erschöpfenden Nährlösung oder eines ihrer Bestandteile ein,

so dass vermehrte Lichtzufuhr keine Wirkung mehr auf die Sprossvermehrung ausüben konnte. Man kann aus der Tabelle VI entnehmen, bei welcher Sprosszuwachsgrösse die Erschöpfung der Nährlösung sich kundgibt. In der Tabelle habe ich diese Sprosszahlen unterstrichen; wir sehen, dass der Maximalzuwachs in Gruppe 1 (mit 1 Anfangsspross) bei 18 Sprossen erreicht ist, in Gruppe 2 (mit 2 Anfangssprossen) gleichfalls bei 18,5 Sprossen, und nur in Gruppe 3 (4 Anfangssprosse) bei 27 Sprossen. Wir können daraus folgern, dass sich die Nährlösungsererschöpfung fast bei der gleichen Zahl neugebildeter Sprosse in allen Gruppen manifestierte; die Gruppe 3 zeigt allerdings erst bei 27 Neusprossen die Folgen der Nährlösungsererschöpfung, doch glaube ich diese „Verspätung“ durch die anfänglich grössere Zahl der in die Lösung eingebrachten Sprosse erklären zu dürfen. Jedenfalls darf man annehmen, dass 4 Sprosse die vierfache Stoffmenge gegenüber 1 Sprosse mitbringen und dass damit bei ihnen die Nährlösungsererschöpfung etwas später eintritt als bei den Gruppen mit nur einem Spross von Beginn an. Der Linienvverlauf von 1a in Fig. 185, wo—im Gegensatz zu 2a und 3a—das Licht hier eine Steigerung des Zuwachses bedingt, ist nach dem jetzt Gesagten, wie ich hoffe, völlig klar, ebenso wie der plötzliche Abfall der Linie 1a am 43. Versuchstage. Hier erst trat die Nährlösungsererschöpfung ein, und darum der Zuwachsabfall trotz weiter dauernder vermehrter Lichtzufuhr, ein Abfall, der in 2a und 3a schon früher eingetreten war.

Aus dem vorigen Versuch haben wir gefolgert, dass die Neubildung von Sprossen bei *Lemna* keinen „Bios“-oder allelokatalytischen Charakter aufweist. Gewisse anfängliche Hemmungserscheinungen in mineralischen Nährlösungen, die mit 1 oder 2 *Lemn*asprossen beschickt waren, traten jedoch auf; sie waren zwar weniger deutlich in dem hier besprochenen Versuch, aber in zwei anderen analogen Versuchen waren sie schärfer und auch sonst vielfach seit langem von mir beobachtet; aus dem Verhalten der *Lemna* in der 1/10 konzentrierten Lösung im besprochenen Versuch habe ich gefolgert, dass diese Hemmung durchaus nicht allelokatalytischer oder „Bios“-Natur ist, sondern durch die nicht optimal balancierte Lösung resp. ihre anfänglich zu hohe Konzentration verursacht war. Ausserdem war aber noch eines auffallend, u. zw. die geringere Sprossgrösse resp. Gewicht der

Pflanzen, die in Einzahl oder Zweizahl in mineral. Lösungen gebracht, darin sich doch in gleichen Licht- und Temperaturverhältnissen entwickelten wie die von Anfang an mit grösseren Sprossmengen beschickten Kulturen. Für dieses geringere Sprossgewicht, dem auch eine geringere Sprossgrösse entsprach—dem Augenmaass nach, nicht nach präzisen Messungen — musste eine experimentelle Erklärung gesucht werden. Gemäss den das „Biosproblem“ aufstellenden Untersuchungen Wildier's tritt die sehr lang andauernde Hemmungsphase der Hefenentwicklung, bei sehr geringen Impfmengen, nur in rein mineralischen Nährlösungen (natürlich, mit Zucker!) auf, nicht dagegen im Malzextract, wo der Wachstumsverlauf unabhängig von der Impfmenge ist. Darum war auch in dieser Beziehung noch die *Lemna* zu prüfen, obwohl der vorige Versuch diese Frage schon endgültig erledigt hatte, u. zw. im negativen Sinn.

Der nun zu besprechende Versuch¹⁾, dessen Ergebnisse die Tabelle VII wiedergibt, wurde in ausgezeichneten Vegetationsbedingungen, im Gewächshaus, ausgeführt, mit der üblichen Methodik und der Standardnährlösung als Grundlösung.

Die Kulturschalen mit je 500 cm³ Nährlösung beschickt, wurden mit gleichgelochtem (108 Löcher pro „Deckel“) Cellophan verklebt. Die Belichtung, an den langen sonnigen Frühsommertagen, war höchstwahrscheinlich optimal, die Temperatur eher — zeitweise — besonders um die Mittagszeit—zu hoch, da sie bis 47° anstieg (Lufttemperatur). Die hier in Tab. VII. gegebenen Zahlen beziehen sich auf 4 Versuchsgruppen in 2 Reihen, u. zw.: Gruppe I erhielt die Standardlösung mit einem mineral. „Stimulatoren“-Zusatz, der 19 Elemente umfasste, Gruppe II dasselbe + 4,73 mg Trockensubstanz des gleichen recht gut wirksamen Erdextractes, der schon im Versuch V zur Anwendung gekommen war, Gruppe III: 0,47 mg (also 1/10 der vorigen Menge) Extract und Gruppe IV: einen Zusatz von Extractasche aus 4,73 mg Trockensubstanz, also 1,61 mg. Alles per Liter Nährlösung. Von jeder Gruppe wurde die Hälfte (je 4 also) der Schalen mit je

¹⁾ Dieser Versuch umfasste weit mehr Gruppen, die sich auf andere Fragen bezogen und deren experimenteller Ausfall uns hier nicht interessiert; er lasse sie darum aus.

einer einsprossigen *Lemna*, die II. Reihe mit je zehn einsprossigen *Lemnae* „beimpft“. Das Anfangs-pH wurde überall auf 6,9 gebracht, da irrtümlicherweise die Lösung anstatt 20 mg Na_2CO_3 s. aq. p. L. davon 30 mg erhielt, und der Aschenzusatz zur Gruppe IV obendrein dieses pH von 6,74 auf 6,90 erhöhte. Das anfänglich etwas zu hohe pH mag überall wohl etwas hemmend gewesen sein. Der Versuch wurde am 25.VI angesetzt, und die Sprosszählungen wurden alle 2 resp. 3 Tage vorgenommen. In der Tabelle gebe ich, wegen Raumersparnis, nur die Zählungen in 5-tägigen Abständen wieder, da die kürzeren Zählungstermine nichts wesentlich anderes ergeben haben. Der Versuch dauerte 18 Tage und wurde am 13.VII. abgebrochen, das pH und das Trockengewicht bestimmt.

TABELLE VII.

Nährlösung	Anfangs- zahl der Sprosse	30.VI		5.VII		10.VII		13.VII		Spross- gew. γ
		Sp.-A	Z-Q	Sp.-A	Z-Q	Sp.-A	Z-Q	Sp.-A	Z-Q	
I Mineral N.	1	2	0,40	3,5	0,35	4,5	0,30	9,5	0,53	84,1
	10	13,5	0,27	29,0	0,29	57	0,38	100,5	0,56	104
II wie I + 4,73 mg Bod.-Extr.	1	1,5	0,30	6,5	0,65	29	1,93	48,5	2,70	152,6
	10	21	0,42	75,5	0,75	267	1,78	508	2,82	139
III wie I + 0,47 mg Bod.-Extr.	1	2,5	0,50	7	0,70	22	1,47	33	1,78	194
	10	18,5	0,37	55	0,55	176	1,17	308,5	1,71	188,3
IV wie I + 1,61 mg Bod.-Extr.- Asche	1	0,5	0,10	2,0	0,20	2,5	0,167	3	0,167	?
	10	12,5	0,25	23	0,23	44,5	0,30	64,5	0,37	134,2

Was nun die Ergebnisse des in Tab. VII wiedergegebenen Versuches anbetrifft, so ist vor allem zu konstatieren, dass er das Ergebnis des vorigen Versuches (Tab. VI) völlig bestätigt, u. zw., dass bei *Lemna* keine „Bios“-Erscheinungen, keine Allelokatalyse und keine „mitogenetische“ Strahlungswirkung zum Ausdruck kommt. Nach einer kurzen Hem-

mungsphase, die kürzer in mit Bodenextract versetzten Nährlösungen ist als in rein mineralischen, verläuft das Wachstum gleichmässig, ob mit einem oder zehn Sprossen „beimpft“ worden war, d. h. die Wachstums- resp. Vermehrungsquote ist unabhängig von der Anfangszahl der in eine Nährlösung eingebrachten Spross- resp. Pflanzenanzahl. Das will aber nicht sagen, dass Hemmungswirkungen, durch nicht optimale Nährlösungszusammensetzung oder andere Vegetationsfaktoren bedingt, nicht in Lösungen die mit *einem* Spross „beimpft“ waren, nicht stärker sich kundgeben sollten als mit reichlicher „beimpften“ Nährlösungen, wie dies auch hier besonders deutlich zu sehen ist in der Gruppe IV (mit Extractasche), wo diese (der mit *einem* Spross beimpften Schalen) Anfangshemmung noch am 18. Versuchstage sich sehr deutlich bemerkbar macht und die Sprossvermehrung mehr als um das Doppelte zurückhält.

Was die zweite Frage, deren Beantwortung dieser Versuch gewidmet war, u. zw. die Sprossgrösse resp. Gewicht anbetrifft, so hat der Versuch auch eine Antwort gegeben. Aus der letzten Rubrik der Tab. VII ist zu ersehen, dass 1)—was ja schon aus Bottomley's und den besonders exacten Ashby'schen Versuchen bekannt war, und was, mit manchen Einschränkungen, auch in den vorigen hier vorgeführten Versuchen zum Ausdruck gekommen war—das Sprossgewicht (resp. Sprossgrösse, wie es Ashby will) durch Bodenextracte gesteigert wird, und 2), dass diese, (die durch Bodenextract also bedingte, und zwar nur diese) Gewichtssteigerung unabhängig ist von der in die Kulturlösung eingeführten Sprossanzahl, und 3), dass das Sprossgewicht in rein mineralischen Nährlösungen *wohl* von der in die Versuchslösung anfangs eingebrachten Sprosszahl abhängig ist. Die Sachlage ist also, mit a. W. derart: in Nährlösungen *mit* Bodenextract (nicht eingeäschert) ist die Anfangszahl der Sprosse für die Grösse resp. das Gewicht der in dieser Lösung sich entwickelnden Pflanzen gleichgültig, dagegen ist sie, u. a. (vergl. S. 619), in rein mineralischen Nährlösungen *wohl* von der Anfangsspross- resp. Pflanzenzahl abhängig, u. zw. in dem Sinne, dass beim Einbringen

einer grösseren Anzahl von Sprossen resp. Pflanzen das Spross - resp. Pflanzengewicht (resp. Grösse) der neu in dieser Lösung entstehenden Pflanzen höher wird als in dem Falle, wo die Versuchslösung nur mit einem Spross resp. Pflanze „beimpft“ worden war.

Das obige Versuchsergebnis glaube ich folgenderweise erklären zu dürfen: Die Vermehrungs- resp. Spross-
teilungsfaktoren (oder Faktor), in diesem Falle „Bios-
effekt“ oder „Allelokatalyse“, sind andere, als die
Grössenwachstumsfaktoren (oder Faktor). Sowohl
in Bodenextracten als auch in rein mineralischen Nährlö-
sungen wirken die Vermehrungsfaktoren unabhängig
von der Anfangssprosszahl, d. h., die in die betr.
Nährlösung eingebrachten [Mutter-] Pflanzen selbst scheiden
sie (oder ihn) nicht nach aussen, solange sie gesund und
entwicklungsfähig sind, ab, so dass Neuspresse diesen hor-
monalen Faktor aus Erdextracten aufnehmen, welche, je nach
ihrer Herkunft u. a. m., mehr oder weniger davon enthalten
und dementsprechend auf die Vermehrungs- resp. Teilungs-
quoten wirken. Der Grössenwachstumsfaktor dagegen
wird von den Pflanzen (*Lemna*) schon beim Leben nach
aussern ausgeschieden, befindet sich aber — neben dem
Vermehrungsfaktor — gleichfalls in Erdextracten. Lässt
man nun *Lemna* in einer mit Erdextract versehenen Nährlö-
sung wachsen, so schöpft sie beide Faktoren (oder Fakto-
renkomplexe) aus diesem, zeigt darum sowohl eine gesteigerte
Vermehrungs- als auch Grössen-Wachstumsquote, unabhängig
davon, ob die Versuchslösung mit einer oder vielen Pflanzen
„beimpft“ war. Anders wird es aber, wenn die Pflanze (hier
Lemna) in einer rein mineralischen Nährlösung kultiviert wird.
Werden in die mineralische Lösung mehrere oder viele Pflan-
zen eingeführt, so genügt die von ihnen selbst produzierte
und nach aussen abgeschiedene Menge des Grössenfaktors, um
das Grössenmaass der Nachkommenschaft auf einer—von äus-
seren Faktoren wie Licht, Temperatur, Menge, Art und Kon-
zentration der Nährlösung, Erbllichkeit u. a. m.—mitbestimmten
Grösse zu halten; ist dagegen die Anfangsindividuenzahl ge-
ring, so genügt die von ihr produzierte und ev. nach aussen
abgegebene Menge des „Grössenwachstumsfaktors“ nicht,
um die Endgrösse der Nachkommenschaft aufrecht zu erhal-
ten, so dass diese sinkt.

Ganz allgemein würde sich dieser Sachverhalt etwa folgendermassen ausdrücken lassen: Wachstum wie Vermehrung ist den Organismen angeboren („autothen“). Ihr Ausmass und Verlauf wird aber von inneren (wie z. B. Heterosie) und äusseren (wie z. B. Temperatur) Faktoren geregelt. Der Endeffekt wird durch antagonistische Faktorenkomplexe bedingt u. zw. eubiotische oder Begünstigungsfaktoren und antibiotische oder Hemmungsfaktoren. Beide bestehen aus zwei Untergruppen: Faktoren, die das Zell- oder Individuumwachstum beeinflussen, resp. begünstigen, und die ich darum, im weiteren Verfolg der auf S. 619 ausgesprochenen Auffassung, „Auxanine“ (oder „individuelle Wachstumsfaktoren“) nennen möchte, und aus Faktoren, die die Zellteilung resp. Organbildung beeinflussen resp. begünstigen und sonach zur Populationsvermehrung führen, und die ich darum „Poioschizine“ zu nennen vorschlage. Die antibiotischen oder Hemmungsfaktoren würden dementsprechend als „Antauxanine“ resp. „Antischizine“ zu bezeichnen sein. Diese Benennungen, in ihrer allgemeinsten Fassung, wollen natürlich nichts über die Natur der Faktoren aussagen, sie können sonach physikalischer, chemischer oder autogener Natur sein.

Hier, bei Erdextracten, wäre an die hormonale Natur dieser Faktoren zu denken; man könnte sonach, die gleiche Terminologie weiterspinnend, von „Hormonautauxaninen“ und „Hormonautopioioschizinen“ sprechen, falls wir an die von *Lemna* selbst gebildeten diesbezügl. Faktoren denken; dagegen könnten wir vorläufig die aus dem Bodenextract oder aus anderen Quellen von *Lemna* geschöpften Faktoren als „Xenauxanine“ resp. „Xenopioioschizine“ bezeichnen.

Das skizzierte Schema liesse sich wohl auf alle Organismen anwenden, die sich vegetativ vermehren. Das Auftreten von Reproduktionsprozessen würde eine Ergänzung in den „Reproduktionsfaktoren“ (den „Genesinen“) verlangen, die man, ganz allgemein wieder, in „Genauxanine“ und „Genopioioschizine“ teilen könnte.

Der hier entwickelte Gedankengang ist allerdings, wie ich bekennen muss, nicht allein durch die Ergebnisse der zwei hier zuletzt angeführten Versuche entstanden. Vielfache Beobachtungen über den Wachstums- bzw. Entwicklungsverlauf von *Lemna* und Hefen-Kulturen hat ihn mir aufgedrängt, und

nicht zuletzt das Ergebnis des folgenden Versuches, den ich hier in Tab. VIII zusammenstelle. Dieser Versuch bildete, wie der in Tab. VII dargestellte, eine Nebenreihe eines grossen Versuches. Alle Bedingungen waren hier genau so wie in dem in Tab. VII referierten Versuch. Als Versuchslösung diente die dort erwähnte Standardlösung ohne und mit Erdextract, dieser nur in einer Dosierung, u. zw. 4.73 mg p. L., gegeben. Die zwei Nährlösungen wurden in je 4 Gruppen arrangiert (zu je 2 Kulturchalen), u. zw.:

- Gruppe I: beimpft mit je einer einsprossigen grossen *Lemna* aus einer Erdextractvorkultur.
 Gruppe II: beimpft mit je 10 einsprossigen *Lemnae* wie vor.,
 Gruppe III: beimpft mit je einer einsprossigen kleinen *Lemna* aus einer Erdextractaschenvorkultur, und
 Gruppe IV: beimpft mit 10 solcher *Lemnae*.

Das Trockengewicht der eingepfchten grossprossigen *Lemna* betrug per Spross ca 165 γ, das der kleinsprossigen ca 68 γ. Wie in dem in Tab. VII zusammengestellten Versuch, schwankten auch hier die Temperatur- und Lichtverhältnisse in sehr weiten Grenzen, und waren, mindestens zeitweise, supraoptimal. Die Ergebnisse gibt Tab. VIII wieder.

TABELLE VIII.

Nährlösung	Anf.- Spross- Zahl	30.VI		5.VII		10.VII		Spross- gewicht γ
		Sp.-A	Z-Q	Sp.-A	Z-Q	Sp.-A	Z-Q	
I Standardlsg	1	2	0,40	3,5	0,35	5,5	0,367	—
II „ „	10	18	0,36	32	0,32	64	0,427	112,5
Ia „ + Extract	1	2	0,40	7,0	0,70	31	2,07	142
Ila „ „ „	10	23	0,46	81	0,81	296	1,97	156,3
III Standardlsg	1	2	0,40	3,5	0,35	7	0,41	57,1
IV „ „	10	14	0,28	27	0,27	58	0,387	96,5
IIIa „ + Extract	1	2	0,40	5,5	0,55	26	1,73	130,8
IVa „ „ „	10	21	0,42	59	0,59	218	1,45	136,2

Wie aus obiger Tabelle zu ersehen ist, bestätigen die Ergebnisse einigermassen die oben aufgestellte These, obwohl die Licht und Temperaturverhältnisse sehr schwankend und darum recht ungünstig für diesen Versuch lagen. Ich hoffe aber bald

diesen Versuch in konstanten Licht und Temperatur-verhältnissen wiederholen zu können. Leider ist die Trockengewichtsbestimmung in der I Gruppe missglückt, so dass nicht alle Folgerungen aus diesem Versuche in Zahlen sich wiedergeben lassen. Immerhin sehen wir, dass 1) der Extract in Gr. IIa gegenüber II eine Steigerung der Sprossgrösse (Gewicht) von 38,8%, in der Reihe mit den kleinen *Lemnae*, also IVa gegenüber IV, von 41% ergab. 2) Die Abhängigkeit der Grösse von der Anfangsmenge drückt sich bei den grossen *Lemnae* (IIa gegen Ia) in einer Gewichtssteigerung von 10%, bei den kleinen *Lemnae* (IVa gegen IIIa) von 4%, in der extractfreien Lösung (IV gegen III) dagegen von 69% aus, und 3) der Einfluss der Anfangsgrösse offenbart sich in II gegenüber IV in einer Steigerung des Gewichtes von 16,6%, in Ia gegenüber IIIa von 8,5% und in IIa gegenüber IVa von 14,7%.

Die Zahlen sind aber nicht absolut zu nehmen, da ja die eingepflichten Sprosse voll ausgewachsen waren, hier dagegen beziehen sich die Gewichte auch auf Sprosse, die noch unausgewachsen, etwa 0,5 mm maassen.

In den gleichen Belichtungs- und Temperatur-verhältnissen wirkte sowohl der Extract als auch die „Anfangs-“ Grösse der in die Versuchsschalen eingebrachten Pflanzen *positiv* auf das Einzelsprossgewicht der entstehenden Population. Wären die Versuche mit „stammreinen“ *Lemnae* ausgeführt worden — was sich wegen der grossen Menge des benötigten „Impfmaterials“ bei der stets die Kulturen bedrohenden Algenvegetation nicht durchführen liess, so wären die Ergebnisse wohl noch schärfer hervorgetreten sein.

Mit Bezug aber auf die oben entwickelte These von der Dualität der Vermehrungs- und Wachstumsfaktoren, scheint mir das Ergebnis des obigen Versuches gleichfalls positiv zu sein: abgesehen von den den Endeffekt regulierenden Hemmungsfaktoren, ist das Grössenwachstum, hier im Gewicht ausgedrückt, doch deutlich von der Grösse der eingebrachten Pflanzen abhängig, und nicht nur von der Anwesenheit des Erdextractes in der Nährlösung. Dagegen der „Vermehrungsfaktor“, von welchem, auf Grund der Ergebnisse der vorausgegangenen Versuche angenommen wurde, dass er der Hauptfaktor in der Wirkung von Erdextracten ist, äussert sich in Individuen - Zuwachsquoten von etwa 400% und mehr!

Die Rolle von Mikroorganismen.

Die bisherige Analyse aller mit *Lemna* ausgeführten Versuche wurde ohne Berücksichtigung möglicher und wahrscheinlicher Mikroorganismenwirkung durchgeführt. Ich habe zwar von Anfang an mir darüber Rechenschaft gegeben, dass ohne Reinkulturen, d. h. bakterienfreien Kulturen, alle Fragen, die hier der experimentellen Prüfung unterworfen worden sind, eigentlich nicht eindeutig zu lösen sind. Leider führten niemals meine vielfachen Bemühungen zwecks Reinkulturgewinnung zu den erstrebten und dauernden Erfolgen. Stets stellte es sich schliesslich heraus, manchmal erst nach Wochen, dass die Kulturen doch nicht rein waren. Hiltner hat vor langem schon von einer bakteriellen „Rhizosphäre“ gesprochen; Frau Z. Jarczyńska hat in meinem Institut in den Jahren 1923—1925, in sehr arbeitsreichen aber nicht abgeschlossenen, und darum nicht publizierten Versuchen gezeigt, dass sich stets an den Wurzeln von Roggen und Weizen, unabhängig von der Bodenart, im Laufe der Vegetation eine ganz spezifische Bakterienflora ansiedelt, derart, dass sie mir, falls ich ohne ihr Wissen Agarplatten von Weizen- und Roggenwurzeln ausgegossen hatte — beim Vorweisen der Platten stets ohne Fehl hat sagen können, ob die betr. Platte von Roggen- oder von Weizenwurzeln stammte (sofern die Pflanzen nicht zu jung waren). Némec berichtet von einem das Wurzelwachstum von *Cichorium* begünstigendem *Bacterium rhizogenes*, Boysen Jensen berichtet von Wachstumstoffproduzierenden Bakterien, Nielsen von Pilzen, E. Seubert findet das wachstumsfördernde Prinzip im Speichel, welches auf Mundhöhlenbakterien durch Boysen Jensen zurückgeführt wird, und Bottomley selbst führt die Herkunft seiner Auximone im „bakterisierten“ Torf auf Bakterien zurück, führt Versuche mit *Azotobacter* u. *Radiciicola* (11: pp. 85, 88, 89, 91, 94; 10 p. 355) aus, lebend oder autoclaviert, und findet sie „auximon“-wirkend. Ich selbst habe (6, p. 233—239) Mikroorganismenextracte für die N_2 -bindung von *Azotobacter* sehr wirksam gefunden und endlich geben Clark und Roller (14) an, dass ihre *Spirodela* — Reinkulturen nicht von Dünger-, Boden-, Luzerne- u. a. Extracten stimuliert waren, welche Extracte wohl nichtsterile Kulturen stimulierten. Falls sie die sterilen Kulturen von den nichtsterilen aus infizierten, so

erfolgte von neuem Stimulation durch die besagten Extracte. Manche von den aus *Spirodela* - Kulturen reingezüchteten Bakterien, in Reinkultur der sterilen *Spirodela* zugesetzt, bewirkten Stimulation derselben.

Das Auximonproblem wäre sonach von *Spirodela* auf die sie begleitenden Bakterien verschoben, schliesslich also eine Rückkehr zu den so heftig kritisierten Auffassungen B o t t o m l e y's.

Ich habe hier oft genug betont, dass ich meine Versuche nicht an Reinkulturen von *Lemna* durchgeführt habe. Mit Rücksicht auf die Erfolglosigkeit meiner vielfachen Bemühungen, Reinkulturen von *Lemna* zu gewinnen, habe ich wenigstens versucht, mir ein Bild von der Bakterienentwicklung in den *Lemna*-Kulturen resp. an den *Lemna*-Wurzeln zu machen, in Abhängigkeit vom Bodenextractzusatz. Unter verschiedenen Vegetationsbedingungen goss ich Platten mit *Lemna*-Agar aus den Kulturflüssigkeiten und von den *Lemna*-Wurzeln, gelegentlich auch von ganzen Pflanzen aus. Ohne hier auf Einzelheiten einzugehen, die n. b. gar nicht vieldeutig waren, möchte ich ganz kurz die summarischen Resultate angeben, u. zw.: Im Mittel erhielt ich per cm^3 der rein mineralischen Standardlösungen, nach verschieden dauernder Kulturzeit von *Lemna*, so wie sie hier in den vorgeführten Versuchen angegeben war, 940 Kolonien, also „Keime“. Von Standardnährlösungen mit Extractzusatz erhielt ich im Mittel 75600 Kolonien per cm^3 Nährlösung, also eine etwa 80-fache Menge! Regelmässige Unterschiede in der Bakterienzahl in Abhängigkeit von der zugesetzten Extract-Menge liessen sich jedoch nicht feststellen. Die Olsen'sche Nährlösung gab stets höhere Keimzahlen als meine Standardlösung, die — je nach dem Versuch — das 3-bis 7-fache gegenüber meiner Lösung erreichte. Mit Extractaschen versetzte Lösungen ergaben die am meisten — von Fall zu Fall — wechselnden Keimzahlen.

Neben den Keimzahlbestimmungen der Kulturflüssigkeiten selbst führte ich noch Bestimmungen der an den Wurzeln von *Lemna* haftenden Bakterien. Diese Zählungen wurden so ausgeführt, dass ich mit einer sterilen Pincette die *Lemna*-wurzel abknipste und sie sofort in den sterilen flüssigen Agar einbrachte, sehr stark schüttelte und die Platte goss. Die Keimzahl an den Wurzeln war im geringeren Grade von dem Extractzusatz zur *Lemna*-Kulturlösung abhängig, da sie pro

1 mm² Wurzelfläche in den Extractkulturen im Mittel 11400 Keime, in den extractfreien Kulturen im Mittel 1970 betrug. Pilze waren nur gelegentlich vorhanden, u. zw. bildeten sie im Höchstfall 0,6% der Bakterienzahl.

Aus den obigen Bestimmungen geht deutlich hervor, dass das Bakterienwachstum sowohl in den Kulturlösungen selbst als auch an den *Lemna*-Wurzeln durch die Bodenextracte sehr stark stimuliert war. Ob die Extractwirkung auf *Lemna* nun eine directe oder indirekte — durch Bakterienwachstum beeinflusste — ist, bleibt noch zu untersuchen.

Den oben vorgebrachten Deutungen resp. Hypothesen würde die Feststellung, dass die Extractwirkung eine indirekte ist, keinen grundsätzlichen Abbruch tun; die gegebene Wirkungshypothese bliebe zu Recht bestehen, nur wäre an Stelle von „Extract“, „Bakterien“ zu setzen. Überdies wäre wohl die analytische Auffindung des resp. der wirksamen Faktoren sicherlich erleichtert und damit die ganze Auximonfrage eher ihrer endgültigen Aufklärung entgegengeführt werden.

Versuche mit *Spirodela polyrhiza* Schleid.

Im Anschluss an die Versuche mit *Lemna minor* L. habe ich auch ziemlich viele Versuche mit *Spirodela* (*L. maior* L.) ausgeführt. Ich mag schon hier bekennen, dass alle meine Versuche mit dieser Pflanze bis zum Sommer 1932 missglückt sind. Ich verfuhr mit ihr, irregeleitet durch Bottomley's Handlungsweise, genau so wie mit *L. minor*, und Misserfolge erklärte ich mir durch Periodizitätserscheinungen, von denen Bottomley gelegentlich sprach, um damit manche seiner Misserfolge zu erklären. Die letzten meiner Misserfolge, noch im Sommer 1931, wurden durch Olsen's Publikation verschuldet, aus der zu folgern war (p. 8 u. 9), das das pH-Optimum von *Spirodela* bei ca 7,5 liege. Es war also zunächst die pH-Frage aufzuklären, worüber die untenstehende Tabelle IX genügend Auskunft gibt.

Als Nährlösung wurde die doppelte Konzentration der für *L. minor* gehrauchten, mit 20 mg Na₂CO₃ s. a. u. 4,31 mg Ferrizitrat p. L. doppelt aus und durch Jena'er Glas dest. Wasser, mit Stimulatorenzusatz, gebraucht. Gefässe und alles übrige wie bei *Lemna*. Jedes Gefäss, in 3-facher Wiederholung, wurde mit je einer 3-sprossigen *Spirodela* „beimpft“, die einem Glas-aquarium entnommen, zwei Wochen lang in dest. e vitro Wasser „vorkulti-viert“ war. Das in der Tabelle IX angegebene pH wurde durch Zusatz von

NaOH resp. H_2SO_4 erzeugt. Die Sprossvermehrung wurde wöchentlich festgestellt—ich lasse hier aber diese Zahlen aus, da es bei *Spirodela* viel schwieriger (verglichen mit *Lemna*) ist, eine Entscheidung darüber zu treffen, ob ein sich herauschiebender Spross zu zählen ist oder nicht. Die in der Tab. IX angegebenen Zahlen beziehen sich darum nur auf völlig ausgebildete Sprosse. Die Sprossanzahl in der Tabelle IX gibt das Mittel aus 3 Gefässen, nach Abzug, wie hier in allen Tabellen, der Zahl der „eingimpften“, also nur die Zahl der neu zugewachsenen an. Der Versuch wurde am 5.VII.32 angesetzt und am 17.VIII abgebrochen, also nach 43-tägiger Versuchsdauer.

TABELLE IX.

Anfangs pH	Sp.-A.	Z - Q	‰ chloro- tischer	End- pH	Sp.-A. in ‰
5,04	79	0,306	26,6	5,46	100
5,28	135	0,523	4,4	5,88	171
5,55	180	0,700	16,6	6,28	228
6,31	155	0,601	22,6	7,08	196
6,46	53	0,205	18,9	6,96	65,1
6,68	47	0,182	17,0	7,16	59,5
7,11	45	0,174	42,2	7,43	56,9
7,46	30	0,116	56,6	7,78	38,0
4,04	0	0	—	—	—
3,45	0	0	—	—	—

Aus den Resultaten des obigen Versuches ist vor allen Dingen zu entnehmen, dass sich *Spirodela* völlig anders gegenüber der angewandten Nährlösung verhält als *Lemna*. Während *Lemna* stets diese Nährlösung ansäuerte, hat *Spirodela* sie in allen hier probierten pH alkalisiert. Ferner folgt aus diesem Versuche mit genügender Klarheit, dass das pH-Optimum von *Spirodela* durchaus nicht 7,5 beträgt, aber etwa 5,55, und wohl zwischen 5,20 und 6,31 liegt. Der Versuch bestätigt ferner im vollen Maasse die Bemerkung Olsen's (p. 8), dass *Spirodela* bei einem pH von 3,5 in wenigen Tagen getötet wird und dass sie ein pH von 4,5 nicht verträgt. Im vorgebrachten Versuch ging sie in der Lösung mit pH 3,45 nach 2 Tagen ein; Wiederbeimpfung hatte zweimal denselben Effekt. In der Nährlösung mit 4,04 pH ging sie in 4 Tagen, desgleichen bei der zweiten Beimpfung, die dritte Beimpfung ergab erst nach 8 Tagen den Tod der *Spirodela*e. Für recht interessant halte

ich die Beobachtung, dass die in den Nährlösungen mit dem tödlichen niedrigen pH entwickelten Wurzeln, ebenso wie die eingebrachten, völlig gesund waren. Die gleiche Erscheinung liess sich, bei einer Wiederholung dieses Versuches in Olsen'scher Lösung feststellen. Das tödliche resp. schädliche pH bezieht sich sonach nicht auf die Wurzeln, aber nur auf den Spross. Diese interessante, wie ich glaube, Beobachtung verlangt aber eine nähere experimentelle Analyse; jetzt schon lässt sie an manche unerwartete Schlüsse über die pH-Wirkung auf Pflanzen denken.

Was die Registrierung hier der chlorotischen Pflanzen anbetrifft, so verhält sich *Spirodela* in dieser Beziehung anders als *Lemna*. Bei *Lemna* offenbart sich die Chlorose im Herbst und Winter anders als im Frühjahr und Sommer. Während im Herbst und Winter zuerst eine recht schwache Verblässung auftritt mit Reduktion der Grösse neuentstehender Sprosse, von normaler Grünfärbung, die erst langsam verblässen um schliesslich ganz weiss zu werden und abzustorben, erfolgt die Frühjahrs- und Sommerchlorose anders: die Muttersprosse bekommen weisse Ränder mit tiefgrüner Mitte, die Tochtersprosse werden tiefgrün und dick, aber mit stark reduzierter Fläche abgeschieden, worauf die Muttersprosse in einigen wenigen Tagen völlig verbleichen und der Vorgang an den reduzierten (in ihrer Grösse) Tochtersprossen sich wiederholt. Ein derartiges Verbleichen tritt bei *Spirodela* nicht auf; sie wird langsam gelbgrün, schliesslich gelblich mit starker Reduktion der Grösse der Tochtersprosse, die sehr bald die Färbung der Muttersprosse annehmen. Ist nicht Lichtmangel die Ursache der Chlorose, so werden bald sowohl die Mutter- wie die Tochtersprosse dunkel und schliesslich schwarz, damit natürlich tot. Die durch Lichtmangel hervorgerufene Herbstchlorose äussert sich im Gelbgrünwerden der Muttersprosse und sehr reichlicher Bildung von olivgrün gefärbten Winterknospen. Sobald diese ausgebildet sind, gehen die Muttersprosse unter Schwarzwerden zu Grunde, nicht unter völligem Verbleichen, wie es *Lemna* tut. In obiger Tabelle sind also diejenigen Sprosse als „chlorotisch“ registriert worden, die gelbgrün (resp. schwarz, ausnahmsweise) waren. Derselbe Versuch, mit Olsen'scher Lösung wiederholt, gab fast die genau gleichen Resultate, so dass

ich die Ergebnisse des hier reproduzierten Versuches wohl als gesichert ansehen darf.

Mein Hauptinteresse bezog sich bei *Spirodela*, ebenso wie bei *Lemna*, auf die Auximonfrage. Darum setzte ich auch, nach Klärung der pH-, Nährlösungskonzentration- und Lichtbedürfnis - Anforderungen von *Spirodela* dementsprechende Versuche auf. Von mehreren einwandfreien Versuchen mag hier einer reproduziert werden.

Das angewandte Verfahren war das übliche, was Nährlösung, Versuchsgefäße, deren Sicherung u. s. w. angeht. Das pH wurde in allen Versuchsschalen auf 5,60 festgelegt, die 3-fachen Schalen wurden mit je einer 1-sprossigen *Spirodela* (ebenso, wie im vorher referiertem Versuch, „vorbehandelt“, aber nur 9 Tage lang) „beimpft“ und in bei den *Lemna*-Versuchen genügend geschilderten N-W-X-Fenstern aufgestellt. Der unten in Tab. X wiedergegebene Versuch wurde am 24.VII.33 begonnen und am 18.VIII. abgebrochen, dauerte somit 25 Tage.

Als Nährlösung diente die im vorigen Versuch angegebene doppelt-konzentrierte Standardlösung mit „Stimulatorenzusatz“, aber ohne *Fe*. Die *Fe*-Zusätze und Extractgabe u. a. sind aus der Tabelle X zu entnehmen.

TABELLE X.

Nährlösung	Sp.-A	Z-Q	% chlorot.	Sp.-A %
ohne <i>Fe</i>	10	0,40	33,0	100
5,0 mg $\text{FeSO}_4 \cdot 7 \text{ aq}$	31	1,24	0	310
2,91 mg Fe_2Cl_6	64	2,56	12,5	640
4,39 mg <i>Fe</i> -citr.	76	3,04	9,2	760
3,68 mg Bd.-extr.	14	0,56	21,4	140
„ + 2,91 mg Fe_2Cl_6	85	3,40	11,7	850
5 cm ³ Urea ¹⁾	24	0,96	95,9	240
„ + 2,91 mg Fe_2Cl_6	26	1,04	53,7	260

Aus obiger Tabelle ist zu ersehen, dass, worauf es hier ankam, der Bodenextract weit schwächer gewirkt hatte als in allen *Lemna*-Versuchen; sein Wirkungseffekt betrug gegenüber Fe_2Cl_6 33%, gegenüber *Fe*-citrat nur 12%, ferner, dass er ohne *Fe*-Zusatz, gegenüber der *Fe*-freien Lösung nur um 40% besser wirkte und ganz stark gegenüber der Nährlösung mit *Fe*-Chlorid, *Sulfat* und *Zitrat* abfiel. Seine Wirkung hier

¹⁾ Die gleiche N_2 -menge enthaltend wie die übrigen Gruppen, hier die St.-Nlsg demnach ohne NH_4NO_3 angesetzt.

beruhte fast ausschliesslich auf seinem *Fe*-Gehalt, das Resultat war also fast genau so, wie es Olsen bei seinen Versuchen mit *Spirodela* gefunden hatte. Denn die in der Tabelle dargestellte Mehrwirkung von 33% des Erdextractes mit Fe_2Cl_6 -Zusatz gegenüber der Fe_2Cl_6 -Lösung ohne Extract will nicht viel besagen, da die Zuwachs-Tendenz (aus beim vorigen Versuch angeführten Gründen) nicht im Laufe der Kulturdauer festgestellt worden war. Ein mit Olsen's Lösung mit dem gleichen Erdextract wiederholter Versuch gab fast die gleichen Resultate, mit dem Unterschied, dass der Mehrbetrag der mit Extract + Fe_2Cl_6 versetzten Lösung gegenüber der *Fe-citrat*-Lösung ohne Extract nur 7% betrug.

Ich habe diese Versuche mit anderen Extracten und in anderen äusseren Bedingungen nicht wiederholen können, so dass ich mich aller Kommentare enthalten muss. Der Eindruck aber bleibt der — entgegen den Befunden von Bottomley, Saeger und Clark und Roller, dass sich *Spirodela* gegenüber Erdextracten anders verhält als *Lemna*. Sollte das etwa im Zusammenhang mit ihren vielen Wurzeln stehen? Diese Fragen müssen experimentell geprüft und entschieden werden. Hier nur möchte ich betonen, dass *Spirodela*, inbezug auf Lichtbedürfnis, sich völlig anders als *Lemna* verhält. Bei mittleren täglichen Lichtintensitäten von 1100—1250 Lux sistiert sie die normale Entwicklung und beginnt Wintersprosse zu bilden. In den hier vorgeführten Versuchen war allerdings die *Spirodela* nahe an ihrer Lichtminimumgrenze, da die Versuche, der grösseren Temperaturgleichheit halber, an den genannten N-W-N-Fenstern ausgeführt worden waren.

Versuche mit *Hormidium spec.*

Da *Hormidium* am häufigsten, wenn nicht ausschliesslich, meine Versuche mit *Lemna* verdarb, so versuchte ich mich näher mit den Bedürfnissen von *Hormidium* inbezug auf Nährlösung, pH und Licht bekannt zu machen. Ich trachtete vor allen Dingen es in Reinkultur zu erhalten. Die daraufhin gerichteten Bemühungen sind aber bisher fehlgeschlagen. Die *Hormidium*fäden sind reichlich mit Bakterien besetzt, die daran so sehr fest haften, dass sie sich durch den stärksten

Wasserstrom nicht fortführen lassen. In Agarkulturen, wo *Hormidium* sich, im genügenden Licht, ausgezeichnet entwickelt, vermehren sich die Bakterien noch reichlicher als in Lösungen. Verschiedene Desinfektionsmittel schädigten stets stärker das *Hormidium* als die Bakterien. Ich habe ausserdem den Eindruck davongetragen, dass auf *Hormidium* — neben zufälligen Bakterien — spezifische vegetieren; die Artenanzahl der auf *H.* vorkommenden Bakterien ist ziemlich gross, aber stets war auf ihm, gleichgültig, aus welchem Aquarium es stammte und zu welcher Jahreszeit es untersucht wurde, eine Art grosser, etwa $4\times$ langer, an den Enden ziemlich scharf abgeschnittener, sehr wenig körniger Bakterien vorhanden.

Da die orientierenden Versuche schliesslich nicht mit Reinkulturen von *Hormidium* ausgeführt worden sind, so verwendete ich zu denselben nicht watteverschlossene Kolben, doch dieselben Schalen, die für die *Lemna*-Kulturen gebraucht wurden, und genau wie für *Lemna*, mit gelöchertem Cellophan verklebt. *H.* entwickelt sich in solchen Schalen weit besser als in verschlossenen Kolben.

Beimpft wurde stets mit einem kleinen Flöckchen einer *Hormidium*-Vorkultur. Die Impfmenge war also nicht völlig gleich, trotzdem aber, wenn die Belichtungsverhältnisse vor allem, aber auch die übrigen Vegetationsbedingungen günstig waren, glichen sich anfängliche Unterschiede in den Impfmengen recht bald aus, obwohl *H.* eine ziemlich lange Hemmungsphase hat, etwa 8 Tage in guten Lichtverhältnissen. Parallelschalen wiesen sogar, nach über 4-wöchentlicher Kulturdauer, erstaunlich geringe Schwankungen im Gewicht der gebildeten Trockensubstanz.

1. Licht: Eine gewisse Orientierung über das Lichtbedürfnis von *Hormidium* habe ich schon aus den durch *H.* verdorbenen *Lemna*-Versuchen gewonnen. *H.* verdarb nämlich niemals *Lemna*-Kulturen, die im zerstreuten Licht der N-W-N-Fenster aufgestellt waren, dagegen sehr häufig solche, die sich im direkten Licht im Gewächshaus oder in den Südfenstern (während der Frühjahrs- und Sommerferien) des Hörsaales befanden. Gleichzeitig angesetzte Schalen mit *H.*, die zur Hälfte auf den N-W-N-fenstern und den Südfenstern aufgestellt wurden, ergaben nach 4-wöchentlicher Kulturdauer Trockensubstanzunterschiede, die 3500% zu Gunsten

der im direkten Sonnenlicht befindlicher Schalen erreichten: *Hormidium* ist sonach eine Lichtpflanze, im stärkeren Grade noch als *Spirodela*. Allerdings war auch die Temperatur an den Südfenstern bedeutend höher als an den N-W-N-fenstern, jedoch war nicht die Temperatur ausschlaggebend, da am gleichen Südfenster—also in gleicher Temperatur—befindliche Schalen, die mit Gasenetzen zwecks Lichtabstumpfung bedeckt waren, bedeutend geringere Ernten ergaben.

2. pH: Ich habe leider aus den durch *H.* verdorbenen *Lemna*-Versuchen geschlossen, dass *Hormidium* nur in einem pH-Bereich von 4 — 7 sich entwickelt, und habe dementsprechend eine Versuchsreihe mit der Standardnährlösung angesetzt und den Gruppen folgende $[H^+]$ -Konzentrationen erteilt: pH 4,14; 4,20; 4,34; 4,50; 4,76; 4,88; 4,98; 5,12; 5,42; 5,62; 5,92; 6,16; 6,42; 6,60 und 6,98. *Hormidium* entwickelte sich aber in allen diesen (H⁺)-Konzentrationen, es wurde weder die untere noch die obere Entwicklungsgrenze erreicht; die Trockengewichtsbestimmungen haben aber ergeben, dass in genannter Lösung das Optimum der Entwicklung zwischen pH 4,20 und 5,62 lag; in diesen pH-Werten war die geerntete Trockenmasse fast gleich. Bei 4,14 (dem niedrigsten der pH-Reihe) war die Trockensubstanz schon um 20% geringer, desgleichen fiel sie über 5,62 langsam ab, betrug aber bei 6,98 (dem höchsten hier probierten Wert) immer noch fast 50% des beim Optimum erreichten Gewichts. Der pH-Bereich von *Hormidium* scheint sonach recht weit zu sein. Es bleibt noch zu sagen, dass *H.* überall das pH der Nährlösung erhöht hatte, also auch das der neutralen.

3. Nährlösung: Im ganzen wurde *H.* in 8 verschiedenen Nährlösungen kultiviert. Als günstigste erwies sich die auf S. 621 als VI bezeichnete, welche pro Schale 131,4 mg Trockengewicht ergab, und die Olsen'sche Lösung; die schlechteste war meine „Standardlösung“, die in gleichen Bedingungen nur 26,8 mg aufbrachte. Die Ernte war aber von der Konzentration in starkem Maasse beherrscht — offenbar wegen dem Nichterschöpfen der betr. Lösung. In guten Licht- und Temperaturverhältnissen erhielt ich in 34 Tagen als Maximernte 347,4 mg Trockenmasse von der 7-fach konzentrierten Lösung VI, 307,5 mg von der 5-fach konz. Lösung VI und 302,0 mg von der orig. Olsen'schen. Die schwä-

cher konzentrierten Lösungen ergaben Ernten wie die VI von 131,4, die 1/5 Olsen'sche 93,4 mg und die 1/7 Olsen's 92,5 mg. Was die Trockenmassenproduktion anbetrifft, so ist in gleichen äusseren Bedingungen *Hormidium* der *Lemna* weit überlegen. Es ist überdies sehr wenig empfindlich in Bezug auf Konzentration der Nährlösung, da seine Hemmungsphase, soweit es sich aus blosser Beobachtung (und nicht Wägung) schliessen liess, in der VI Lösung genau so lang als war in der 7-fachen Konzentration dieser Lösung.

4. *Fe*-Bedarf: Ein Versuch, ausgeführt zwecks Feststellung des *Fe*-Bedarfes, in 4 Abstufungen von 1 bis 10 mg *Fe* pro Liter, gab keine Resultate; die Trockenmasse war unabhängig von der gebotenen *Fe*-menge. Auch inbezug auf die Art der *Fe*-quelle verhielt sich *H.* gleichgültig: das *Fe* wurde als *Sulfat*, *Chlorid*, *Chlorür*, *Zitrat*, *Azetat*, *Phosphat* und *Karbonat* verabreicht. Überall entwickelte sich *H.* gleich gut. Von Chloroseerscheinungen war nie etwas zu merken, auf *Fe*-freier Lösung hörte die Entwicklung nach einiger Zeit völlig auf, ohne das Erkrankungserscheinungen aufgetreten wären.

5. Bodenextractwirkung: Wegen der bei guten Lichtverhältnissen enormen Vitalität des *Hormidiums* war es von beträchtlichem Interesse, seine Reaction auf Bodenextracte kennen zu lernen. Ich habe darum den unter 3 erwähnten Versuch mit den 8 verschiedenen Nährlösungen zweireihig ausgeführt, nämlich so, dass 2 Schalen von jeder Nährlösung mit je 5,0 mg (trocken) eines aus Gartenerde in üblicher Weise präparierten Erdextractes erhielten. Nach 34-tägiger Kulturdauer erwies es sich, dass der Bodenextract in allen Nährlösungen die Trockenmasse gesteigert hat, allerdings in recht verschiedenem Grade. Den höchsten Effekt gab der Bodenextract mit der Standardlösung (die allein, ohne Extract, am schlechtesten gewirkt hatte), u. zwar betrug hier die Trockensubstanzsteigerung 516%. Der geringste Effekt wurde auf der orig. Olsen'schen Lösung erzielt, u. zw. 6%. Die 1/5 und 1/7 Olsen'schen Lösungen ergeben 166% resp. 199% Steigerung. Im Mittel aller 8 Nährlösungen, von denen die Lösung VI und die Olsen'sche in 3 verschiedenen Konzentrationen zur Anwendung kamen, ergab der Bodenextract, 2,5 mg pro Schale, eine Steigerung von 161%. Also wirkte der Bodenextract günstig auch auf einen derart vitalen und wenig wählerischen Organismus, wie es das hier studierte *Hormidium* ist. Zu einer

näheren Analyse der Extractwirkungen auf *Hormidium* reichen diese Ergebnisse allerdings nicht aus; insbesondere ist das Ergebnis in den 3 verschiedenen Konzentrationen der Olsen'schen Lösung überaus auffallend, umsomehr, als die Erntesteigerung durch Bodenextract in den 3 verschiedenen Konzentrationen der Lösung VI, die, ohne Extract, sich als die bei weitem für *Hormidium* günstigste von allen erwies, fast gleich war in allen 3 Konzentrationen, u. zw. betrug sie 28, 32 und 24%.

Wir sehen somit, dass, was die summarischen Bodenextractwirkungen anbetrifft, sich *Hormidium* nicht wesentlich von *Lemna minor* unterscheidet.

Diskussion.

Eine ausführlichere Diskussion der hier dargestellten Versuchsergebnisse ist überflüssig, da dieselbe schon bei der Besprechung jedes Einzelversuches stattgefunden hat; dort wurden stets auch Erwägungen mit Bezug auf die vorausgegangenen Ergebnisse durchgeführt, was wohl zweckmässiger war, da man näher am Zahlenmaterial sich befand. Ganz allgemein möchte ich nur daran erinnern, dass ja die Bodenextractwirkung, die hier studiert worden war, sich doch allein auf die seit altersher bekannte und bei der landwirtschaftlichen und besonders gärtnerischen Pflanzenproduktion so geschätzte Humuswirkung (auch Komposte, Stalldünger u. s. w.) bezieht. In King's „Forty Centuries of Agriculture in China“ kann man fast aus jeder Blattseite entnehmen, was neben der fleissigen mechanischen Bodenbearbeitung die Zufuhr organischen Düngers in China landwirtschaftlich geleistet hat.

Thaer's Humustheorie war ja, aus reifen Beobachtungen und Erwägungen geboren, nicht nur und allein, wie es Liebig wollte, ein Ausdruck des völligen Unverstehens von Grundtatsachen der pflanzlichen Ernährung. Russel's Zusammenfassung der reichen Rothamsted'schen Erfahrungen, wie Schneidewind's Versuche, Maximalerträge auf verschiedenen Bodenarten mit mineralischer Volldüngung allein zu erhalten, haben doch gezeigt, welch ein wichtiger Faktor in der vom Menschen geregelten Pflanzenproduktion die im Stalldünger u. a. m. vorhandenen Humussubstanzen sind; das

gleiche lässt sich aus vielen landwirtschaftlichen Versuchen Wagner's, Schulze's und Kosiński's folgern. Neuerdings studieren die Humuswirkung in Laboratoriumsversuchen an jungen Pflänzchen Niklewski (an *Sinapis alba*, *Beta vulgaris*, *Brassica rapifera* und *Pinus silvestris*) und A. Hiltzer (an *Secale cereale*, *Triticum sativum*, *Tradescantia fluminensis*, *Acer platanooides* und *Pinus silvestris*), mit positivem Erfolg. Es würde zu weit führen, nähere oder weitere Analogien in der Unzahl landwirtschaftlicher, gärtnerischer und forstlicher Angaben über die Humuswirkung suchen zu wollen.

Die günstige Wirkung des Stalldüngers oder von Komposten kommt sicherlich zu Stande nicht auf Grund der „Besserung“ des Bodens durch irgendeinen Faktor, aber durch das mehr oder weniger harmonische Zusammenwirken einer ganzen Faktorenreihe. Nicht alle davon lassen sich in Wasserkulturen, wie sie hier zur Anwendung kamen, studieren. Bei diesen fallen von vornherein solche Humuswirkungen ab, die sich auf die mechanische Verbesserung des Bodens, auf die Erhöhung seiner wasserhaltenden Kraft, seine Erwärmungsfähigkeit, Durchlüftung u. a. m. beziehen. Es bleiben fast nur chemische Einwirkungen zu studieren. Von diesen liessen sich einige fassen, u. zw.: Humusextracte wirken, in einer nicht näher aufgeklärten Art, durch ihren kolloidalen Zustand; sie wirken ferner durch ihren Gehalt an Mineralstoffen, worunter assimilierbares Eisen vielleicht der wichtigste ist. Durch Adsorptionsvorgänge bewirken sie eine Entgiftung oder physiologische Balancierung der Minerallösungen, und endlich führen sie unbekannte organische Stoffe, die das Wachstum und die vegetative Vermehrungsgeschwindigkeit steigern, und die Bottomley „Auximone“ nannte, und, welche ich hier „Auxanine“ resp. „Poioschizine“ zu nennen vorschlage, da sie beides, sowohl Grössenwachstum, wie Sprossungsgeschwindigkeit steigern. Nun führt Ashby (3, p. 814) die Steigerung der Sprossungsgeschwindigkeit durch Dungextract allein und einzig auf die vermehrte Leistungsfähigkeit des Assimilationsapparates (Vergrösserung der Assimilationszellen und der Chloroplastenzahl), zurück. Dieser Meinung, die ja auf den ersten Blick recht logisch zu sein scheint, war ich selbst, so lange, als ich nicht gleichzeitig mehrere Extracte verglichen habe (Versuch III, p. 616). Erst von diesem Zeitpunkt an wurde ich vorsichtiger und ge-

langte schliesslich zu den Auffassungen, denen ich oben Ausdruck gegeben habe. Schliesslich begründen Ashby's im Experiment erzielte Zahlen durchaus nicht die von ihm gezogene Folgerung, denn, z. B. (p. 809), 0,2 mg Extract bewirkt eine nur 5% betragende Steigerung der Sprossfläche neben einer 33% Vermehrung der Sprosszahl; 2,0 mg bedingen einen Flächenmehrertrag von 26%, dagegen 53% inbezug auf die Sprossanzahl. und 20 mg ergeben eine 33% Steigerung der Fläche und 64% Steigerung der Sprosszahl. Abgesehen aber davon, dass Ashby Flächen ausrechnet und ich das Gewicht bestimme, und davon, dass Ashby als neue Sprosse solche auszählt, die 0,9 mm Durchmesser erreicht haben während ich solche, die 0,5 mm Grösse besitzen, zähle, müsste diese Folgerung Ashby's doch durch direkt auf die Assimilationsleistung und korrelative Sprossbildung gerichtete Experimente bewiesen sein. Eine Steigerung der Assimilationsleistung würde ja denselben Gesamt-Effekt ergeben, ob sie durch die Flächenvergrößerung der Einzelsprosse oder der Gesamtfläche der Kolonie zu Stande käme, da sie sowohl durch zahlreiche kleine wie wenige grosse Individuen erreicht werden könnte. Eine Orientierung würde uns hier erleichtert sein, sofern wir die Lage des „Kompensationspunktes“ bei *Lemna* kennen würden; dieser liegt wohl bei *Lemna* recht tief, wie man aus dem noch ganz passablen Wachstum von *Lemna* bei recht geringen Lichtintensitäten und relativ hoher Temperatur folgern könnte. In dieser Beziehung würde *Spirodela* ein viel günstigeres Objekt abgeben, da bei ihr, ohne Zweifel, der „Kompensationspunkt“ recht hoch liegt und ausserdem die Grösse der Einzelsprosse eines Individuums viel variabler ist wie bei *Lemna*. Es liegt sonach ein recht weites Arbeitsfeld vordemjenigen, der Bottomley's Befunde erklären und analysieren will, und es ist Bottomley's grosses Verdienst, dass er ein derartig empfindliches und darum besonders günstiges Objekt, wie es *Lemna* ist, in den Kreis physiologischer Untersuchungen gezogen hat.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Zwecks Klärung des von Bottomley aufgestellten „Auximon“-problems wurden Studien an *Lemna minor* L., *Spi-*

rodela polyrhiza Schleid. und *Hormidium* (höchstwahrscheinlich) *nitens* Klebs ausgeführt.

2. Die „Auximon“-Wirkung wurde an mit Bodenextrac-
ten versetzten Kulturen untersucht.

3. Alle geprüften Bodenextracte waren wirksam, aber
der Grad ihrer Wirksamkeit war abhängig von der Herkunft
resp. Art des Bodens; je fruchtbarer —nach landwirtschaftlicher
Schätzung—ein Boden war, desto wirksamer war der aus ihm
bereitete wässrige Extract.

4. Die Gesamtwirkung eines Bodenextractes liess sich
zurückführen auf seinen:

- a) kolloidalen Charakter, der eine Entgiftung resp. Balan-
cierung mineralischer Nährlösungen bewirkte,
- b) Mineralgehalt, der ev. geringe Mengen von anorgani-
schen „Stimulatoren“ enthielt,
- c) Gehalt an leichtassimilierbarem Eisen,
- d) Gehalt an organischen Stoffen, unbekannter Natur
und Herkunft.

5. Der gleiche Bodenextract wirkte in verschiedenen
Konzentrationen der gleichen mineralischen Nährlösung ver-
schieden, desgleichen in verschiedenen Nährlösungen.

6. Daraus, wie auch besonders aus der Wirkungsweise
gleicher Mengen verschiedener Extracte in der gleichen Nähr-
lösung wurde der Schluss gezogen, dass die organischen Be-
standteile von Bodenextrac-ten zwei Faktoren enthalten, u. zw.
einen, der das Grössenwachstum günstig beeinflusst und pro-
visorisch „Auxanin“ genannt, und einen anderen, der die
Sprossungsgeschwindigkeit steigert und darum die Populations-
vermehrung beschleunigt, und der provisorisch „Poioschizin“
benannt wurde.

7. Im Anschluss daran wird eine allgemeine Klassifizie-
rungsterminologie der Wachstums- und Zellteilungs- resp.
Vermehrungsvorgänge vorgeschlagen.

8. Es wurde festgestellt, dass die Auximonwirkung von
Bodenextrac-ten bei *Lemna* nicht den Charakter von „Bios“
oder „Allelokatalyse“ besitzt.

9. Die Ashby'sche Auffassung von der „katalytischen“
Wirkung der organischen Extrac-tenstoffe konnte nicht bestätigt
werden.

10. Auch Olsen's Anschauung, dass sich die Extractwirkung auf Eisenwirkung allein zurückführen lasse, konnte nicht bestätigt werden.

11. Das Verhalten von *Lemna* einerseits und *Spirodela* resp. *Hormidium* anderseits dem Licht gegenüber weist grosse Unterschiede auf. *Lemna* ist lichttolerant und verträgt sowohl hohe als auch recht niedrige Lichtintensitäten, während *Spirodela* in Lichtintensitäten von im Mittel etwa 1000—1250 Lux¹⁾ ihr Wachstum sistiert und — ohne Rücksicht auf die Jahreszeit — Winterknospen bildet. Auch *Hormidium* verlangt zur normalen Entwicklung hohe Lichtintensitäten.

12. Bodenextracte erhöhen in *Lemna*-Kulturen ganz äussergewöhnlich die Mikroorganismenzahl, in stärkerem Grade in der Nährlösung als an den *Lemna*-Wurzeln selbst.

Literaturverzeichnis.

1. Ashby, E., Bolas, B. D. and Henderson F. Y. Annals of Botany 1928. **42**. 771.
2. — ibid. 1929. **43**. 333.
3. — " " " 805.
4. Bassalik, K. Compte-rendu du III. Congr. Bot. Slaves. Varsovie 1931.
5. — et Neugebauer, J. C. r. d. l. Soc. Sc. Lettr. d. Varsovie. 1930. **23**. Cl. IV. 108.
6. — i — Acta Soc. Bot. Pol. 1931. **8**. 213.
7. — u. — ibid. 1933. **10**. 481.
8. Bottomley, W. B. Annals of Botany. 1914. **27**. 531.
9. — ibid, 1920. **34**. 345.
10. — " " " 353.
11. — Proc. Royal Soc. Ser. B. 1920. **91**. 83.
12. Boysen Jensen, P. Bioch. Ztschr. 1931. **236**. 205.
13. — ibid. 1932. **250**. 270.
14. Clark, N. A. and Roller, E. M. Soil Sce. 1924. **17**. 193.
15. — Plant Physiol. 1926. **1**. 273.
16. — Soil Sce. 1931. **31**. 299.
17. Hilitzer, A. Beih. Bot. Ctrbl. 1932. **49**. 467.
18. Hopkins, E. F. and Wann, F. B. Bot. Gaz. 1927. **84**. 407.
19. Kosiński, I. Roczn. Nauk Roln. 1907. **3**. 225.
20. Lemmermann und Wiessmann. Zschr. f. Pflernährg u. Düng. A. 1925. **13**. 28.
21. Mockeridge, F. A. Bioch. Journ. 1920. **14**. 432.
22. — Annals of Bot. 1924. **38**. 723.

¹⁾ Bei der Drucklegung wurde auf S. 591 ein Druckfehler übersehen; Zeile 2 muss es nicht „150—200 Lux“ heissen, aber „1000—1250 Lux“.

23. N ě m e c, B. C. r. du III. Congr. Bot. Slaves, Varsovie. 1931.
 24. N i k l e w s k i, B. Wkp. Zw. Kół Dośw. w Poznaniu. 1931. Nr. 16. War-
szawa.
 25. — Jahrb. wiss. Bot. 1933. **78**.
 26. N i e l s e n, N. Jahrb. wiss. Bot. 1930. **73**. 125.
 27. — Bioch. Ztschr. 1932. **249**. 196.
 28. O l s e n, C. Compt. rend. d. Lab. Carlsberg. 1930. **18**. Nr. 1.
 29. R o b e r t s o n, T. Br. Bioch. Journ. 1915. **15**. 595, et ibid. 612.
 30. S a e g e r, A. Journ. Gen. Physiol. 1925. **7**. 517.
 31. U s p e n s k i j, E. E und U s p e n s k a j a W. J. Ztschr. Bot. 1925.
17. 273.
 32. T h e t S u, M. and A s h b y, E. Annals of Bot. 1929. **43**. 329.
 33. W i l d i e r s, E. La Cellule. 1901. **18**. 313.
-