EESTI VABARIIGI TARTU ÜLIKOOLI

TOIMETUSED

ACTA ET COMMENTATIONES

UNIVERSITATIS TARTUENSIS

(DORPATENSIS)

A

MATHEMATICA, PHYSICA, MEDICA

XXIII

TARTU 1932

EESTI VABARIIGI TARTU ÜLIKOOLI

TOIMETUSED

ACTA ET COMMENTATIONES

UNIVERSITATIS TARTUENSIS

(DORPATENSIS)

A

MATHEMATICA, PHYSICA, MEDICA

XXIII

TARTU 1932

K. Mattieseni trükikoda o/ü., Tartu, 1932.

Sisukord. — Contenta.

1. **Jaan Port.** Untersuchungen über die Wirkung der Neutralsalze auf das Keimlingswachstum bezüglich der Abhängigkeit von ihrer Konzentration.
2. **E. Markus.** Chorogenese und Grenzverschiebung.
3. **A. Öpik.** Über die Plectellinen.
4. **J. Nuut.** Einige Bemerkungen über Vierpunktaxiome.
5. **Karl Frisch.** Die Veränderungen der klimatischen Elemente nach den meteorologischen Beobachtungen von Tartu 1866—1930.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE WIRKUNG DER NEUTRALSALZE AUF DAS KEIMLINGSWACHSTUM BEZÜGLICH DER ABHÄNGIGKEIT VON IHRER KONZENTRATION

VON

JAAN PORT

TARTU 1932

K. Mattiesens Buchdruckerei Ant.-Ges., Tartu 1932.

Einführung.

Wenn wir die Geschichte der speziellen Physiologie des Keimens verfolgen, so sehen wir, dass schon die ältesten Naturforscher, Botaniker und Pflanzenphysiologen sich mit dem Problem der Wirkung der Salze auf das Keimen und Pflanzenwachstum befasst haben, so z. B. A. v. Humboldt (1794), Saussure (1804), Remond (1828), Otto (1849), Fleischer (1851), Vonhausen (1858), Sachs (1860), Nobbe und seine Mitarbeiter (1862—1876), Knop (1864), Kerner (1873), C. Haberlandt (1874) u. a.

Seit 1886—1895, wo W. Pfeffer seine wichtigsten Schriften veröffentlicht hatte, nahmen auch die Arbeiten auf dem Gebiete der Keimungsphysiologie grösseren Umfang an: Dixon (1901), O. Loew (1903—1911), Bokorny (1897—1913), Kahenberg und True (1896), Micheels (1907—1909).

Die moderne Plasmaforschung, die das Plasma als ein System der kolloidalen Komponenten betrachtet, fand schon zu jener Zeit allgemeine Anerkennung. Es wurde nun die Wirkung der Salze auf das Plasma vom kolloidchemischen und physikalischen Standpunkte aus betrachtet (Puriewitsch 1898, Harvey 1901—1914, Pauli 1902—1910, Nabokich 1908, Lillie 1907—1913, Loeb 1910—1911, Osterhout 1911—1919, Lepeschkin 1910—1913, Czapek 1910—1914, Borowikow 1915 u. a.).

Besonders wichtig in dieser Beziehung sind die modernen Plasmaforschungen von Ruhland (1909), Brenner (1918), Tröndle (1918), Hansteen-Cranner (1919), Fitting (1915—1919), Kaho (1920—1923) und Ruhland-Hoffmann (1925), die die Wirkung der Salze auf das lebende Plasma viel tiefer und gründlicher als vorher untersuchen. Von den Gesichtspunkten der letztgenannten Forscher aus zeigen sich die Wirkung der Salze auf das Plasma, die Enzymfrage und die Frage der H-Ionenkonzentration von ganz neuen Seiten.

In den zwanziger Jahren dieses Jahrhunderts hat Popoff die keimphysiologische Forschung durch seine „Theorie der Stimulation" in andere Bahnen gelenkt. Nachdem Popoff behauptet hatte, dass man durch Behandlung des Saatgutes mit „Reizchemikalien" die Ernteerträge stark vergrössern könne, haben sich viele Forscher mit der Lösung dieser Frage befasst. Es hat sich aber bald herausgestellt, dass die Stimulation im Popoff'schen Sinne sich weder bestätigt noch verwerten lässt (Gassner 1926, Bredemann 1926).

In letzter Zeit werden die keimphysiologischen Probleme wieder von rein physiologischem Standpunkt betrachtet von Boas-Merkenschlager (1922), Olsen (1923), Merkenschlager (1924), Lundegårdh (1924), Lundegårdh-Morávek (1924), Schaffnit (1925), Becker (1926), Arrhenius (1922/24), Rudolfs (1925), Porodko (1927), Gurewitsch (1929), Brauner (1930).

Beschäftigt man sich mit der Literatur der Plasmaforschung oder Keimungsphysiologie, so sieht man bald, dass bei den verschiedenen Autoren die Versuchsresultate in betreff der Wirkung der Salze auf das Plasma, auf das Keimen und Keimlingswachstum selten übereinstimmen.

Die Ursachen dieses Auseinandergehens liegen in einzelnen Fällen in der Ungleichheit der Untersuchungsobjekte, in anderen in der Verschiedenheit der Versuchsbedingungen.

Unter anderen Versuchsbedingungen spielen die Salzkonzentrationen eine sehr wichtige Rolle. Sie werden selten in erforderlichem Masse berücksichtigt. Es ist aber selbstverständlich, dass man mit variierenden Salzkonzentrationen auch bei ein und demselben Objekt verschiedene Resultate erzielen kann. Meistens werden die Zellen, das Saatgut und die Keimlinge mit zu hohen Salzkonzentrationen behandelt, worauf schon Czapek (1913) die Aufmerksamkeit gelenkt hat. Man kann ja rein theoretisch voraussagen, dass jedes Salz, jede Säure und Lauge in höheren Konzentrationen das lebende Plasma tötet und dass die Plasmafunktionen nur von bestimmten optimalen Konzentrationen gefördert werden. Es ist nicht nur vom praktischen, sondern auch vom rein wissenschaftlichen Standpunkte aus wichtig zu wissen, welches diese optimalen Konzentrationen der einzelnen Salze oder anderen Chemikalien für die verschiedenen Pflanzenobjekte sind.

In der landwirtschaftlichen Literatur hat man die Wirkung der Salze auf das Pflanzenleben meist nur vom praktischen Standpunkte aus betrachtet. Man hat z. B. bei der Sterilisation des Saatguts mit verschiedenen Chemikalien festgestellt, wie die betreffenden Sterilisationsmittel das Keimen der Samen beeinflussen, d. h. ob sie schädlich sind oder nicht. Andererseits war man bestrebt, die Wirkung der Kunstdüngungsmittel auf das Keimen und die Ernteerträge festzustellen. Im letzteren Falle ist die Wirkung der Salze hauptsächlich nur hinsichtlich zweier Momente des Pflanzenlebens — des Keimens und des Fruchtertrages — untersucht worden; die anderen Momente hat man nur beiläufig berücksichtigt. Es ist aber ohne weiteres klar, dass das Pflanzenwachstum und der Ernteertrag nicht nur von der Keimung und deren Geschwindigkeit bestimmt werden, und dass alle Stufen des Pflanzenwachstums eine eingehende Durchforschung erfordern.

Deshalb habe ich in meinen Versuchen die Wirkung der Neutralsalze auf das Keimlingswachstum, also auf diejenige Wachstumsperiode, wo die Keimlinge sich auf Kosten der Reservestoffe nähren, einer Betrachtung unterzogen.

Die Versuche wurden grösstenteils im Laboratorium der pflanzenphysiologischen Versuchsstation der Lehr- und Forschungsanstalt für Gartenbau in Berlin-Dahlem in den Jahren 1927—1929 ausgeführt und im pflanzenphysiologischen Laborotorium des Botanischen Instituts der Universität Tartu in den J. 1929—1931 ergänzt und nachgeprüft. Ich fühle mich verpflichtet, den Leitern dieser Institute — Herrn Prof. Dr. G. Höstermann-Berlin-Dahlem und Herrn Prof. Dr. H. Kaho-Tartu — für ihr stetiges freundliches Entgegenkommen und für die materielle Unterstützung meiner Arbeiten meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Methodisches.

Dauer der Versuche.

Ich habe mir die Aufgabe gestellt, die Wirkung der Salze nur auf das Keimlingswachstum zu untersuchen, also in der Wachstumsperiode, in der die Keimlinge sich auf Kosten der in den Samen aufgespeicherten Reservestoffe nähren. Diese Periode dauert je nach den Versuchsbedingungen und den Reservestoffmengen der Samen verschieden lange: so z. B. bei Getreidesamen bei t^0 15—18^0 C bis 10 Tage, bei Leguminosensamen aber viel länger.

Da meine Versuche im Dunkeln (in Thermostaten) ausgeführt wurden, konnte ich nur das Wachstum derjenigen Keimlingselemente berücksichtigen, welche sich im Dunkeln mehr oder weniger normal entwickeln, also der Koleoptile, Hypokotyle und Wurzeln. Unter diesen Versuchsbedingungen sind die Koleoptile der Getreidekeimlinge stets schon in 7 Tagen so weit entwickelt, dass sie in vielen Fällen von den ersten Blättern durchbrochen werden. Die Entwicklung der freien Blätter im Dunkeln ist aber keine normale Wachstumserscheinung: sie geht viel rascher vor sich als das Koleoptilwachstum, und man kann den Zuwachs an Blättern nicht ohne weiteres zur Koleoptillänge hinzuaddieren.

Die Linsenkeimlinge aber, mit denen ich ebenfalls gearbeitet habe, besitzen unverzweigte Hauptwurzeln nur bis zum achten Keimungstage; dann bekommen sie in ungleicher Zahl die Nebenwurzeln, welche genau zu messen und zu schätzen schwierig ist.

Aus den erwähnten Gründen konnte ich meine Versuche nur je 7 Tage lang (in einigen Fällen, z. B. bei höheren Temperaturen, sogar nur 6 Tage lang) fortsetzen.

Saatgut.

Bei den keimungsphysiologischen Versuchen hat die Gleichheit des Saatgutes die grösste Bedeutung. Es kommen darum für diese Zwecke hauptsächlich nur Samen von reinen Linien in Betracht. Die Samenzuchtstation Jõgeva-Estland hat mich liebenswürdigerweise mit solchem Saatgut von Avena, Secale und Triticum versorgt, wofür ich Herrn M. Pill, Direktor der Station, meinen aufrichtigen Dank ausspreche. Das Saatgut von Avena und Secale stammte aus der Ernte des Jahres 1927, dasjenige von Triticum aus den Jahren 1927 und 1929.

Von anderen Pflanzensamen (z. B. Lens esculenta), mit welchen ich einen Teil meiner Versuche ausgeführt habe, konnte ich Samen von reinen Linien leider nicht beschaffen.

Ich habe für meine Versuche in erster Linie die Getreidesamen gewählt:

1) Weil ich von diesen ein wirklich gutes, einheitliches, frisches und schnellkeimendes Samenmaterial (von reinen Linien!) bekommen konnte.

2) Weil die Koleoptile der Getreidekeimlinge von sehr einfachem Habitus und leicht messbar sind.

3) Weil bei Hafer- und Weizenkeimlingen die Zahl der ersten Wurzeln eine konstante ist: bei Weizen 6 (resp. 5 — je nach den Sorten), bei Hafer 4. (Bei Roggen dagegen schwankt die Wurzelzahl zwischen 4 und 7; deshalb habe ich hier die Wurzelmessungen unterlassen.)

4) Weil die Anatomie der Getreidekörner eingehend durchforscht ist (Nobbe, Brown, Schroeder, Rippel, Wittmack, Haberlandt, Hartig, Günther, Körnicke), so dass wir das Samenmaterial kennen.

5) Weil die Integumente der Samenkörner von Secale und Triticum dünn und für Wasser leicht durchdringbar sind. Aber auch die dicken Spelzen von Avena bilden in dieser Hinsicht keine grossen Hindernisse, so dass alle Getreidesamen leicht quellen.

6) Alle erwähnten Getreidesamen keimen sehr schnell (binnen 36—48 Stunden) und ausserdem das ganze Jahr hindurch gleich gut, so dass man mit ihnen ununterbrochen arbeiten kann. Sie behalten ihre Keimkraft viele Jahre hindurch, was bei langdauernden Versuchen von grosser Bedeutung ist.

Es sei hier noch darauf hingewiesen, dass von Haferkörnern für die Versuche nur ausgewählte Aussenkörner verwendet wurden.

Von den eiweisshaltigen Leguminosesamen habe ich die Linsensamen gewählt, weil sie ebenfalls schnell und gleichmässig quellen und binnen 36—48 Stunden bei 18° C aufkeimen. Die Samen der anderen Leguminosen (Phaseolus, Pisum, Lupinus, Vicia) sind zu gross oder zu dick und brauchen zum Quellen und Keimen viel mehr Zeit.

Ich habe ferner die Absicht gehabt, meine Versuche auch mit einigen Ölsamen auszuführen, um einen gesamten Überblick über die Wirkung der Neutralsalze auf die 3 Hauptreservestoffgruppen in den Samen bei dem Keimlingswachstum zu gewinnen, musste aber aus verschiedenen Gründen die letztgenannte Samengruppe vorläufig weglassen.

Keimbett.

Auch das Keimbett spielt bei den keimungsphysiologischen Versuchen eine wichtige Rolle.

Will man die Wirkung der Salze auf das Keimlingswachstum feststellen, dann muss das Keimbett sauber, sterilisierbar und neutral sein, auch darf es keine löslichen Stoffe enthalten. Keimbetten aus Sand, Erde, Torfmull, Sägemehl oder dergleichen Material kann man aus den soeben erwähnten Gründen hier nicht verwenden, sondern nur reines Filtrierpapier und durchlöcherte Paraffinplatten. Die Versuchslösungen verwahrt man in Flaschen und Schalen aus Jenaglas.

Da ich bei meinen Massenversuchen meistens mehr als 100 Flaschen und Doppelschalen täglich gebraucht habe, konnte ich aus materiellen Gründen mir

leider keine Gefässe aus Jenaglas beschaffen und habe meine Versuche in Doppelschalen aus hitzefestem gewöhnlichem Glas ausgeführt.

Diese Doppelschalen, oder bei den mikroskopischen Untersuchungen auch die Petrischalen, hatten geschliffene Ränder und ihre Grösse betrug: 6,5 cm Höhe und 12 cm Durchschnitt. Die Schalen wurden jedesmal nach dem Gebrauch mit einer Lösung von konz. $H_2SO_4 + K_4Cr_2O_7$ gespült, dann gründlich mit Leitungswasser gewaschen und mit destilliertem Wasser gespült; darauf liess ich sie ablaufen und sterilisierte sie im Trockenschrank 2 Stunden lang bei einer Temperatur von ca 110° C. Die Sterilisation wurde meistens 2 mal wiederholt.

Die bei den Versuchen verwendeten Salze stammten von der Firma Kahlbaum-Berlin und waren mit der Marke: „zur Analyse" versehen; die aus reinster Zellulose fertiggeschnittenen Filtrierpapierscheiben kamen von der Firma Schleicher und Schüll in Düren.

Da die Ausführung der Versuche sehr viel Wasser verlangte, musste vom Gebrauch des doppelt destillierten Wassers abgesehen und nur gewöhnliche Aqua destillata, deren pH 5,8—5,9 betrug, verwendet werden.

Messungen.

Die Unterschiede der Wirkung der Salze auf das Keimlingswachstum lassen sich schwer genau feststellen.

Durch die Längemessungen der Koleoptile (Stengel) und Wurzeln der Keimlinge können wir nur die Unterschiede des Wachstums der betreffenden Keimlingselemente in die Länge in verschiedenen Lösungen gut und genau bestimmen. Die Abweichungen des Wachstums in die Dicke müssen aber dabei

Tabelle 1.

Wirkung der Salze auf das Keimlingswachstum von Triticum vulgare. Dauer der Versuche 144 St. Temp. 19.5° C.

Salze	Konz. norm.	Koleoptil			Wurzel		
		Länge %	Rohgewicht %	Trockengew. %	Länge %	Rohgewicht %	Trockengew. %
KCl	0.1	76.9	73.1	87.7	62.7	76.8	80.0
	0.01	103.9	111.6	101.7	94.9	114.8	107.5
	0.001	117.8	125.5	113.5	118.9	123.2	117.5
	0.0001	98.2	98.3	96.5	106.9	114.3	105.0
KNO_3	0.1	89.4	94.6	105.7	57.1	77.6	72.0
	0.01	125.7	128.9	123.4	96.5	111.7	97.2
	0.001	112.3	121.2	116.2	103.3	110.5	97.7
	0.0001	102.5	112.3	112.2	104.9	104.7	98.1
K_2SO_4	0.1	84.0	77.2	79.8	51.9	51.5	61.5
	0.01	101.8	100.7	109.3	90.5	77.7	88.5
	0.001	112.3	103.5	100.6	117.7	105.3	110.0
	0.0001	104.9	97.6	97.9	101.4	100.7	103.8
Destill. Wasser		100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
		7.7 cm	903 mg	88 mg	39.0 cm	675 mg	58.7 mg

unbeachtet bleiben. Es ist überhaupt sehr schwer, Verschiedenheiten des Wachstums in die Dicke zu ermitteln und dazu eine brauchbare Methode zu finden.

Durch das Rohgewicht kann man die Unterschiede des Längen- und Dickenwachstums der Koleoptile und Stengel und ebenfalls den Wassergehalt bestimmen. Bei den dünnen Wurzeln der Getreidekeimlinge können dabei aber grosse Fehler entstehen, weil es bei den Versuchen auf Filtrierpapier praktisch unmöglich ist, alle Wurzeln gleich schnell — ohne dass sie vertrocknen — und mit allen Wurzelhaaren vom Keimbett loszulösen.

Das Trockengewicht kann uns wiederum nur über die Trockensubstanzmengen genaue Resultate geben, es sagt uns aber nichts über den Wassergehalt der betreffenden Organe und über ihr normales Aussehen, auf das es bei den lebenden Pflanzenzellen und Organen hauptsächlich ankommt. Durch das Wegbleiben der Wurzelhaare können aber auch hier Ungenauigkeiten entstehen.

Daraus sehen wir, dass jede Messmethode uns nur einseitige und nicht ganz genaue Resultate über die Wirkung der Salze auf das Keimlingswachstum geben kann.

Wie die Resultate der Wachstumsbestimmungen nach verschiedenen Messmethoden sich zueinander verhalten, kann man aus der Tabelle 1 ersehen.

Bei der Betrachtung der Angaben dieser Tabelle fällt zuerst ins Auge, dass die Zahlen der Länge, des Roh- und des Trockengewichtes einigermassen einander parallel gehen: von den stärksten bis zu den optimalen Salzkonzentrationen steigen und dann wieder fallen. Sonst sind aber die Werte der betreffenden Grössen sehr verschieden, was darauf hindeutet, dass die Salze und Salzkonzentrationen das Längenwachstum, den Wassergehalt und die organische Stoffbildung verschieden beeinflussen: dies kommt bei der graphischen Darstellung (Fig. 1) sehr gut zum Ausdruck. Worauf diese Unterschiede zurückzuführen sind, davon wird später (siehe S. 122) die Rede sein. Jedenfalls geht aus dem Obigen hervor, dass es sehr wichtig ist, die Wirkung der Salze nicht nur nach einer, sondern nach verschiedenen Messmethoden zu bestimmen.

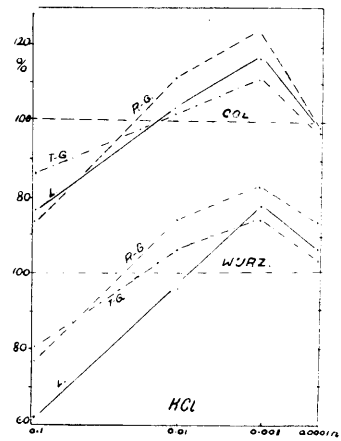


Fig. 1.

Da die Messungen der Länge leichter als die Gewichtsbestimmungen auszuführen sind und die Längenwachstumskurven sich im ganzen zwischen den Roh- und Trockengewichtskurven halten (siehe Fig. 1), bin ich bei dieser Messmethode geblieben und habe die anderen nur als Hilfsmethoden benutzt (Siehe Tab. 34 u. 35).

Gang der Versuche.

Für die Versuche wurden ± gleich grosse Samen, deren Grösse die durchschnittliche mittlere Grösse des Saatgutes etwas überstieg, ausgewählt. Von diesen Samen wurden je 15 oder 20 St. in die Doppelschalen auf 5 Filtrier-

papierscheiben gelegt, die mit 10 oder 15 ccm von Salzlösungen getränkt wurden. Die Roggen- und Weizenkörner wurden mit der Rillenseite, die Haferkörner mit der Innenseite nach unten gelegt. Nach 48 oder 72 Stunden wurden aus jeder Schale von den keimenden Samen je 5 Stück, bei denen sich zu dieser Zeit ein ungleiches (zu starkes oder zu schwaches) oder mangelhaftes Keimlingswachstum geäussert hatte, beseitigt, so dass in jeder Versuchsserie stets nur die gleiche Zahl von Keimlingen (10 oder 15) zurückblieb. Die Zahl der Keimlinge in jeder Schale wurde nicht zu gross genommen, um den Keimlingen genügend Platz für die Wurzelentwicklung zu lassen und dadurch das Auspräparieren der Wurzeln aus dem Keimbett zu erleichtern.

Alle Versuche wurden in Thermostaten bei konstanter Temperatur ausgeführt. Nach 12 oder 24 Stunden wurden die Versuchsschalen jedesmal durchgesehen und gelüftet. Um das Verdunsten des Wassers aus den Versuchslösungen und dadurch die Veränderung der Salzkonzentrationen der Lösungen zu verhindern, wurden einige offene Schalen mit Wasser in die Thermostaten gestellt, so dass die Luft dort immer mit Wasserdampf ± gesättigt war.

Bei langdauernden Versuchen können zuweilen Schwankungen im Keimlingswachstum vorkommen. Um diese ausschalten zu können, habe ich bei jeder Versuchsserie Kontrollversuche mit Aq. destill., Leitungswasser und Knopscher Nährlösung (ohne Fe) angestellt. Durch diese Kontrolle war ich immer über den Gang der Versuche orientiert. Auch war es mir durch diese Kontrolle möglich, die Ergebnisse der verschiedenen Serien miteinander zu vergleichen und die Gesamtresultate tabellarisch zusammenzustellen.

Vorversuche.

1. Die Wirkung der Wassermenge des Keimbettes auf das Keimlingswachstum.

Bevor ich zu meinen eigentlichen Versuchen übergehen konnte, musste ich eine Reihe von Nebenfragen experimentell zu beantworten suchen, um über die verschiedenen Versuchsbedingungen einen richtigen Überblick zu bekommen.

Zuerst entstand die Frage, wieviel man für die betreffende Samenzahl — 10 oder 15 Stück — Wasser resp. Lösungen nehmen muss und wieviel Filtrierpapierscheiben anzufeuchten sind, damit die Samen gut keimen und die Keimlinge 7 Tage lang unbehindert weiterwachsen können.

Um die optimalen Wassermengen im Keimbett mit 5 Filtrierpapierscheiben festzustellen, wurden folgende Versuche ausgeführt.

Die 5 Filterscheiben wurden in Doppelschalen mit verschiedenen Mengen von destilliertem Wasser (5, 7.5, 10 und 15 ccm) angefeuchtet und in jede Schale 20 Samenkörner von Avena sativa zum Keimen hineingebracht. Nach 48 Stunden wurde die Zahl der gekeimten Samen auf 15 reduziert. Dauer der Versuche 7×24 Stunden. Temp. 18.2° C. Die Ergebnisse der Versuche sind in der Tabelle 2 zusammengefasst.

Aus den Angaben dieser Tabelle ersehen wir, dass das Koleoptilwachstum mit dem Steigen der Wassermenge erst mehr, dann weniger zunimmt. Das Wurzelwachstum steigt aber auf 5 Filterscheiben nur bis 10 ccm Wasser, bei

Tabelle 2.

Die Wirkung der abs. Wassermenge auf das Keimlingswachstum von Avena sativa.

Temp. 18.2° C.

Zahl der Filterscheiben	Wassermenge in ccm	a		b		c	a + c	V
		Koleoptillänge in cm	δ ± cm	Gesamtlänge der Wurzel in cm	δ ± cm	Mittlere Wurzellänge in cm	Mittl. Wl. + Koleoptillänge in cm	b : a
5	5	7.0	0.46	20.5	1.19	5.1	12.1	2.92
5	7.5	8.2	0.31	26.0	1.43	6.5	14.7	3.17
5	10	8.5	0.37	28.9	1.49	7.2	15.7	3.40
5	15	9.0	0.30	23.9	1.12	5.9	14.9	2.65

Tabelle 3.

Die Wirkung der Filterscheibenzahl und der abs. Wassermenge auf das Keimlingswachtum von Lens esculenta.

Temp. 19.6° C.

Wassermenge →	Auf jede Filterscheibe 1 ccm Aq. dest.			Auf jede Filterscheibe 1,5 ccm Aq. dest.			Auf jede Filterscheibe 2 ccm Aq. dest.			Auf jede Filterscheibe 3 ccm Aq. dest.		
Filtersch.-zahl.	a	b	a + b	a	b	a + b	a	b	a + b	a	b	a + b
	Steng. cm	Wurz. cm	S. + W. cm	Steng. cm	Wurz. cm	S. + W. cm	Steng. cm	Wurz. cm	S. + W. cm	Steng. cm	Wurz. cm	S. + W. cm
5	1.30	6.45	7.73	4.01	8.26	12.27	7.33	8.40	15.73	7.25	7.88	15.13
7	1.55	6.40	7.95	5.33	8.30	13.63	7.21	8.54	15.75	7.10	7.52	14.62
10	1.75	6.44	8.19	6.07	8.47	14.54	7.10	7.60	15.70	6.78	7.42	14.20

noch höheren Wassermengen nimmt das Wurzelwachstum bedeutend ab. Auch das Gesamtwachstum der Keimlinge (= mittleres Koleoptilwachstum + mittleres Wurzelwachstum) hat sein Maximum bei 10 ccm Wasser erreicht.

Wenn wir die gesamte Wurzellänge (b) durch die Koleoptillänge (a) dividieren, dann zeigen uns die Quotienten (die Zahlen der letzten Spalte der Tabelle), wo das Wurzelwachstum am günstigsten vor sich geht. Aus den Zahlen der letzten Spalte können wir ersehen, dass dieses Verhältnis bei 10 ccm Wasser am günstigsten ist.

Wir sehen also, dass auf 5 Filtrierpapierscheiben das optimale Wachstum der Haferkeimlinge bei ca. 10 ccm Wasser erzielt wird, was der Wasserkapazität 2 ccm auf 1 Filtrierpapierscheibe entspricht.

Weiter entstand die Frage, ob für Keimungsversuche 5 Filtrierpapierscheiben genügen oder ob man diese Zahl, besonders bei Versuchen mit grösseren Samen, vergrössern müsse.

Zur Beantwortung dieser Frage habe ich einige Serien von Versuchen mit Lens esculenta ausgeführt. In jede Doppelschale wurden je 5, 7 und 10 Filtrierpapierscheiben gelegt und diese mit verschiedenen Mengen Wasser angefeuchtet. Die Zahl der Samen war 15, die nach 48 Stunden auf 10 reduziert wurden. Temperatur 19.6° C, Versuchsdauer 8 × 24 Stunden. Die Resultate dieser Versuche sind in der Tabelle 3 wiedergegeben.

Aus dieser Tabelle ersehen wir, dass bei der Wasserkapazität 1 ccm auf jede Filterscheibe das Stengelwachstum mit der Vergrösserung der Filterzahl etwas steigt, das Wurzelwachstum aber ± unverändert bleibt. Am Gesamtwachstum bemerken wir mit der Vergrösserung der Filterzahl eine kleine Zunahme.

Bei 1.5 ccm Wasser auf jede Filtrierpapierscheibe sind die Verhältnisse etwas verschieden: mit der Vergrösserung der Filterzahl steigt das Wurzelwachstum schwach, das Stengelwachstum aber bedeutend mehr.

Bei 2 ccm Wasser auf jede Filterscheibe zeigen die Wurzeln noch einen sehr kleinen Zuwachs mit dem Steigen der Filterzahl, das Stengelwachstum dagegen einen Rückgang.

In dem letzten Falle — 3 ccm Wasser auf jede Filterscheibe — wird das Wurzel- wie das Stengelwachstum mit dem Steigen der Filterzahl herabgesetzt.

Wir haben also gesehen, dass das maximale Gesamtwachstum der Keimlingselemente von Lens bei 2 ccm Wasser auf jede Filterscheibe erreicht wird, und bei dieser Wassermenge können die Keimlinge auf 5 Filterscheiben noch ebenso gut wachsen wie auf mehr Filterscheiben.

Auf Grund der obigen Versuche habe ich bei meinen speziellen Versuchen stets 5 Filtrierpapierscheiben auf jede Versuchsschale verwendet und diese mit 10 oder 15 ccm von den betreffenden Lösungen angefeuchtet. Je mehr von den Lösungen verwendet wurde, desto leichter liessen sich die Wurzeln vom Keimbette loslösen. Im Hinblick darauf habe ich bei den gewichtsanalytischen Bestimmungen je 15 ccm Lösungen auf jede 5 Filterscheiben verwendet, um die Wurzeln leichter und unverletzt vom Keimbette lösen zu können.

2. Über die Wirkung der Salze in verschiedenen Konzentrationen auf die Quellung der Samen.

Aus den Untersuchungen von Hoffmann (zitiert nach Nobbe's Samenkunde) ist bekannt, dass die Menge des Quellungswassers von der Natur der Reservestoffe in den Samen abhängt und dass die proteinhaltigen Samen bei der Quellung viel mehr Wasser aufnehmen können als die stärke- oder ölhaltigen Samen. So z. B. ist die Menge des Quellungswassers nach R. Hoffmann im Verhältnis zum Trockengewicht: bei Erbsen 106.8%, bei Saubohnen 104.0%, bei weissen Bohnen 92.1%, bei Linsen 93.4%, bei Weizen 45.5%, bei Gerste 48.2%, bei Roggen 57.7%, bei Hafer 59.8%, bei Raps 51.0%, bei Ölrettich 8.0%, bei Hanf 43.0%, bei Sonnenblumen 56.5%.

Wie die Salze die Quellung der Samen im Verhältniss zur Konzentration beeinflussen, darüber finden wir in der Literatur nur mangelhafte Angaben. So hat Schroeder (1911) gefunden, dass die $^1/_1$ n. u $^1/_5$ n. Konzentrationen von KCl, KNO_3, K_2CO_3, NaCl, Na_2CO_3, Na_2SO_4, NaF, $BaCl_2$ und $MgSO_4$ die Quellungswassermenge bei Weizenkörnern herabsetzen. In verschiedenen Konzentrationen von NaCl wurde die Quellungswassermenge bei Weizenkörnern mit dem Steigen der Salzkonzentrationen herabgesetzt, bei Erbsensamen aber nicht: hier wurde die Quellungswassermenge in 20% Salzlösung sogar grösser gefunden als in 10% Lösung. Da Schroeder mit ziemlich hohen Salzkonzentrationen ($^1/_1$ n. u $^1/_5$ n.) gearbeitet hat, so kann man aus seiner Arbeit nicht ersehen, wie schwächere Salzkonzentrationen auf das Quellen der Samen wirken.

Nun ist aber von verschiedenen Forschern festgestellt worden, dass die Samenschale das Eindringen des Wassers und der Salzionen in die Samen verhindern kann.

Nach Haberland (1879) kann das Quellungswasser nur durch das Hilum und die Mikropyle in die Samen von Phaseolus vulgaris eindringen.

Brown (1909) hat an den Getreidesamen gezeigt, dass die Samenschalen derselben mit einer semipermeablen Schicht versehen sind, durch welche nur das Wasser, nicht aber die Salze in das Sameninnere eindringen können.

Schroeder (1911) nimmt an, dass nicht die Samenschale, sondern nur das innere Integument mit den kutinisierten Zellwänden fast absolut impermeabel für das Wasser und die Salzionen ist. Nur in den Regionen, die in der Nähe des Embryos liegen, sind die Möglichkeiten für das Durchdringen des Wassers und der Salze gegeben. Er sagt: „Unter normalen Keimungs-, bzw. Weichbedingungen erfolgt die Wasseraufnahme des unverletzten Weizenkornes ausschliesslich am Embryo, resp. in dessen unmittelbarer Nachbarschaft. Von da aus verbreitet sich die Feuchtigkeit am raschesten parallel zur Oberfläche in longitudinaler Richtung; viel langsamer erfolgt die Bewegung senkrecht dazu von aussen nach den inneren Schichten des Kornes. Doch ist an den übrigen Stellen die Schale nicht unbedingt undurchlässig für Wasser, setzt aber dessen Durchtritt einen solchen Widerstand entgegen, dass die Aufnahme auf dem geschilderten Wege leichter vonstatten geht". Weiter hat Schroeder in Übereinstimmung mit Brown bewiesen, dass die Samenschalen der Erbsen keine semipermeablen Eigenschaften besitzen, weil bei Erbsensamen die Quellungswassermenge bei den halbierten und bei den ganzen Samen fast gar keinen Unterschied zeigt.

Rippel (1918) dagegen hat festgestellt, dass die Samenschalen von Leguminosen die semipermeablen Eigenschaften ebenfalls besitzen. Er nimmt an, dass alle Zellmembranen, die mehr oder weniger mit Plasmaverbindungen durchsetzt sind, die semipermeablen Eigenschaften besitzen. Wenn man diese Eigenschaften auch nicht immer beweisen könne, wie dieses bei den Versuchen von Schroeder mit den Erbsensamen der Fall ist, so sei das darauf zurückzuführen, „dsss lediglich die Sprengung der semipermeablen Schichten beim Quellungsprozess das Hervortreten der semipermeablen Eigenschaften verhindern kann".

Wenn wir mit Rippel bei allen Samen semipermeable Eigenschaften der Schalen annehmen, dann folgt, dass die Salze nur vermöge ihrer Permeationseigenschaften in die Samen eindringen und bei der Quellung ihre Wirkung ausüben können.

Als die Versuche des Verfassers schon ausgeführt wurden, sind die Arbeiten von Gurewitsch (1929) und Brauner (1931) erschienen. Diese Autoren haben die semipermeablen Eigenschaften der toten Samenschalen mit Hilfe der Leitfähigkeitsmethode bewiesen.

Nach Gurewitsch ist das innere Integument des Weizenkornes als eine Membran mit selektiven Eigenschaften anzusehen, welche für die Anionen der anorganischen Salze nach der lyotropen Reihe durchdringbar ist. Die Samenschale der Erbsen, die eine reine Zellulosemembran ist, wird von ihm als für die anorganischen Salze leicht permeabel angenommen.

Brauner hat gefunden, dass auch der toten Samenschale von Aesculus hippocastanum die semipermeablen Eigenschaften ebenso zukommen wie den lebenden Zellen.

Die Fragen, ob die Salzwirkung in der Tat im erwähnten Sinne zustande kommt und wie die Wirkungsverhältnisse bei verschiedenen niederen Konzentrationen sich äussern, sollten durch folgende Versuche beantwortet werden.

Es wurden zuerst Quellungsversuche mit Linsensamen, die für diesen Zweck besonders geeignet sind, ausgeführt. Die dünnen diskusartigen Linsensamen quellen gut, gleichmässig und schnell, und ihre glatten Schalen kann man leicht von der Feuchtigkeit befreien und trocknen.

Ich habe eine verhältnismässig kurze Quellungszeit (6 Stunden) gewählt, weil die Quellung der Linsensamen in dieser Zeit ziemlich weit geht und sich schon dem Endpunkt nähert, und weil die Salzwirkung sich in dem Wirkungsstadium der Quellung viel besser äussern kann als in dem Endstadium. Nach sechsstündigem Quellen in destilliertem Wasser bei Zimmertemperatur betrug die Quellungswassermenge ca 90%, nach 12stündigem Quellen — ca 96% des Trockengewichts der Samen.

Die Versuche wurden in Thermostaten bei einer Temperatur von 18.0° C ausgeführt. Je 25 ausgewählte ± gleich grosse Linsensamen wurden in den Doppelschalen in 100 ccm Lösungen zum Quellen gebracht. Nach genau 6 Stunden wurden die betreffenden Samen aus den Lösungen genommen, jeder einzelne Same mit reinem Filtrierpapier getrocknet und dann die Samen auf trockenem Filtrierpapier 3 Min. lang frei in der Luft liegen gelassen. Darauf wurden alle Samen auf die andere Seite gekehrt und zuletzt in Tarierzylindern auf chemischen Wagen gewogen. Die Lufttemperatur des Laboratoriums auf dem Versuchstische betrug 17.2—17.9° C, die relative Luftfeuch-

tigkeit 65.4 — 66.2%. Durch die Wiederholung der Kontrollversuche konnten alle Angaben auf die Durchschnittstemperatur von 17.6° C und die mittlere relative Luftfeuchtigkeit von 65.8% umgerechnet werden.

Tabelle 4.

Die Wirkung der Salzkonzentrationen auf das Quellen der Samen von Lens esculenta.

Temp. 18.0° C. Dauer der Versuche 6 Stunden.

Lösungen	0.1 n.		0.01 n.		0.001 n.		0.0001 n.		
	Q. W. %	pH	Q. W. %	pH	Q. W. %	pH	Q. W. %	pH	Q.W. %
KBr . . .	85.62	6.4	87.16	6.15	87.81	6.0	88.42	5.9	
KCl . . .	84.02	6.6	85.87	6.25	87.32	6.05	87.81	5.9	
KNO_3 . .	83.20	6.6	85.37	6.25	86.91	6.0	87.71	5.9	
K_2SO_4 . .	81.50	6.6	83.90	6.2	85.21	6.0	86.39	5.9	
KH_2PO_4 .	82.97	5.2	84.88	5.5	85.98	5.65	86.92	5.7	
NaCl . .	82.83	6.3	84.76	6.05	86.00	5.9	86.82	5.85	
NH_4Cl . .	80.25	6.2	82.64	6.0	84.85	5.9	85.73	5.85	
LiCl . . .	80.81	6.3	83.50	6.0	85.20	5.9	86.35	5.85	
$MgCl_2$ . .	82.70	6.4	85.81	6.1	87.65	5.95	88.56	5.9	
$BaCl_2$ . .	79.97	6.6	83.74	6.2	85.60	6.0	87.28	5.9	
$CaCl_2$ . .	77.79	6.5	80.88	6.15	82.47	6.0	83.79	5.9	
Aq. destill.								5.8	89.46
Leitungswasser								7.1	83.25
Knop. N. L. $^1/_1$ K (—Fe).								6.0	81.12

Aus der Tabelle 4, in welcher die Versuchsresultate zusammengefasst sind, können wir folgendes ersehen:

1) Das Eindringen des Quellungswassers in die Linsensamen erfährt in allen Salzlösungen und in allen verwendeten Konzentrationen eine Verminderung.

2) Auch im Leitungswasser und in der Knopschen Nährlösung quellen die Linsensamen weniger als in destilliertem Wasser.

3) Die Menge des Quellungswassers hängt ab a) von der Natur und b) von der Konzentration jedes einzelnen Salzes.

In den Konzentrationen von 0.1—0.0001 n. setzen die Salze die Wasseraufnahme der quellenden Samen entsprechend ihrer Konzentrationsstärke herab. Jedoch ist diese Herabsetzung bei den einzelnen Salzen sehr verschieden; diese Verschiedenheit kann man in den Fig. 2 und 3 noch besser verfolgen.

In Fig. 2 ist das Quellen der Linsensamen in verschiedenen (0.1—0.0001 norm.) Konzentrationen von K-Salzlösungen nach den Angaben der Tabelle 4 graphisch dargestellt. Auf der Vertikalachse sind die Mengen des Quellungswassers in %%, auf der Horizontalachse — die Salzkonzentrationen angegeben. Für die Bezeichnung der Salzkonzentrationen sind statt der Nominalwerte, welche anzugeben praktisch unmöglich ist, die logarithmischen Werte der negativen Exponenten ($0.1 = 1.10^{-1}$ resp. log. 1; $0.01 = 1{,}10^{-2}$ resp. log. 2 etc.) verwendet. Wir sehen in Fig. 2, dass die K-Salze das Eindringen des Quellungswassers in die Linsensamen nach der Anionenreihe $Br < Cl < NO_3 < H_2PO_4 < SO_4$ herabsetzen. Diese Reihenfolge, welche der lyotro-

pen Reihe entspricht, bleibt bei allen Konzentrationen bestehen. Es steigen nur mit dem Steigen der Salzkonzentrationen die Unterschiede in der Anionenwirkung.

In Fig. 3 können wir die Wirkung der verschiedenen Chloride auf das Quellen der Linsensamen beobachten. Hier kommt also die Wirkung der Kationen zum Ausdruck. Die Wirkungslinien laufen aber hier nicht mehr in solcher Übereinstimmung, wie in Fig. 2, und darum

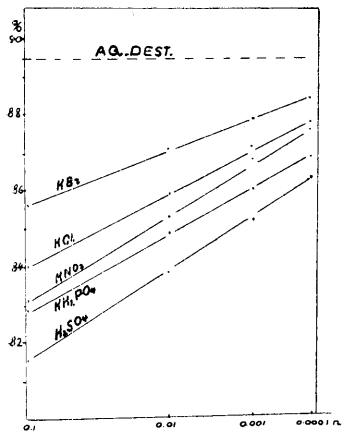


Fig. 2.

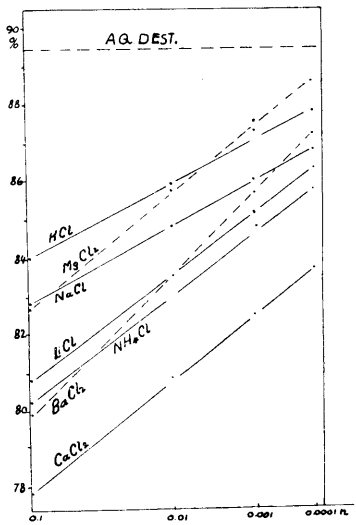


Fig. 3.

ist die Reihenfolge der Kationen bei verschiedenen Konzentrationen nicht immer dieselbe. So wird die Menge des Quellungswassers nach den Kationen herabgesetzt:

in 0.1	n. Salzkonzentration		$K<Na<Mg<Li<NH_4<Ba<Ca$
„ 0.01	„	„	$K, Mg<Na<Ba, Li<NH_4<Ca$
„ 0.001	„	„	$Mg<K<Na<Ba<Li<NH_4<Ca$
„ 0.0001	„	„	$Mg<K<Ba<Na<Li<NH_4<Ca.$

Daraus geht hervor, dass die verschiedenen Kationenreihen nur für eine bestimmte Konzentration Geltung haben können. Es ist ersichtlich, dass $MgCl_2$ und KCl am wenigsten, K_2SO_4 und $CaCl_2$ aber am meisten das Eindringen des Quellungswassers in die Linsensamen herabsetzen. Darnach wäre zu erwarten, dass das Keimen und das Keimlingswachstum bei Linsen in KCl- und $MgCl_2$-Lösungen am stärksten, in K_2SO_4- und $CaCl_2$-Lösungen am schwächsten vor sich gehen muss. Auch der Verlauf der $BaCl_2$-Wirkungskurve ist eigenartig. In der 0.1 norm. Konzentr. wird das Quellen von Linsensamen in $BaCl_2$-Lösung fast ebenso stark wie in $CaCl_2$-Lösung zurückgehalten, in kleineren Konzentrationen aber bedeutend weniger.

4) Wir können in Fig. 2 und 3 zwei Typen von Wirkungslinien unterscheiden: bei einigen Salzen ($MgCl_2$ und $BaCl_2$) ist der Anstieg der Wirkungslinien ziemlich steil, bei anderen (alle K-Salze, LiCl, NH_4Cl und $CaCl_2$) umgekehrt. Dadurch, dass die Wirkungslinien nicht gleich stark ansteigen, kommt

eine Kreuzung vor, d. h. die Wirkungsreihen der Ionen werden durch die Konzentrationen verändert.

5) Alle Wirkungslinien in Fig. 2 und 3 verlaufen ± gerade, was bei der logarithmischen Darstellungsweise einer Kurvenform — bei normalen Werten — entspricht. Eigentlich muss der Verlauf dieser Linien auch bei logarithmischer Darstellungsweise kurvenförmig werden, wenn man die Konzentrationen noch weiter führt, und wir können im gegebenen Falle jene ± geraden Wirkungslinien für kurze Stücke von Kurven halten.

6) Weiter sind in der Tabelle 2 noch die pH-Werte der Salzlösungen zu finden. Diese Zahlen zeigen uns, dass alle Alkali- und Erdalkalisalze die pH-Werte erhöhen resp. die H-Ionenkonzentrationen der Lösungen herabsetzen, und dass diese Herabsetzung der H-Ionenkonzationen von der Natur der Salze und von der Salzkonzentration abhängig ist. Die Unterschiede der pH-Werte in verschiedenen Salzlösungen sind im ganzen nicht gross und schwanken auch in den stärksten (0.1 n.) Konzentrationen nur zwischen 6.2 und 6.6. (Die sauren Monophosphate (KH_2PO_4) bilden allerdings eine Ausnahme, weil sie die H-Ionenkonzentrationen der Lösungen vergrössern.)

Zusammenfassend können wir auf Grund dieser Versuche sagen, dass das Quellen der Linsensamen von Alkali- und Erdalkalisalzen stark beeinflusst wird. Dabei spielen die Ionen der einzelnen Salze ebenso wie die Salzkonzentrationen eine Rolle. Die Quellungswassermenge wird nach der lyotropen Reihe der Anionen herabgesetzt. Die Wirkungsreihe der Kationen ist unkonstant und von den Salzkonzentrationen abhängig. Die H-Ionenkonzentrationen der Lösungen werden parallel mit dem Steigen der Salzkonzentrationen herabgesetzt. (Eine Ausnahme bilden die Monophosphate.)

Weiter habe ich versucht festzustellen, in welcher Weise das Quellen von Getreidesamen von den Alkali- und Erdalkalisalzen beeinflusst wird. Die Versuche wurden mit Samenkörnern von Triticum vulgare (reine Linie) in Thermostaten bei der Temp. 28.0° C ausgeführt. Dauer der Versuche 24 Stunden. Es wurde eine längere Versuchsdauer und eine höhere Temperatur gewählt, weil das Quellen der stärkehaltigen Samenkörner etwas langsamer vor sich geht, als bei den Linsensamen. Bei diesen Versuchen kamen je 50 ausgewählte und gewogene Weizenkörner in die mit Pfropfen versehenen Reagenzgläser, worauf je 15 ccm von den entsprechenden Versuchslösungen zugegossen wurde.

Die Versuche wurden nur in 0.1 norm. resp. 0.1 mol. Salzkonzentrationen ausgeführt, weil es sich herausgestellt hatte, dass die Unterschiede in der Salzwirkung bei niederen Konzentrationen zu unbedeutend sind und diese kleinen Differenzen leicht von Versuchsfehlern übertroffen werden. Nach 24 Stunden wurden die gequollenen Samenkörner aus den Lösungen genommen, mit Filtrierpapier getrocknet (besonders sorgfältig die Bauchrillen der Samenkörner) und in Tariercylindern gewogen. Darnach wurden die gewogenen Körner auf trockenem Filtrierpapier ausgebreitet, wiederholt umgerührt, 1 Stunde lang an der Luft getrocknet und dann wiederum gewogen. Aus diesen zwei Gewichts-

Tabelle 5.

Die Wirkung der Salze auf die Quellung der Samenkörner von Triticum vulgare.

Temp. 28.0° C. Dauer der Versuche 24 Stunden.

Lösungen	Konzentr.	% d. Quellwassers von dem Trockeng.	Bemerkungen	Lösungen	Konzentr.	% d. Quellwassers von dem Trockeng.	Bemerkungen
Aq. dest.		45.5		Na_2HPO_4	0.1 n.	42.7	
Leitungsw.		45.3		Na_2HPO_4	0.1 mol.	40.3	
NH_4CNS	0.1 n.	42.8	Samenschalen gepl.	KCNS	0.1 n.	44.3	
				KBr	„	43.2	
NH_4Cl	„	42.2		KCl	„	42.8	
NH_4NO_3	„	41.7		K_2SO_4	„	41.1	
$(NH_4)_2SO_4$	„	41.3		„	0.1 mol.	38.8	
„	0.1 mol.	38.8		KH_2PO_4	0.1 n.	43.6	
$NH_4H_2PO_4$	0.1 n.	42.6		„	0.1 mol.	40.3	
„	0.1 mol.	39.3		K_2HPO_4	0.1 n.	43.2	
LiCl	0.1 n.	42.5		„	0.1 mol.	40.5	
$LiNO_3$	„	41.4		$MgBr_2$	0.1 n.	42.5	
Li_2SO_4	„	40.9		$MgCl_2$	„	43.3	
„	0.1 mol.	38.6		$Mg(NO_3)_2$	„	42.0	
NaCNS	0.1 n.	43.3	Mehrere Samensch. geplatzt.	$MgSO_4$	0.1 n.	42.6	
				„	0.1 mol.	40.2	
				$BaCl_2$	0.1 n.	40.7	
NaBr	„	41.8		$Ba(NO_3)_2$	„	40.6	
NaCl	„	41.8		$SrCl_2$	„	41.2	
$NaNO_3$	„	42.5		$Sr(NO_3)_2$	„	41.3	
Na_2SO_4	„	41.9		$CaBr_2$	„	41.4	
„	0.1 mol.	39.0		$CaCl_2$	„	40.5	
NaH_2PO_4	0.1 n.	42.1		„	0.1 mol.	37.3	
„	0.1 mol.	39.7		$Ca(NO_3)_2$	0.1 n.	40.7	

ergebnissen wurde dann der Durchschnitt berechnet. Die betreffenden Durchschnittsgewichte sind in Tabelle 5 angeführt.

Aus den Angaben der Tabelle ersehen wir, dass die Quellungswassermenge in Weizenkörnern bedeutend kleiner ist als in Linsensamen, und dass die Wassermenge durch die Salze im ersteren Falle viel weniger herabgesetzt wird. Auch hier hängt die Herabsetzung der Menge des Quellungswassers von den spezifischen Eigenschaften der einzelnen Salzionen ab, und wenn die Unterschiede in der Salzwirkung auch nicht besonders gross sind, so können wir doch eine Wirkung der Anionen nach der lyotropen Reihe, besonders bei K- und NH_4-Salzen, feststellen. Was die Kationenwirkung anbetrifft, so wird die Quellungswassermenge durch K- und Mg-Ionen weniger als durch andere Kationen herabgesetzt. Von den Erdalkalisalzen haben die Ca-Salze ($CaCl_2$ und $Ca(NO_3)_2$) die stärkste Wirkung.

Bei Berücksichtigung der Molarkonzentrationen sehen wir, dass die Quellung der Weizenkörner durch Sulfate stärker als durch Phosphate vermindert wird.

Es ist noch zu bemerken, dass die Quellung der Samenkörner in Rhodaniden so weit geht, dass die Samen platzen, trotzdem die Quellungs-

wassermenge der Samen in diesen Lösungen kleiner ist als in destilliertem Wasser.

Was die Keimung anbetrifft, so wurden schon nach 24 Stunden in 0.1 n. Na_2HPO_4-Lösung bei ca 40% der Samen die Samenschalen von Keimlingswürzelchen durchbrochen. In anderen Salzlösungen wurde die Samenschale von Keimlingswurzeln (resp. Coleorrhiza) nicht früher als in destilliertem Wasser durchbrochen. Und da alle Salze in den verwendeten Konzentrationen das Eindringen des Quellungswassers erschweren, kann eine Beschleunigung der Keimung durch diese Salze kaum angenommen werden. Erst später, wenn die Samenschalen durchbrochen sind oder wenn die Salzlösungen direkt durch die Wurzeln in die Keimlinge eindringen, können sie auf das lebende Plasma eine ganz andere Wirkung ausüben.

Zusammenfassung:

Aus den Quellungsversuchen geht hervor, dass alle Neutralsalze in den verwendeten Konzentrationen (0.1—0.0001 n.) das Eindringen des Quellungswassers in die Samen herabsetzen. Die Herabsetzung der Menge des Quellungswassers nimmt mit dem Steigen der Konzentration der Salzlösungen zu und ist bei eiweisshaltigen Linsensamen bedeutend grösser als bei stärkehaltigen Getreidesamen.

Die Quellungswassermenge wird nach der lyotropen Reihe der Anionen herabgesetzt; die Stellung der Kationen in der Reihe wird aber von den Salzkonzentrationen stark beeinflusst.

3. Die Wirkung der H-Ionenkonzentrationen auf das Keimlingswachstum.

Wie die H-Ionenkonzentrationen der Nährlösungen und des Nährbodens das Pflanzenwachstum und die Ernteerträge beeinflussen, darüber liegt schon ein verhältnismässig umfangreiches Untersuchungsmaterial vor. Aus diesem ersieht man, dass das optimale Wachstum einer jeden Pflanzenart mit einer bestimmten H-Ionenkonzentration des Nährbodens in Zusammenhang steht (Wherry 1920/22, Atkins 1922, Olsen 1923, Arrhenius 1922, 1925/26, Chodat 1924, Aaltonen 1925, Zollitsch 1927 u. a.). Diese Befunde sind bei den ökologischen und pflanzengeographischen Studien von grösster Bedeutung gewesen und haben die Frage der Abhängigkeit der Pflanzen von den verschiedenen Bodentypen von einer ganz neuen Seite beleuchtet.

In betreff der Kulturpflanzen haben die Untersuchungen von Salter u. Ilvaine (1920), Hixon (1925), Bryan (1922), Lundegårdh (1923), Olsen (1923) Domontowitsch (1924), Arrhenius (1925) und Herčik (1925) gezeigt, wie verschieden für das Wachstum dieser Pflanzen die optimalen H-Ionenkonzentrationen sind.

Von besonderem Interesse sind die Befunde von Arrhenius und Lundegårdh, nach welchen die Hafer- und Weizensorten zwei Wachstumsoptima bei verschiedenen pH-Werten aufweisen: Hafer — bei pH 5.4 u. 9.0 (nach Arrhenius), Weizen bei pH 5.8 u. 6.8 (nach Lundegårdh). Diese Erscheinung ist auch bei anderen Pflanzen, so von Hixon (1920) bei Pisum sativum, von Lundegårdh (1924) bei Gibbarella saubinetii, von Herčik (1925) bei Pharbitis hispida, festgestellt worden.

Bei den Versuchen mit konstanten pH-Werten in bestimmten Nährlösungen werden die H- und OH- Ionenkonzentrationen, wie Salter-Ilvaine, Groh, Lundegårdh, Olsen, Dahm, Zollitsch u. and. festgestellt haben, stets durch die Pflanzenwurzeln verändert. Um also die Versuchspflanzen bei möglichst konstanten pH-Werten kultivieren zu können, hat man verschiedene Kulturmethoden versucht: Joffe (1919), Bryan (1922/23) und Reed-Haas (1923) haben zu ihren Sandkulturen nach bestimmten Zeitintervallen frische Nährlösungen von konstanter H-Ionenkonzentration hinzugegossen. Lundegårdh und Arrhenius haben ihre Versuche mit humusreichen und gute Puffereigenschaften aufweisenden Erdsorten ausgeführt; Olsen hat „fliessende Kulturen" (running-water cultures) in Gebrauch genommen, u. s. w.

Die Methode von Olsen, bei welcher die Nebenwirkungen von Bodenfaktoren oder Puffersalzionen ausgeschaltet sind, ist für die Feststellung der Wirkung der H-Ionenkonzentrationen auf das Pflanzenwachstum die beste. Sie erfordert aber sehr grosse Vorräte von Versuchslösungen und kann deshalb aus rein materiellen Gründen meistens nicht mit der erforderlichen Exaktheit gehandhabt werden. So hat auch Olsen selbst bei seinen Versuchen statt des destillierten Wassers nur Regenwasser verwendet.

Ich habe meine Versuche mit destilliertem Wasser ausgeführt, konnte aber auch nicht die Lösungen mit bestimmten pH-Werten ununterbrochen fliessen lassen, sondern musste sie nach je 24 Stunden einmal erneuern. Die periodische Erneuerung der Lösungen nach je 24 Stunden habe ich vorgenommen, um die Wirkung der Wurzelausscheidungen auf die Veränderung der pH-Werte der Versuchslösungen festzustellen.

Die Versuche wurden in Doppelschalen mit 250 ccm (bzw. 300 ccm) von Lösungen mit bestimmten pH-Werten ausgeführt und die verschiedenen pH-Werte durch Hinzufügung von

HCl oder NaOH zum destillierten Wasser erzielt. Die ausgewählten gleich grossen Samen (je 20 Stück) wurden zuerst in Lösungen mit pH 3.0, 4.0, 5.0, 5.8 (destill. Wasser), 7.0, 8.0 und 8.6 zum Quellen gebracht (6 Stunden lang), dann wurden sie auf durchlöcherte Paraffinplatten — mit der Bauchseite (Rille) nach unten — gelegt und kamen mit diesen Platten in die Doppelschalen auf die betreffenden Versuchslösungen. Nach 48 Stunden wurden alle + ungleich stark aufgekeimten Samen beseitigt und die Zahl der gekeimten Samenkörner auf 15 bzw. auf 12 reduziert. Nach je 24 Stunden wurden die Keimlinge mit den Paraffinplatten, nachdem die Wurzeln und die unteren Seiten der Platten mit destilliertem Wasser und dann mit den betreffenden Versuchslösungen abgespült worden waren, in neue sterile Doppelschalen mit frischen Lösungen hineingebracht. Die Veränderungen der pH-Werte der Versuchslösungen wurden alle 24 Stunden kolorimetrisch (mit Hilfe der E. Leitzschen Skala) festgestellt. Alle Versuche wurden dreimal wiederholt, und die berechneten Durchschnittswerte sind in der Tabelle 6 zusammengestellt. Wie wir aus den Angaben der Tabelle ersehen, zeigen das Koleoptil- und das Wurzelwachstum unserer Haferkeimlinge zwei Optima, von welchen das kleine Optimum sich bei pH 4.8—5.2, das grosse bei pH 7.4—8.0 befindet. Zwischen ihnen liegt bei pH 5.8 ein Minimum des Wachstums.

Wenn wir die Länge der Keimlingselemente in destilliertem Wasser bei pH 5.8 auf 100.0% schätzen, dann beträgt die Koleoptillänge im kleinen Optimum (pH 5.0) 107.7%, im grossen — 125.5%, die Wurzellänge im kleinen Optimum 103.1, im grossen aber 257.0%. Bei diesen relativen Grössen müssen wir noch die Variationsfehler ($\delta\pm$), die nach der Formel von Pearson

$$\delta = \pm\sqrt{\frac{\Sigma pa^2}{n}}$$

berechnet wurden, berücksichtigen. Es ergibt sich dabei, dass alle optimalen Grössen (ausser der Wurzellänge im kleinen Optimum) weit über den Variationsgrenzen liegen und daher ohne Zweifel berechtigt sind. Besonders stark ist das Wurzelwachstum im grossen Maximum pH 7.7. Bei pH 3.0 beträgt die Koleoptillänge noch 70.0%, die Wurzellänge aber nur 20.2%; bei pH 8.3 belaufen sich diese Grössen auf 102.4 und 105.9. In der Lösung mit pH 3.0 sind die Wurzelspitzen etwas angeschwollen und das

Tabelle 6.

Keimlingswachstum von Avena sativa (RL. 0269 Jõgeva) bei verschiedenen pH (Aq. dest. + HCl oder NaOH). Dauer der Versuche 24 St. × 6. Temp. 18.0° C. Auf Paraffinplatten; 250 ccm Lösung. Zahl der Keimlinge — 15.

pH			Koleoptil			Gesamte Wurzellänge			c	d		e	
am Anf.	nach 24 St.	Ber. Mittelw.	a Länge in cm	%	δ ± %	b in cm	%	δ ± %	Mittl. Wurzell. cm	Kol.- + mittl.-Wurzell. cm	Kol.- + mittl. Wurzell. %	Verh. b : a	Guttation
3.0	3.2	3.1	3.74	70.0	6.83	1.30	20.2	5.36	0.32	4.06	58.5	0.34	keine
4.0	4.64	4.32	5.34	100.0	4.15	5.89	91.7	8.11	1.47	6.81	98.1	1.10	mässig
5.0	5.50	5.25	5.75	107.7	3.65	6.62	103.1	5.07	1.65	7.40	106.6	1.15	stark
5.8	5.9	5.85	5.34	100.0	3.81	6.42	100.0	7.26	1.60	6.94	100.0	1.20	mässig
7.0	6.8	6.90	6.63	124.1	3.56	11.23	174.9	10.04	2.81	9.44	136.0	1.70	stark
8.0	7.40	7.70	6.69	125.5	4.74	16.50	257.0	7.15	4.12	10.81	155.7	2.46	s. stark
8.6	8.0	8.30	5.47	102.4	3.20	6.80	105.9	8.82	1.70	7.17	103.3	1.24	schwach
Leitungswasser													
7.1	7.1	7.1	6.54	122.4	7.38	14.67	228.5	6.81	3.67	10.21	147.1	2.24	zieml. stark
Knopsche N. L.													
6.1	6.2	6.15	7.26	135.9	5.85	13.11	204.2	7.67	3.29	10.54	151.8	1.80	zieml. stark
			a			b			c	d		e	

Plasma in den Spitzenzellen erstarrt. Die jungen Würzelchen verhalten sich zu dieser Lösung negativ chemotropisch und biegen sich von der Lösung nach oben ab.

In der Figur 4 können wir den Gang des Keimlingswachstums in Lösungen mit verschiedenen H-Ionenkonzentrationen deutlicher verfolgen.

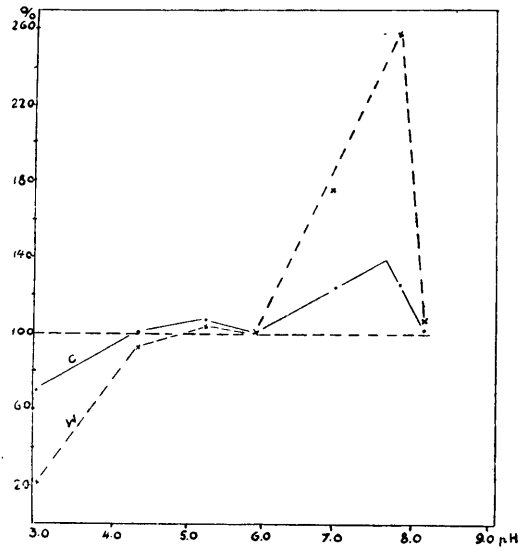


Fig. 4.

In den Kontrolllösungen (Leitungswasser und Knopsche Nährlösung ohne Fe) ist das Keimlingswachstum viel besser als in destilliertem Wasser, bleibt aber bei den Wurzeln hinter demjenigen bei pH 7.7 weit zurück, was vielleicht darauf zurückzuführen ist, dass die pH-Werte der Kontrolllösungen den optimalen pH-Werten nicht entsprechen und sich im Leitungswasser auf 7.1, in der Knopschen N. L. auf 6.15 belaufen. Im Leitungswasser beträgt die Koleoptillänge 122.4%, die Wurzellänge 228.5%, in der Knopschen N. L. — die Koleoptillänge 135.9, die Wurzellänge 204.2%.

In der Spalte c finden sich Angaben über die mittlere Wurzellänge, welche durch Dividieren der gesamten Wurzellänge durch die Wurzelzahl 4 berechnet sind. Die Summen der mittleren Wurzel- und der Koleoptillänge zeigen das Gesamtwachstum der Keimlinge an (Spalte d). Auch diese Zahlen weisen einen zweigipfligen Gang auf.

Die Zahlen der vorletzten Spalte (e) geben das Verhältnis der Gesamtwurzellänge zur Koleoptillänge an. Diese Zahlenreihe nimmt von pH 3.0 bis 8.0 (resp. 7.7) stets zu, weiter aber rasch ab. Das deutet darauf hin, dass das Wurzelwachstum mit einer Verminderung der H-Ionenkonzentration bis zu pH 8.0 (resp. 7.7) stets günstiger wird, dann aber rasch sinkt.

Es ist an diesen Zahlen charakteristisch, dass sie in der Reihe bei pH 5.8 (im Wachstumsminimum) nicht abnehmen. In den Kontrollösungen ist das Wurzelwachstum bedeutend besser als in destilliertem Wasser bei entsprechenden pH-Werten, dabei im Leitungswasser merkwürdigerweise günstiger als in der Knopschen Nährlösung. Dieses Ergebnis steht mit der günstigeren H-Ionenkonzentration (pH 7.1) im Zusammenhang. Alles deutet darauf hin, dass das Wurzel- und Koleoptilwachstum der Keimlinge nicht nur durch die H-Ionenkonzentrationen, sondern auch durch die anderen Ionen bedingt wird.

In der letzten Spalte sind die Beobachtungen über die Guttation der Hafer-Koleoptile bei verschiedenen pH-Werten angegeben. Man ersieht daraus, dass die Guttation unter den optimalen Wachstumsbedingungen (bei pH 5.0 und 7.7) am stärksten vor sich geht.

Bei der Beantwortung der Frage nach den Ursachen der zweigipfligen Wachstumskurven der Haferkeimlinge in Lösungen mit verschiedenen H-Ionenkonzentrationen müssen wir zunächst an die Ionisation des Plasmas denken, welche durch die H- und OH-Ionen hervorgerufen wird.

Aus den Untersuchungen von Hardy, Michaelis, J. Loeb u. a. wissen wir, dass die Eiweisskolloide resp. die Plasmakolloide sich gegen die H- und OH-Ionen als Ampholyte verhalten und im isoelektrischen Punkte, wo ihre Ionisation 0 ist, die grösste Viskosität aufweisen. Dadurch leisten sie gegen das Durchdringen des Wassers und der Salzionen einen grossen Widerstand. Von diesem Punkte an nehmen, mit dem Steigen der Ionisation, die Permeabilität, die Quellung und der osmotische Druck des Plasmas bis zu einer bestimmten Grenze zu, weiter aber wieder ab. Auf Grund dieser kolloiden Eigenschaften des Plasmas muss die Teilung der Pflanzenzellen und im Zusammenhang damit auch das Wachstum im isoelektrischen Punkte im Minimum stehen (Risse (1926), Pfeiffer (1929), Gellhorn (1929)) und von dort aus nach beiden Seiten steigen.

Aus diesen Erläuterungen geht hervor, dass der isoelektrische Punkt des Keimlingsplasmas bei Hafer sich im gegebenen Falle bei pH 5.8 befinden muss und dass die beiden Maxima des Wachstums bei pH 5.25 und 7.7 mit den Punkten der günstig-

sten Ionisation und der dadurch bedingten kolloiden Eigenschaften des Plasmas zusammenfallen.

Sekundär können bei den Wachstumserscheinungen noch andere Faktoren mitwirken, wie z. B. die Enzymtätigkeit, welche ihrerseits aber wieder vom kolloiden Zustande des Plasmas abhängt. Nach Sörensen und Adler liegt die optimale Wirksamkeit der Diastase bei 20° C zwischen pH 4.6 und 5.2 und fällt im gegebenen Falle gerade mit dem kleinen Wachstumsoptimum der Haferkeimlinge zusammen. Bei anderen Pflanzen, bei welchen der isoelektrische Punkt bei einem anderen pH-Werte liegt, kann dieser Faktor keine Rolle mehr spielen. Was die Guttationserscheinungen anbetrifft, so sind diese von der Wasserversorgung resp. von den Permeabilitätseigenschaften des Plasmas abhängig, und müssen bei der maximalen Durchlässigkeit des Plasmas (resp. in den optimalen Wachstumszonen) am stärksten ausgeprägt sein. Im isoelektrischen Punkte und bei zu starken Konzentrationen der H- und OH-Ionen — wo die Viskosität der Plasmakolloide wieder steigt, die Permeabilität aber fällt — muss die Guttation entsprechend kleiner sein, was auch mit den Beobachtungen übereinstimmt.

Die zweite Frage, wie die pH-Werte der Versuchslösungen durch die Wurzelausscheidungen verändert werden, wurde dadurch zu lösen versucht, dass ich nach je 24 Stunden die pH-Werte der Versuchslösungen von neuem bestimmte. Aus diesen Einzelbestimmungen habe ich dann die mittleren durchschnittlichen Abweichungsgrössen der einzelnen Lösungen für die ganze Versuchsdauer berechnet. Diese Angaben sind in der zweiten Spalte der Tabelle verzeichnet. In der dritten Spalte befinden sich die Angaben über den Durchschnitt der pH-Werte zwischen Anfangs- und Endgrösse; diese Zahlen sind als die eigentlichen pH-Werte der Versuchslösungen anzusehen.

Aus den Zahlen der zweiten Spalte ersehen wir, dass die pH-Werte der Versuchslösungen von 3.0 bis 6.0 (5.8?) steigen, von 7.0 bis 8.6 aber fallen, oder mit anderen Worten, dass die H- und OH-Ionen der Lösungen durch die Wurzelausscheidungen neutralisiert werden. Auf welche Ursachen die Veränderung der pH-Werte zurückzuführen ist (eine ungleich starke Aufnahme der An- und Kationen, Ausscheidung von Säuren und CO_2 (Atmung) aus den Wurzeln, Auslaugung von Substanzen aus den Samen oder anderes), habe ich noch nicht festgestellt. Weiter

Tabelle 7.

Keimlingswachstum von Avena sativa (RL. 0269 Jõgeva) in Knopscher Nährlösung bei verschiedenen pH.

Dauer der Versuche 24 St. × 6. Temp. 18.0° C. Auf Paraffinplatten; 250 ccm Lösungen. Zahl der Keimlinge — 15.

pH			Koleoptil			Gesamte Wurzellänge			c	d		e	
am Anf.	nach 24 St.	Berechneter Mittelwert	a Länge in cm	%	δ ± %	b in cm	%	δ ± %	Mittl. Wurzellänge in cm	Kol.-+ mittl. Wurzell. in cm	%	Verhältnis b : a	Guttation
3.0	3.0	3.0	4.8	90.6	6.34	1.95	31.3	9.25	0.49	5.29	77.2	0.40	keine
4.0	4.52	4.26	6.4	120.7	3.28	8 78	141.1	7.56	2.19	8.59	125.4	1.34	schwach
5.0	5.40	5.20	7.6	143.4	2.72	12.85	206.2	5.25	3.21	10.81	157.8	1.69	stark
5.5	5.8	5,65	6.9	130.2	3.61	12.08	194.2	3.98	3.02	9.92	144.8	1.75	ziemlich stark
6.0	6.1	6.05	7.1	133.9	3.96	13.00	209.0	4.11	3.25	10.35	151.1	1.83	ziemlich stark
7.0	6.8	6.9	7.7	145.3	2.39	15.92	255.9	4.31	3.98	11.68	170.5	2.07	sehr stark
Aq. destillata													
5.8	5.9	5.85	5.3	100.0	5.12	6.22	100.0	6.52	1.55	6.85	100.0	1.17	mässig
Leitungswasser													
7.1	7.1	7.1	6.6	124.5	4.94	14.7	236.3	3.88	3.69	10.29	150.2	2.23	stark
			a			b			c	d		e	

Tabelle 8.

Keimlingswachstum von Avena sativa (RL. 0269 Jõgeva) im Leitungswasser bei verschiedenen pH. Dauer der Versuche 24 St. × 6. Temp. 18.0° C. Auf Paraffinplatten; 300 ccm Wasser. Zahl der Keimlinge — 15 in jeder D-Schale.

pH			Koleoptil			Gesamte Wurzellänge			c	d		e	
am Anf.	nach 24 St. Mittl.	Berechneter Mittlw.	a Länge in cm	%	$\delta \pm$ %	b in cm	%	$\delta \pm$ %	Mittl. Wurzellänge in cm	Kol.-+ mittl. Wurzell. in cm	%	Verhältnis b : a	Guttation
3.0	3.0	3.0	4.10	75.9	6.24	1.68	26.3	8.43	0.42	4.52	64.6	0.41	keine
4.0	4.4	4.2	6.00	111.1	4.30	6.96	109.2	8.05	1.74	7.74	110.7	1.16	ziemlich stark
5.0	5.3	5.15	5.88	109.0	4.23	8.80	138.1	7.43	2.20	8.08	115.6	1.49	stark
5.5	5.65	5.57	5.65	104.6	3.80	8.52	133.7	6.80	2.13	7.78	111.9	1.51	mässig
6.0	6.1	6.05	6.60	120.0	3.98	11.20	175.8	6.62	2.80	9.40	134.4	1.69	stark
6.0	7.08	7.04	7.00	129.6	4.12	14.80	232.3	7.03	3.70	10.70	153.1	2.11	sehr stark
7.6	7.45	7.53	6.53	120.7	3.86	12.50	192.6	5.73	7.12	9.65	138.0	1.91	stark
Aq. destillata													
5.8	5.9	5.85	5.40	100.0	3.63	6.37	100.0	7.71	1.59	6.99	100.0	1.18	mässig
			a			b			c	d			

sehen wir bei der Betrachtung der Zahlen (Spalte 2), wenn wir dieselben mit den Zahlen der ersten Spalte vergleichen, dass die Abweichungen der pH-Werte von den Anfangszahlen bei 4.0 und 5.0, 8.0 und 8.6 am grössten sind, sich also parallel mit der Stärke des Wurzelwachstums verändern. Diese Erscheinung kann ebenfalls mit der grösseren Permeabilität des Plasmas der Wurzelzellen bei den erwähnten pH-Werten in Zusammenhang gebracht werden.

Wir haben gesehen, dass das Keimlingswachstum im Leitungswasser und in der Knopschen Nährlösung besser vor sich geht als in destilliertem Wasser und dass die Veränderung der pH-Werte in diesen Lösungen wegen ihrer Puffereigenschaften ziemlich unbedeutend ist. Nun entsteht die Frage: in welchem Masse wird das Keimlingswachstum in diesen Lösungen von den H-Ionenkonzentrationen beeinflusst?

Da die Karbonate und Phosphate aus den alkalischen Lösungen ausfallen, konnten die H-Ionenkonzentrationsreihen mit Knopscher N. L. (ohne Fe!) nur bis zum Neutralpunkt (7.0) und mit Leitungswasser bis pH 7.6 (hier war schon ein leichter Niederschlag von Karbonaten bemerkbar!) fortgesetzt werden.

Die Resultate der Versuche in Knopscher Nährlösung sind in der Tabelle 7, diejenigen im Leitungswasser in der Tabelle 8 zusammengefasst.

Aus den Angaben dieser Tabellen ersehen wir:

1) Die H-Ionenkonzentrationen werden im Leitungswasser und in der Knopschen N. L. durch die Wurzelausscheidungen ebenfalls — obwohl etwas weniger als in destilliertem Wasser — herabgesetzt. So steigen die pH-Werte bei 4.0 im Leitungswasser auf 4.4, in Kn. N. L. auf 4.52, in Aq. dest. auf 4.64; bei pH 5.0 — im L. W. auf 5.3, in Kn. N. L. auf 5.4, in destilliertem Wasser auf 5.5. Daraus geht hervor, dass die Puffereigenschaften des Leitungswassers etwas grösser sind als die der Knopschen Nährlösung.

2) Ein zweigipfliger Gang des Keimlingswachstums wird durch die H-Ionenkonzentrationen auch im Leitungswasser sowie in der Knopschen Nährlösung hervorgerufen; dieser zweigipflige Gang des Wachstums ist hier beim Koleoptilwachstum ebenso stark, beim Wurzelwachstum aber schwächer ausgeprägt als in destilliertem Wasser.

3) Das Wachstum der Keimlingselemente ist bei allen H-Ionenkonzentrationen im Leitungswasser und in der Knopschen N. L. besser als in destilliertem Wasser, was man aus Fig. 5 ersehen kann.

4) Die Punkte des maximalen und des minimalen Wachstums (Fig. 5) liegen in destilliertem Wasser, Leitungswasser und in der Knopschen N. L. nicht bei den gleichen pH-Werten und zeigen, besonders im Leitungswasser, eine Verschiebung nach links von den betreffenden Punkten in destilliertem Wasser. So liegen z. B. die Punkte des minimalen Wachstums (resp. die isoelektrischen Punkte des Plasmas) in destilliertem Wasser bei pH 5.85, in Knopscher N. L. bei 5.65, im Leitungswasser bei 5.55. Diese Verschiebung des isoelektrischen Punktes, sowie der maximalen Punkte des Wachstums ist sehr charakteristisch und wird, wie Michaelis, Rona, Haffner u. a. gezeigt haben, durch die Wirkung der Salzionen hervorgerufen.

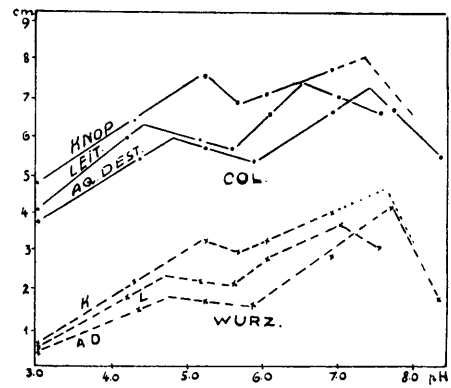


Fig. 5.

5) Die Verhältniszahlen (Gesamtwurzellänge: Koleoptillänge) in der vorletzten Spalte (e) zeigen, dass das Wurzelwachstum in den betreffenden Versuchslösungen bei allen pH-Werten folgendermassen steigt: destilliertes Wasser < Leitungswasser < Knopsche N. L. Auch die Begünstigung des Wurzelwachstums im Leitungswasser und in der Knopschen N. L. kann auf die Wirkung der in den letztgenannten Lösungen befindlichen Salzionen zurückgeführt werden.

6) Die Guttationserscheinungen treten bei Versuchen im Leitungswasser und in der Knopschen N. L. ähnlich wie in destilliertem Wasser hervor.

Weiter habe ich versucht festzustellen, wie die H-Ionenkonzentrationen das Wachstum der Linsenkeimlinge beeinflussen.

Aus verschiedenen Gründen war es unmöglich, die Versuche mit Linsensamen auf Paraffinplatten analog den vorigen auszuführen; sie wurden in Doppelschalen auf Filtrierpapierscheiben,

Tabelle 9.

Keimlingswachstum von Lens esculenta bei verschiedenen pH-Werten. 5 Filterscheiben mit 10 ccm Lösungen.

Nach je 24 Stunden Übertragung in neue Schalen. Dauer der Versuche 24 St. × 6. Temp. 18.0° C.

pH	pH	pH	Stengel			Wurzel			Steng. + Wurz.		Das Verhältnis W : S	
am Anfang in allen Lösung.	nach je 24 Stunden	in Lös. ohne Samen nach 144 St.	Länge in cm	%	$\delta \pm$ %	Länge in cm	%	$\delta \pm$ %	in cm	%		
3.0	**3.5**; 6.5; 6.9; 7.0; 6.9; 6.9	3.4	2.38	103.5	12.4	8.73	106.4	4.80	11.11	105.7	3.68	
4.0	**4.4**; 7.0; 7.2; 7.3; 7.1; 7.2	4.25	2.62	113.8	7.19	8.40	102.4	2.82	11.02	105.0	3.20	
5.0	**5.2**; 7.3; 7.3; 7.3; 7.2; 7.3	5.2	2.42	105.2	12.1	8.26	100.7	4.39	10.68	101.7	3.41	
5.8	**5.85**; 7.4; 7.4; 7.3; 7.4; 7.4	5.85	2.30	100.0	10.5	8.20	100.0	4.47	10.50	100.0	3.56	
7.0	**7.0**; 7.5; 7.4; 7.4; 7.4; 7.4	7.0	2.21	96.0	8.0	8.51	103.8	3.31	10.72	102.1	3.85	
8.0	**7.8**; 7.5; 7.5; 7.5; 7.5; 7.5	7.9	2.20	95.6	12.8	8.23	100.4	3.91	10.43	99.3	3.72	
8.8	**8.5**; 7.8; 7.6; 7.5; 7.7; 7.7	8.6	1.95	84.8	11.3	7.46	91.0	3.70	9.41	90.0	3.82	
7.1	**7.1**; 7.4; 7.4; 7.5; 7.4; 7.4	7.1	1.88	81.7	15.6	6.41	78.2	3.85	8.29	79.0	3.41	Leitungswass.
6.1	**6.2**; 6.6; 6.7; 6.8; 7.0; 7.0	6.2	2.23	96.9	8.95	7.78	94.9	3.59	10.01	95.3	3.48	Knop $^1/_1$ Konz.
5.9	**6.0**; 7.0; 7.2; 7.3; 7.3; 7.3	6.0	2.60	113.5	7.41	8.46	103.1	3.73	11.06	105.3	3.23	Knop $^1/_5$ Konz.
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	

die mit 10 ccm von Lösungen mit bestimmten pH angefeuchtet waren und auf die je 15 ausgewählte Samen aufgelegt wurden, ausgeführt. Nach je 24 Stunden wurden die Keimlinge in neue sterilisierte Schalen auf mit frischen Lösungen angefeuchtete neue Filtrierpapierscheiben gebracht, die Veränderung der pH bestimmt und nach 48 Stunden die Zahl der Keimlinge auf 10 reduziert. Die Resultate dieser Versuche sind in der Tabelle 9 angegeben.

Die Zahlen der zweiten Spalte der Tabelle zeigen, wie die pH-Werte sich bei dieser Anordung verändert haben.

Im Durchschnitt sind sie alle 24 Stunden

	von pH	3.0	auf	6.4,
	„ „	4.0	„	6.8,
	„ „	5.0	„	7.0,
	„ „	5.8	„	7.1,
	„ „	7.0	„	7.3,
	„ „	8.0	„	7,5,
	„ „	8.8	„	7.8,
im Leitungswasser	„ „	7.1	„	7.3,
in Knopscher N. L. $^1/_1$ Konz.	„ „	6.1	„	6.7,
„ „ „ $^1/_5$ „	„ „	5.9	„	7.1

verschoben worden. Aus den Verschiebungen der pH-Werte können wir folgendes schliessen:

Die Veränderung der pH- Werte der Versuchslösungen deutet darauf hin, dass die H- und OH-Ionen dort ebenso wie in den vorigen Versuchen neutralisiert werden, aber nicht in der Richtung von pH 5.8, sondern von pH 7.3.

2) Die Verschiebung der pH-Werte hängt von den Puffereigenschaften und der Salzkonzentration der Lösungen ab. So steigen die pH-Werte:

in destilliertem Wasser	von	5.8	auf	7.1,
in Knopsch. N. L. $^1/_1$ Konz.	„	6.1	„	6.7,
„ „ „ $^1/_5$ „	„	5.9	„	7.1

3) Die Veränderung der pH - Werte tritt auch bei den ungekeimten Samen ein. Die ersten (Fettdruck-) Zahlen, die den pH-Bestimmungen nach den ersten 24 Stunden entsprechen, also der Zeit, wo die Samenschalen von den Keimlingswurzeln noch nicht durchbrochen waren, und die Zahlen der dritten Spalte (pH der Kontrollver-

suche ohne Samen — nach 144 Stunden) weisen darauf hin, dass die pH-Verschiebungen in diesen Fällen nicht von den Keimlingswurzeln verursacht werden können, sondern von anderen Faktoren: vom neutralen Filtrierpapier und von den Glasschalen (Filter- und Glasfaktor nach Zollitsch). Da die pH-Werte der dritten Spalte aber kleiner sind als die Zahlen der zweiten Spalte, so reichen der Filter- und der Glasfaktor im gegebenen Falle nicht aus. Hier können noch die aus den Samen diffundierenden Stoffe hinzukommen, da bekanntlich die Schalen der Leguminosesamen für Salze leicht durchdringbar sind (Schroeder, Gurewitsch).

4) In kleinen Lösungsmengen (10 ccm) kommt die Veränderung der pH-Werte sehr rasch zustande und nähert sich schon nach 24 Stunden den Endwerten.

Aus den Zahlen der weiteren Spalten ersehen wir, dass das Stengelwachstum seine maximale Grösse bei pH 4.0 erreicht hat, das Wurzel- und Gesamtwachstum aber zwei schwache Optima — bei pH 3.0—4.0 und 7.0 — aufweisen. Diese Maximalwerte übersteigen jedoch kaum die mittleren Variationsgrenzen. Da die Versuche unter den gegebenen Bedingungen nicht als solche mit konstanten pH, sondern nur als intermittierende Reizversuche mit verschiedenen Anfangs-H- und OH-Ionenkonzentrationen anzusehen sind, muss man die Resultate auch in diesem Sinne einschätzen; eine solche intermittierende H- und OH-Ionenwirkung kann, wie aus diesen Versuchen ersichtlich ist, auf das Keimlingswachstum von Linsen nur einen schwachen Einfluss ausüben.

Aus den Kontrollversuchen ersehen wir, dass die Linsenkeimlinge im Leitungswasser und in der Knopschen N. L. von $^1/_1$ Konz. schwächer, in der verdünnten Knopschen N. L. ($^1/_5$ Konz.) aber stärker wachsen als in destilliertem Wasser bei pH 5.8. Daraus folgt, dass die normale Konzentration der Knopschen Nährsalze für das Wachstum der Linsenkeimlinge zu hoch ist.

Die obigen Versuche mit Linsenkeimlingen haben uns gezeigt, wie rasch die Veränderung der H- und OH-Ionenkonzentrationen im Keimbett aus Filtrierpapier mit kleineren Lösungsmengen vor sich geht. Auf Grund dieser Fakta wollte ich weiter feststellen, wie weit die pH-Werte in einem solchen Keimbett durch die Keimlingswurzeln während der

ganzen Versuchsdauer — 7 Tagen — verändert werden und ob dabei die Anfangskonzentrationen der H- und OH-Ionen auf das Keimlingswachstum noch eine Wirkung ausüben.

Tabelle 10.

Keimlingswachstum von Avena sativa (RL. 0269 Jõgeva). In Doppelschalen auf 5 Filt. + 10 ccm Lös. Temp. 18.0°. Dauer der Vers. 24 St. × 7. Samenzahl 20 resp. 15.

pH		Koleoptil			Wurzel			Kol.- + mittl. Wl.			
am Anf.	am Ende	Länge in cm	%	δ± %	Mittl. Länge in cm	%	δ± %	in cm	%	Verhältnis ges. Wl.:K.	
3.0	7.0	7.7	93.9	4.30	7.8	104.3	3.98	15.5	99.3	4.0	Aqua destillata
4.0	7.2	8.2	100.0	3.74	7.9	106.8	5.66	16.1	103.2	3.9	
5.0	7.3	8.3	101.2	3.19	7.7	104.0	4.09	16.0	102.5	3.7	
5.8	7.4	8.2	100.0	3.01	7.4	100.0	7.01	15.6	100.0	3.6	
7.0	7.5	8.1	98.8	3.75	7.8	104.0	5.65	15.9	101.9	3.8	
8.0	7.6	8.8	107.3	4.50	7.5	101.3	6.90	16.1	103.2	3.4	
8.8	7.8	8.6	105.0	3.32	6.5	87.8	5.60	15.1	96.8	2.9	
7.1	7.5	8.7	106.1	3.87	6.6	89.2	5.33	15.3	98.1	3.0	Leitungswasser
6.1	7.3	10.2	124.4	2.59	8.5	114.8	5.28	18.7	120.0	3.3	Knopsche Nährl. ohne Fe
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	

Die Versuche wurden mit Avena sativa ausgeführt und die Resultate in der Tabelle 10 zusammengefasst. Aus dieser Tabelle ersehen wir:

1) Die pH-Werte haben sich bei Haferkeimlingen nach 7 Tagen nur fast ebensoweit wie bei Linsenkeimlingen nach 24 Stunden verändert; und wie die Kontrollproben gezeigt haben, werden diese Werte schon am dritten oder vierten Tage nach dem Auslegen der Samen erreicht und verschieben sich von diesem Zeitpunkte an kaum weiter. Im ganzen geht aber die Verschiebung der pH-Werte der Versuchslösungen hier etwas langsamer vor sich als bei Linsen. Diese Erscheinung kann zum Teil davon abhängen, dass bei Getreidearten die Durchlässigkeit der Samenschalen für die ausdiffundierenden Salzionen schwächer ist.

2) Das Koleoptil- und das Wurzelwachstum der Haferkeimlinge zeigt bei den verschiedenen pH-Werten noch kleine Unterschiede,

wobei die Wachstumsoptima auf beiden Seiten von pH 5.8 als schwache Reflexe bemerkbar sind. Da aber fast alle Schwankungen innerhalb der Variationsgrenzen liegen, brauchen wir sie nicht zu beachten. Nur bei Anfangs-pH 3.0 erscheint das Koleoptilwachstum und bei 8.8 das Wurzelwachstum merklich herabgesetzt.

Diese experimentellen Feststellungen haben eine grosse Bedeutung bei der Einschätzung der Versuchsresultate mit kleinen Abweichungen in den pH-Werten, was z. B. in den Lösungen von Salzen mit verschiedenen Konzentrationen stets vorkommt. (Siehe Tab. 4.) Da diese Abweichungen während der Versuchszeit sehr bald ausgeglichen werden, können sie wohl kaum eine merkbare Wirkung auf das Keimlingswachstum ausüben, und man kann sie darum beiseitelassen.

Zusammenfassung:

1) Das Keimlingswachstum von Avena sativa zeigt 2 Wachstumsoptima: ein kleineres bei pH 4.5—5.25 und ein grösseres bei pH 7.0—8.0 mit dem Maximalwachstum bei pH 7.7 (Aq. destillata). Im Leitungswasser und in der Knopschen Nährlösung tritt eine Verschiebung der optimalen pH-Werte nach links zutage.

2) Bei pH 5.85 liegt in destilliertem Wasser ein Wachstumsminimum, das mit dem isoelektrischen Punkte der Plasmakolloide der Haferkeimlinge zusammenfällt. Im Leitungswasser und in der Knopschen Nährlösung befinden sich diese Wachstumsminima (resp. der isoelektrische Punkt der Plasmakolloide) bei pH 5.55 und 5.65.

3) Die beiden Optima des Keimlingswachstums hängen von bestimmten Ionisationsstufen und den damit in Zusammenhang stehenden kolloidchemischen Eigenschaften des Plasmas ab (Permeabilität, Viskosität, osmotischer Druck, Quellung). Diese Ionisationsstufen werden durch die H- und OH-Ionenkonzentrationen der Versuchslösungen bestimmt.

4) Die pH-Werte der Versuchslösungen werden durch Wurzelausscheidungen, durch aus den Samen ausdiffundierende Salzionen, durch das neutrale Filtrierpapier und die Glasschalen verändert. Die Verschiebung der pH-Werte dieser Lösungen bewegt sich in der Richtung des grossen Wachstumsoptimums.

5) Die Grösse der Veränderung der pH-Werte hängt ab: a) von den Puffereigenschaften und Salzkonzentrationen der Versuchslösungen, b) von der Durchlässigkeit der Samenschalen

für die Salzionen, c) von der Lösungsmenge und d) von der Versuchsdauer.

6) Bei kleinen Mengen der Versuchslösungen (10 ccm auf 5 Filtrierpapierscheiben) werden die Anfangs-pH-Werte der Lösungen sehr bald mehr oder weniger ausgeglichen, so dass sie auf die Versuchsresultate fast gar keinen Einfluss ausüben können.

4. Die Wirkung der Salzionen auf die Enzymtätigkeit.

Bei der Abspaltung von Stärke in Getreidesamen haben wir es mit der Diastase zu tun. Ob sie ein einheitliches Ferment ist (Sabalitschka und Schulze 1925) oder aus zwei verschiedenen Komponenten besteht (Dubrunfaut und Cuisinier 1882, Brown und Morris 1890, Kühn 1925), ist bisher noch nicht mit Sicherheit festgestellt worden.

Aus den Arbeiten der verschiedenen Autoren (Lintner 1887, Effront 1892, Cole 1903, Osborne, Bierry und Schäffer 1907, Wohlgemuht 1908) ersehen wir nur, dass einige Alkalisalze die Wirkung der Diastase bei dem Stärkeabbau aktivieren und dass besonders Chloride hier am stärksten wirken. Weiter haben Michaelis und Pechstein (1914) gefunden, dass die Amylase ohne Vorhandensein von Salzen die Stärke überhaupt nicht spalten kann. Auch Ernström (1921) hat festgestellt, das Neutralsalze die Tätigkeit der Speichelamylase aktivieren und dass völlig salzfreie Speichelamylase auf die Stärke keine Wirkung ausübt. Ausserdem hat er noch gefunden, dass beim Vorhandensein von Alkaliphosphaten das Aziditätsoptimum der Maltase bei pH 6.0, mit Na-Acetat aber bei pH 5.5 liegt. Zuletzt seien noch die Befunde von Biedermann (1921) erwähnt, nach welchen die Chloride, Bromide und Jodide in kleineren Konzentrationen die Amylasetätigkeit beschleunigen, in höheren Konzentrationen sie dagegen herabsetzen.

Im ganzen sind die Literaturangaben zu fragmentarisch; es fehlen auf diesem Gebiete systematisch ausgeführte Versuche, aus welchen wir einen einheitlichen Überblick über die Wirkung der verschiedenen Neutralsalze auf die Diastasetätigkeit in Abhängigkeit von ihren Konzentrationen gewinnen könnten.

Es ergab sich daraus die Notwendigkeit die Sachlage experimentell kennenzulernen.

Nach Karrer ist die Stärkespaltung zuerst eine Depolymerisation und dann eine hydrolytische Spaltung. Der Spaltungsweg der Stärke bis zur Maltose geht über eine Reihe von Zwischenprodukten, wo eine Verflüssigung parallel mit der Verzuckerung vor sich geht. Es ist sehr schwer, beide Prozesse zu trennen und die Wirkung der Salze auf jeden Vorgang einzeln zu verfolgen. Man hat vielfach versucht, die Wirkung der Diastase auf die Stärkespaltung nach der Methode von Wohlgemuth (1908) festzustellen. Da jedoch bei dieser Methode der Spaltungsprozess bei zu hoher Temperatur (50—60° C) durchgeführt werden muss, diese aber der Keimungstemperatur nicht entspricht, musste ich von der genannten Methode absehen. Auch die polarimetrische Methode von Willstätter und Steibelt ist bei niederen und nicht konstanten Temperaturen unbrauchbar. Nach einer Reihe von Versuchen habe ich eine praktische Methode ausgearbeitet, nach welcher ich über den Verflüssigungsgang der Stärke (nicht aber über die Verzuckerung) verhältnismässig gute Resultate erzielte.

Die Versuche wurden folgendermassen ausgeführt: Es wurde eine 2.0% Stärkesuspension aus reinstem Amylum tritici mit destilliertem Wasser hergestellt und genau 5 Minuten lang gekocht (die ungekochte Stärke setzt sich am Boden ab und wird von der Diastase nur schwer angegriffen). Zu 1 ccm dieser gekochten Stärkesuspension wurden 2 ccm von den betreffenden Salzlösungen (bezw. Wasser) und 1 ccm von der 0.2% Diastaselösung (hergestellt aus einem Präparat von Merck) hinzugefügt und leicht durchgeschüttelt. Der Moment der Hinzufügung der Diastase wurde als Anfangsmoment angenommen und mit Hilfe der Stoppuhr festgehalten. Nun kam das Reagenzglas in einen Komparator, in welchem 4 mm weit hinter dem Reagenzglase ein Schriftstreifen mit einem 1 mm hohen Druck befestigt und ein anderes gleich grosses Reagenzglas mit einer 10% Saccharoselösung zum Vergleichen hingestellt war. Als Endwert der Verflüssigung der Stärkesuspension wurde der Moment angesehen, in welchem man die erwähnte 1 mm-Schrift durch die Stärkesuspension ebenso deutlich wie durch das Reagenzglas mit der zehnprozentigen Zuckerlösung lesen konnte.

Die Entfernung der Augen vom Komparator betrug stets 25 cm. Die Versuche wurden im Laboratorium bei diffusem Licht

und einer Temp. von 20.5° C ausgeführt. Die Temperaturschwankungen ± 0.4° C wurden durch stetige Kontrolle ausgeglichen und die betreffenden Daten auf 20.5° C umgerechnet. Mit jeder Salzkonzentration wurden mindestens 3 Proben ausgeführt.

In der Tabelle 11 sind die Durchschnittswerte dieser Versuche angegeben.

Tabelle 11.

Die Wirkung der Salzkonzentrationen auf die Tätigkeit von Diastase (Amylase) bei der Stärkeverflüssigung. Temp. 20.5° C.

Salze	Konzentrationen der Versuchslösungen				Bemerkungen zu d. fett-gedruckten Zahlen
	0.05 n.	0.005 n.	0.0005 n.	0.00005 n.	
NH_4Cl	4′25″	3′45″	3′55″	4′15″	
NH_4NO_3	5 35	4 55	4 45	5 35	
NH_4CNS	6 30	7 50	8 15	9 00	
$(NH_4)_2SO_4$	**12 20**	11 15	10 45	10 30	Flokkulation
$NH_4H_2PO_4$	**17 30**	15 20	13 30	10 45	Flokkulation
KBr	3 45	4 05	4 30	4 50	
KCl	5 00	4 20	4 30	4 50	
KNO_3	5 20	4 45	5 00	5 40	
KCNS	5 35	6 15	7 15	8 00	
K_2SO_4	**15 00**	**11 15**	8 45	9 10	Flokkulation
KH_2PO_4	**13 50**	8 45	9 00	9 15	Flokkulation
NaCl	5 05	4 30	3 45	4 30	
$NaNO_3$	6 35	6 10	5 45	6 30	
NaCNS	9 45	7 00	8 00	8 55	
NaH_2PO_4	**17 20**	**10 45**	8 50	8 30	Flokkulation
LiCl	5 30	4 30	4 00	4 30	
$LiNO_3$	6 20	5 40	5 05	6 45	
$MgCl_2$	5 15	4 30	4 00	5 15	
$Mg(NO_3)_2$	9 00	7 45	6 30	7 45	
$MgSO_4$	11 20	10 15	9 45	9 35	
$CaCl_2$	4 30	5 00	5 15	5 35	
$Ca(NO_3)_2$	5 25	5 55	6 40	7 15	
$Ca(CNS)_2$	7 25	7 45	8 35	8 45	
$Ca(H_2PO_4)_2$	8 45	9 00	9 10	9 20	
Aq. destill.	9′30″				
Leitungsw.	5 15				

Die Diastaselösung hat eine pH 5.0 gehabt. Die pH-Werte der Salzlösungen sind in der Tab. 4 zu finden. Die pH-Werte der gemischten Versuchslösungen wurden nicht bestimmt.

Aus den Bemerkungen der Tabelle (letzte Spalte) ersehen wir, dass die stärkeren Konzentrationen von Sulfaten und Phosphaten (Fettdruck-Zahlen!) eine Flokkulation der Stärke-

suspension zeigen ($MgSO_4$ und $Ca(H_2PO_4)_2$ bilden hier eine Ausnahme). Sonst wird die Wirkung der Diastase bei der Stärkeverflüssigung von den meisten verwendeten Salzen in Konz. 0.05—0.00005 n. beschleunigt. Gehemmt wird sie nur von

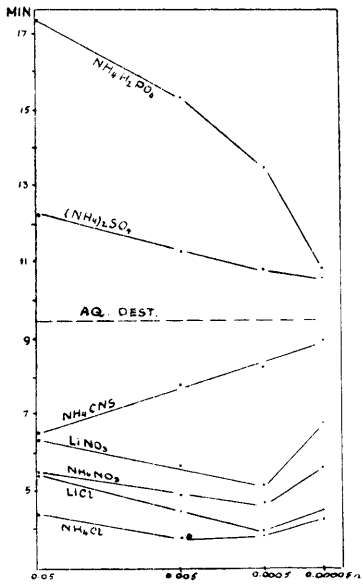


Fig. 6.

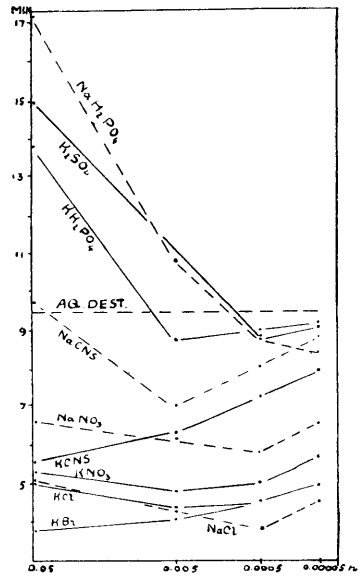


Fig. 7.

$NH_4H_2PO_4$, $(NH_4)_2SO_4$ und $MgSO_4$ und in höheren Konzentrationen von K_2SO_4, NaH_2PO_4, KH_2PO_4 und NaCNS.

Auch im Leitungswasser geht die Tätigkeit der Diastase schneller als in destilliertem Wasser vor sich.

Einen noch besseren Überblick über die Wirkung der Salze auf die Tätigkeit der Diastase geben uns die Fig. 6—8, die nach den Angaben der Tabelle 11 gezeichnet sind.

In Fig. 6 ist die Wirkung der NH_4- und Li-Salze auf die Tätigkeit der Diastase zu sehen. Die Stärkeverflüssigung wird durch diese Salze nach der Anionenreihe $Cl' > NO'_3 > CNS'$ begünstigt und von Phosphaten stärker als von Sulfaten herabgesetzt. Die Wirkung der meisten Salze in verschiedenen Konzentrationen verläuft kurvenförmig, was darauf hindeutet, dass auch Nitrate und Chloride bei noch höheren Konzentrationen auf die Tätigkeit der Diastase hemmend wirken

müssen. Nur NH_4CNS und $(NH_4)_2SO_4$ behalten bei den verwendeten Konzentrationen einen + geradlinigen Wirkungsgang.

In Fig. 7 ist die Wirkung der Konzentrationen von K- und Na-Salzen auf die Tätigkeit der Diastase zu sehen. Diese Salze begünstigen die Stärkeverflüssigung durch die Diastase nach der Anionenreihe $Cl', Br' > NO'_3 > CNS'_4 > H_2PO', SO''_4$ (letztere zwei nur in kleineren Konzentrationen!). Die Wirkungslinien verlaufen meistens kurvenförmig.

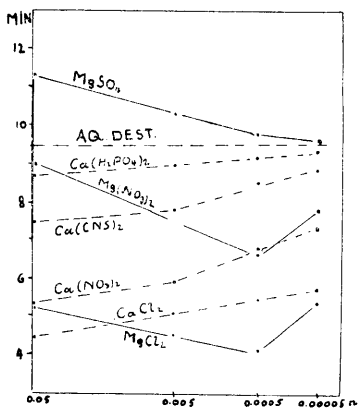


Fig. 8.

In Fig. 8 ist die Wirkung der Mg- und Ca-Salze auf die Diastase wiedergegeben. Auch bei diesen Salzen wird die Tätigkeit der Diastase am meisten von Chloriden begünstigt, und die Reihenfolge der Anionen $Cl' > NO'_3 > CNS' > H_2PO'_4$ behält auch hier ihre Geltung.

Es ist von grossem Interesse, dass diese Reihenfolge der Anionen sich bei allen Salzen wiederholt und einer umgebildeten lyotropen Reihe, wo CNS eine andere Stellung erhalten hat, entspricht. Bemerkenswert ist in Fig. 8 auch der Gang der Wirkungslinien, welcher bei Ca-Salzen mehr geradlinig und in anderer Richtung als bei Mg-Salzen verläuft.

Diese Versuche haben gezeigt, dass die Tätigkeit der Diastase von den Neutralsalzen in verschiedenen Konzentrationen sehr stark beeinflusst wird. Am stärksten wird sie von Alkali-Chloriden und Bromiden, aber auch von Erdkali-Chloriden beschleunigt, was mit den Befunden von Effront, Cole und Wohlgemuth übereinstimmt. Es ist zu bemerken, dass die Wirkung der Salze in ziemlich kleinen Konzentrationen, wie 0,00005 n., noch sehr bedeutend ist. In höheren Konzentrationen setzen die Neutralsalze die Tätigkeit der Diastase bei der Verflüssigung der Stärke herab. Die Grenzkonzentration, wo diese Herabsetzung beginnt, ist bei den einzelnen Salzen verschieden. So z. B. liegt bei NaH_2PO_4 u. K_2SO_4 dieser Übergangspunkt bei 0.001 n. Konz., bei KH_2PO_4 bei ca 0.008 n. K., bei NaCNS bei 0.04 n., bei NaCl und KCl aber, wie aus dem Kurvenverlauf hervorgeht, vielleicht erst zwischen 0.8 und 0.5 n. Konz.

Wie die Salzkonzentrationen die Verzuckerung der Stärke durch die Diastase bewirken, ist viel schwieriger festzustellen, weil dieser Prozess viel langsamer und stufenweise vor sich geht. Setzt man zu der klargewordenen Stärkesuspension, durch die man die kleine Schrift deutlich lesen kann, J + KJ-Lösung hinzu, dann nimmt diese eine rotviolette Färbung an. Diese Färbung zeigt, dass der Spaltungsprozess der Stärke bis zu der s. g. Erythrodextrinstufe vorgeschritten ist. Die klare Stärkesuspension reduziert aber auch die Fehlingsche Lösung, woraus man schliessen muss, dass dabei die reduktionsfähige Zuckerart (Maltose) schon gebildet ist.

Tabelle 12.

Die Wirkung der Neutralsalze in 0.05 n. Konz. auf die Verzuckerungstätigkeit der Diastase.
Temp. 20.5° C.

Lösungen	Verschwinden der J-Färbung nach Min.	Lösungen	Verschwinden der J-Färbung nach Min.
NH_4CNS	1 ?	K_2SO_4	30
NH_4Cl	16	KH_2PO_4	34
NH_4NO_3	18	$LiCl$	17
$(NH_4)_2SO_4$	20	$LiNO_3$	24
$NH_4H_2PO_4$	22	Li_2SO_4	27
$NaCNS$	1 ?	$MgCl_2$	34
$NaBr$	10	$Mg(NO_3)_2$	29
$NaCl$	16	$MgSO_4$	32
$NaNO_3$	22	$Ca(CNS)_2$	30
Na_2SO_4	28	$CaCl_2$	38
NaH_2PO_4	31	$Ca(NO_3)_2$	45
$KCNS$	1 ?	$SrCl_2$	39
KBr	28	$Sr(NO_3)_2$	53
KCl	16	$BaCl_2$	50
KNO_3	22	$Ba(NO_3)_2$	99
		Aq. dest.	21

Nach Euler und Svanberg (1913) verschwindet die J-Farbe in der Stärkesuspension erst, wenn schon etwa 75 % der in der ersten Reaktionsphase entstandenen Maltose gebildet ist.

Nun habe ich versucht festzustellen, wie die Neutralsalze auf den Verzuckerungsgang im erwähnten Sinne wirken, d. h. wann die J-Farbe aus der Stärkesuspension bei dem Vorhandensein von verschiedenen Salzen durch die Tätigkeit der Diastase verschwindet.

Zu diesem Zweck wurde zu den betreffenden Stärke-, Diastase- und Salzlösungen (1 ccm von 2% Stärkesuspension + 2 ccm von Salzlösungen in 0.1 norm. Konz. + 1 ccm von 0.2% Diastaselösung) in dem Moment, in welchem man die Schrift durch die Lösung deutlich lesen konnte, 1 Tropfen (= 0.05 cmm) von J+KJ-Lösung hinzugesetzt, durchgeschüttelt und dann abgewartet, bis die rötlichviolette Jodfärbung aus der Lösung verschwunden war.

In der Tabelle 12 ist die Zeit in Minuten angegeben. Aus dieser Tabelle geht hervor, dass die Wirkung des Salzes in 0.5 n. Konz. auf die Diastase bei der Verzuckerung der Stärke eine andere ist als bei der Stärkeverflüssigung. Die Tätigkeit der Diastase bei der Verzuckerung der Stärke wird in 0.05 norm. Konz. nur von Alkalirhodaniden und Chloriden, zum Teil auch von Bromiden (NaBr) und Nitraten (NH_4NO_3) beschleunigt, von allen anderen Ionen dagegen, besonders aber von Erdalkalisalzen, herabgesetzt.

Was die Wirkung der Alkalirhodanide anbetrifft, so haben wir es hier nur mit der chemischen Entfärbung zu tun; denn wir können ein rasches Verschwinden der Jodfärbung aus der Stärkelösung auch ohne Vorhandensein von Diastase durch den Zusatz von Alkalirhodaniden hervorrufen. Damit bleibt eine Beschleunigung des Verzuckerungsvorganges durch NH_4Cl, NH_4NO_3, NaBr, NaCl, KCl und LiCl allein in 0.05 norm. Konz. bestehen. In kleineren Konzentrationen kann die positive Wirkung der Neutralsalze auf den Verzuckerungsgang eine andere, vermutlich günstigere sein.

Nach Fodor (1929) hängt die Fermentwirkung vom kolloiden Zustande der fermenttragenden und der der Fermenttätigkeit unterliegenden Substanz ab und wird von ihrer Dispersität und Hydratation bestimmt. Die beste Fermenttätigkeit kann also nur dann zustande kommen, wenn die dabei beteiligten Substanzen sich in einem optimalen kolloiden Zustande (Ionisation, Hydratation und Verteilung) befinden. Dieser Zustand wird aber, wie gezeigt, gerade durch H'-,OH'- und Salzionen hervorgerufen. Jedoch darf man die Wirkung der Salz-, H'- und OH'-Ionen auf die enzymatischen Prozesse keinesfalls mit einer einfachen Reizwirkung identifizieren.

Es wird allgemein angenommen, dass die Tätigkeit der verschiedenen Fermente hauptsächlich von der Temperatur und von der H-Ionenkonzentration abhängt. Nach Euler ist die beste Enzymtätigkeit unter folgenden Bedingungen erzielt worden:

Saccharase	pH 4.4—4.6,	Temp.	52.1° C	(Sörensen)
Maltase	„ 6.1—6.8	„	?	(Michaelis und Davidson)
Magenpepsin	„ 1.5—1.6	„	37.0°	(Sörensen)
Pankreatin	„ 8.0	„	37.0°	(Michaelis und Davidson)
Erepsin	„ 7.8	„	38.0°	(Rona)
Protease	„ 6.7—8.5	„	?	(Abderhalden und Fodor)

Nun haben aber Abderhalden und Fodor (1916) an der Hefepeptidase festgestellt, dass die differenten Polypeptide die optimale Konzentration der H-Ionen beeinflussen und sie (nach der Beschaffenheit, Molekulargrösse, Säurenatur usw. der Polypeptide) von den sauren Werten bis zu den alkalischen verschieben können. Dieselben Autoren haben später (1920) gefunden, dass man die optimalen Konzentrationen der H-Ionen bei der Tätigkeit der Hefepeptidase auch durch Salzzusätze aus dem alkalischen Gebiet ins saure überführen kann. Die Verschiebungsmöglichkeit der optimalen H-Ionenkonzentrationen ist auch, wie oben erwähnt, von Ernström (1921) bei der Tätigkeit der Amylase festgestellt worden.

Aus diesen Befunden geht hervor, dass die H-Ionenkonzentrationen bei der Fermenttätigkeit nur eine untergeordnete Rolle spielen und durch andere Faktoren, unter anderem auch durch die Salzionen, bedingt werden.

Die vorigen Versuche haben uns gezeigt, wie die Salzionen auf die Verflüssigung und Verzuckerung von Stärke im Reagenzglas wirken. Diese Wirkung darf man aber nicht mit derjenigen im Samenkorn identifizieren. Man muss also Stärkeabbau in Gegenwart von Salzionen auch in den Samenkörnern selbst feststellen.

Bekanntlich ist über die Frage, wo die Diastase in Getreidekörnern gebildet wird — nur im Scutellum oder auch in den Zellen der Aleuronschicht — viel diskutiert worden. Wie Hansteen (1894), Puriewitsch (1898), Bessenich (1924) und Dahm (1924) an Maiskörnern gezeigt haben, können die von Embryo und Scutellum befreiten Endosperme sich auch selbständig entleeren, wodurch die Ausscheidung von Diastase aus den Zellen der Aleuronschicht ausser Zweifel gestellt ist. Dahm nimmt jedoch weiter an, dass das Scutellum in Maissamen überhaupt keine Rolle im Sinne der Ausscheidung von Diastase spielt. Ausserdem hat Dahm gefunden, dass die Salzionen die

Tätigkeit der Diastase meistens hemmen und sie nur in einzelnen Fällen fördern können.

Durch diese Befunde sah ich mich genötigt, die Wirkung der Salzionen auf die Tätigkeit der Diastase in Getreidekörnern nachzuprüfen.

Bei der Durchführung meiner Versuche habe ich hauptsächlich 3 Punkte im Auge behalten: 1) Welche Rolle spielen Scutellum und Aleuronschicht in Weizenkörnern beim Abbau der Reservestärke (resp. bei der Ausscheidung von Diastase)? 2) Sind die Endospermzellen in der Lage, auch selbständig Diastase auszuscheiden und Stärke zu lösen? 3) Wie wird die Wirkung der Diastase durch die Salzionen in Abhängigkeit von ihren Konzentrationen beeinflusst?

Die Versuche sind in Doppelschalen mit 5 Filtrierpapierscheiben und 10 ccm von Lösungen in Thermostaten bei 19.0° C ausgeführt worden. Nach je 24 Stunden wurden die zum Keimen gebrachten Samenkörner an 3 Stellen quer durchschnitten: I. Schnitt durch den unteren Teil des Kornes — durch Embryo, Scutellum und Endosperm; II. Schnitt durch die Mitte des Kornes, etwas schräg, ± parallel zum Scutellum; III. Schnitt durch den oberen Teil (ca 1—2 mm von der Spitze) des Kornes.

Von der ersten Schnittfläche wurden mit einer feinen Lanzettspitze 2 Stärkeproben genommen: die eine unter dem Scutellum, die andere — unter der Aleuronschicht von der Seitenecke. Von der II. und III. Schnittfläche wurden je 3 Stärkeproben genommen: 1) unter der Aleuronschicht in der Rillentiefe, 2) — an der Seitenecke, 3) — von der Dorsalseite (siehe Fig. 9). Ausserdem wurde von der III. Schnittfläche noch eine Probe aus dem Endosperm genommen. Jedesmal wurden je 2—3 Körner aus jeder Versuchslösung analysiert. Alle Stärkeproben wurden unter dem Mikroskop untersucht und die Zahl der korrodierten Stärkekörner in $^0/_0{}^0/_0$ ausgedrückt.

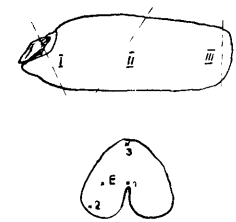


Fig. 9.

Die Resultate dieser Versuche sind in der Tabelle 13 (a — f) aufgeführt, wobei die Zahlen in den Spalten die Menge der korrodierten Stärkekörner in $^0/_0$ bedeuten (e = einzelne Körner).

Bei der Analyse dieser Tabellen erhalten wir die Antworten auf alle 3 gestellten Fragen. 1) Das Scutellum spielt beim

Tabelle 13 a.

Die Korrosion der Stärkekörner in Samen von Triticum.

Temp. 19.0° C.

Salze	Nach Stunden	0.1 norm. I. Schn. Sc.	I. Schn. Aleur.	II. Schn. 1	II. Schn. 2	II. Schn. 3	III. Schn. 1	III. Schn. 2	III. Schn. 3	III. Schn. End.	
KCNS	48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	KCNS
	72	10	e	0	0	0	0	0	0	0	
	96	95	50	e	0	e	0	0	0	0	
	120	100	60	e-10	e	e-10	0	0	0	0	
		0.01 norm.									
	48	30	10	e	0	e	0	0	0	0	
	72	75	30	25	e	30	0	0	0	0	
	96	100	60	50	30	70	0	0	0	0	
	120	100	100	90	70	100	e	0	e	0	
		0.001 norm.									
	48	35	e	0	0	0	0	0	0	0	
	72	90	40	30	25	40	e	0	e	0	
	96	100	95	90	90	100	40	30	50	0	
	120	100	100	100	100	100	50	50	70	e	
		0.0001 norm.									
	48	40	e	0	0	e	0	0	0	0	
	72	90	50	20	10	25	0	0	0	0	
	96	100	100	70	70	100	50	50	75	0-e	
	120	100	100	100	100	100	100	100	100	50	
KBr		0.1 norm.									KBr
	48	e	0	0	0	0	0	0	0	0	
	72	95	50	25	15	50	0	0	0	0	
	96	100	70	50	25	60	0	0	0	0	
	120	100	100	90	75	95	50	50	90	0	
		0.01 norm.									
	48	40	0	0	0	0	0	0	0	0	
	72	90— 100	50	30	25	e	0	0	0	0	
	96	100	100	50	40	60	e	e	10	0	
	120	100	100	90	80	95	25	25	40	0	
		0.001 norm.									
	48	50	15	10	10	15	0	0	0	0	
	72	100	50	50	25	60	0	0	0	0	
	96	100	100	75	50	85	e	e	15	0	
	120	100	100	100	100	100	80	70	100	50	
		0.0001 norm.									
	48	80	30	10	e	20	0	0	0	0	
	72	100	90	30	20	50	0	0	0	0	
	96	100	100	50	40	70	10	10	25	0	
	120	100	100	100	100	100	100	100	100	85	

Tabelle 13 b.

Salze	Nach Stunden	0.1 norm. I. Schn. Sc.	Aleur.	II. Schn. 1	2	3	III. Schn. 1	2	3	End.	
KCl	48	50	15	0	0	0	0	0	0	0	KCl
	72	100	75	20	10	30	0	0	e	0	
	96	100	100	80	70	95	e	e	20	0	
	120	100	100	100	100	100	25	15	60	0	
		0.01 norm.									
	48	75	25	e	0	10	0	0	0	0	
	72	100	85	20	10	30	e	e	10	0	
	96	100	100	80	75	100	30	20	50	0	
	120	100	100	100	100	100	90	80	100	50	
		0.001 norm.									
	48	90	50	e	e	10	0	0	0	0	
	72	100	100	50	30	60	0	0	0	0	
	96	100	100	95	90	100	30	20	50	0	
	120	100	100	100	100	100	100	100	100	95	
		0.0001 norm.									
	48	70	30	e	e	15	0	0	0	0	
	72	100	100	70	70	90	e	e	10	0	
	96	100	100	100	100	100	60	50	80	e	
	120	100	100	100	100	100	100	100	100	90	
		0.1 norm.									
KNO_3	48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	KNO_3
	72	50	25	e	0	e	0	0	0	0	
	96	75	50	e	e	e	0	0	e	0	
	120	100	90	25	25	90	e	e	25	0	
		0.01 norm.									
	48	e	0	0	0	0	0	0	0	0	
	72	100	50	15	10	20	0	0	0	0	
	96	100	90	50	30	70	e	e	20	0	
	120	100	100	100	100	100	95	70	100	20	
		0.001 norm.									
	48	10	0	0	0	0	0	0	0	0	
	72	100	50	20	10	25	0	0	0	0	
	96	100	90	40	25	50	e	e	10	0	
	120	100	100	80	70	95	60	70	95	20	
		0.0001 norm.									
	48	25	e	0	0	0	0	0	0	0	
	72	100	85	15	10	25	0	0	e	0	
	96	100	100	60	35	75	50	30	60	10	
	120	100	100	100	100	100	70	50	95	10	
		0.1 norm.									
K_2SO_4	48	25	e	0	0	0	0	0	0	0	K_2SO_4
	72	75	10	e	0	e	0	0	0	0	
	96	100	90	40	20	70	0	0	e	0	
	120	100	100	90	70	95	e	e	10	0	

Tabelle 13 c.

Salze	Nach Stunden	0,01 norm.									
		I. Schn.		II. Schn.			III. Schn.				
		Sc.	Aleur.	1	2	3	1	2	3	End.	
K_2SO_4	48	50	e	e	0	e	0	0	0	0	K_2SO_4
	72	100	85	20	10	35	0	0	0	0	
	96	100	100	90	75	100	10	10	20	0	
	120	100	100	100	100	100	25	20	35	0	
		0.001 norm.									
	48	60	e	e	0	e	0	0	0	0	
	72	100	90	25	10	40	0	0	e	0	
	96	100	100	50	35	60	30	15	30	0	
	120	100	100	100	100	100	100	100	100	75	
		0.0001 norm.									
	48	50	e	e	0	e	0	0	0	0	
	72	90	50	10	e	20	0	0	0	0	
	96	100	100	75	60	90	10	10	15	0	
	120	100	100	100	100	100	70	70	80	30	
		0.1 norm.									
KH_2PO_4	48	30	e	0	0	0	0	0	0	0	KH_2PO_4
	72	100	30	25	e	25	0	0	e	0	
	96	100	100	50	30	70	e	e	15	0	
	120	100	100	90	80	100	50	50	70	e	
		0.01 norm.									
	48	85	10	0	0	e	0	0	0	0	
	72	100	70	40	30	70	e	0	10	0	
	96	100	100	50	40	90	30	30	50	0	
	120	100	100	100	95	100	95	90	100	50	
		0.001 norm.									
	48	75	e	0	0	0	0	0	0	0	
	72	95	75	25	15	30	e	0	10	0	
	96	100	100	70	50	80	35	25	50	0	
	120	100	100	100	95	100	90	90	95	50	
		0.0001 norm.									
	48	50	e	0	0	0	0	0	0	0	
	72	100	50	30	25	40	0	0	0	0	
	96	100	100	75	50	90	50	25	60	0	
	120	100	100	100	100	100	100	100	100	75	
		0.1 norm.									
LiCl	48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	LiCl
	72	50	e	0	0	0	0	0	0	0	
	96	75	30	e	e	e	0	0	0	0	
	120	90	50	e	e	e	0	0	0	0	
		0.01 norm.									
	48	20	e	0	0	0	0	0	0	0	
	72	75	20	10	10	35	0	0	0	0	
	96	100	70	50	50	60	e	0	e	0	
	120	100	100	100	100	100	20	20	70	0	

Tabelle 13 d.

Salze	Nach Stunden	0.001 norm. I. Schn. Sc.	I. Schn. Aleur.	II. Schn. 1	II. Schn. 2	II. Schn. 3	III. Schn. 1	III. Schn. 2	III. Schn. 3	End.	
LiCl	48	30	e	0	0	0	0	0	0	0	LiCl
	72	100	50	e	e	25	0	0	0	0	
	96	100	100	85	70	95	50	40	60	0	
	120	100	100	100	100	100	100	100	100	75	
		0.0001 norm.									
	48	50	e	0	0	0	0	0	0	0	
	72	95	50	10	10	25	0	0	0	0	
	96	100	100	90	75	95	e	e	e	0	
	120	100	100	100	100	100	100	100	100	100	
		0.1 norm.									
NH_4Cl	48	e	0	0	0	0	0	0	0	0	NH_4Cl
	72	85	e	0	0	0	0	0	0	0	
	96	100	75	30	20	60	0	0	e	0	
	120	100	100	75	50	95	e	e	50	0	
	144	100	100	100	100	100	30	20	60	0	
		0.01 norm.									
	48	e	0	0	0	0	0	0	0	0	
	72	95	75	e	e	10	0	0	0	0	
	96	100	95	50	40	70	15	e	50	0	
	120	100	100	100	100	100	50	30	70	0	
	144	100	100	100	100	100	100	90	100	25	
		0.001 norm.									
	48	10	0	0	0	0	0	0	0	0	
	72	100	75	15	10	25	0	0	0	0	
	96	100	100	30	20	70	0	0	30	0	
	120	100	100	100	100	100	25	10	50	e	
	144	100	100	100	100	100	100	100	100	50	
		0.0001 norm.									
	48	e	0	0	0	0	0	0	0	0	
	72	100	75	e	0	10	0	0	0	0	
	96	100	100	25	15	70	0	0	10	0	
	120	100	100	100	90	100	50	50	90	25	
	144	100	100	100	100	100	80	70	100	30	
		0.01 norm.									
$MgCl_2$	48	e	0	0	0	0	0	0	0	0	$MgCl_2$
	72	75	e	0	0	0	0	0	0	0	
	96	100	50	e	e	10	0	0	0	0	
	120	100	100	70	30	90	e	0	10	0	
	144	100	100	100	90	100	20	15	25	0	

Tabelle 13 e.

Salze	Nach Stunden	I. Schn. Sc.	I. Schn. Aleur.	II. Schn. 1	II. Schn. 2	II. Schn. 3	III. Schn. 1	III. Schn. 2	III. Schn. 3	End.	Salze
		0.01 norm.									
$MgCl_2$	48	e	0	0	0	0	0	0	0	0	$MgCl_2$
	72	90	50	10	e	15	0	0	0	0	
	96	100	100	30	15	50	e	0	e	0	
	120	100	100	100	100	100	30	10	75	e	
	144	100	100	100	100	100	100	80	100	50	
		0.001 norm.									
	48	10	0	0	0	0	0	0	0	0	
	72	95	25	10	e	15	0	0	0	0	
	96	100	90	40	30	50	20	10	25	0	
	120	100	100	100	95	100	50	30	80	e	
	144	100	100	100	100	100	100	100	100	70	
		0.0001 norm.									
	48	e	0	0	0	0	0	0	0	0	
	72	95	20	e	0	10	0	0	0	0	
	96	100	100	20	15	35	0	0	e	0	
	120	100	100	100	100	100	70	30	80	25	
	144	100	100	100	100	100	100	100	100	50	
		0.1 norm.									
$BaCl_2$	48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$BaCl_2$
	72	10	e	0	0	0	0	0	0	0	
	96	70	15	e	e	10	0	0	0	0	
	120	95	50	e	e	20	0	0	0	0	
	144	100	100	50	30	90	0	0	e	0	
		0.01 norm.									
	48	e	0	0	0	0	0	0	0	0	
	72	75	20	0	0	e	0	0	0	0	
	96	100	80	25	25	50	0	0	e	0	
	120	100	95	35	30	80	e	e	50	0	
	144	100	100	80	70	100	20	10	80	e	
		0.001 norm.									
	48	10	0	0	0	0	0	0	0	0	
	72	75	50	10	e	15	0	0	0	0	
	96	100	90	25	10	60	10	e	25	0	
	120	100	100	50	25	75	15	10	50	0	
	144	100	100	100	100	100	40	30	90	25	
		0.0001 norm.									
	48	10	0	0	0	0	0	0	0	0	
	72	80	25	10	e	20	0	0	0	0	
	96	100	90	50	30	70	e	e	25	0	
	120	100	100	100	100	100	30	15	50	e	
	144	100	100	100	100	100	50	30	90	25	

Tabelle 13 f.

Salze	Nach Stunden	I. Schn.		II. Schn.			III. Schn.			
		Sc.	Aleur.	1	2	3	1	2	3	End.
					0.1 norm.					
$CaCl_2$	48	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	72	100	80	10	10	20	0	0	0	0
	96	100	100	20	20	40	0	0	0	0
	120	100	100	50	25	50	e	e	10	0
					0.01 norm.					
	48	e	0	0	0	0	0	0	0	0
	72	100	75	e	e	25	0	0	0	0
	96	100	100	50	50	70	e	e	10	0
	120	100	100	100	100	100	70	70	90	25
					0.001 norm.					
	48	50	0	0	0	0	0	0	0	0
	72	100	80	10	10	20	0	0	0	0
	96	100	100	50	50	80	e	e	10	0
	120	100	100	100	100	100	70	70	90	50
					0.0001 norm.					
	48	75	10	0	0	0	0	0	0	0
	72	100	80	10	10	15	0	0	0	0
	96	100	100	75	50	90	10	10	20	0
	120	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Aq. destillata										
	48	35	0	0	0	0	0	0	0	0
	72	95	25	e	e	15	0	0	0	0
	96	100	95	25	10	50	e	e	10	0
	120	100	100	75	35	95	50	25	75	20
	144	100	100	100	100	100	95	80	100	75
Leitungswasser										
	48	10	0	0	0	0	0	0	0	0
	72	50	10	0	0	0	0	0	0	0
	96	100	95	25	25	50	e	0	10	0
	120	100	100	100	100	100	50	30	75	25
	144	100	100	100	100	100	100	95	100	50
Knopsche Nährlösung $^1/_1$ Konz.										
	48	10	0	0	0	0	0	0	0	0
	72	50	e	0	0	0	0	0	0	0
	96	100	80	25	25	70	0	0	e	0
	120	100	100	100	100	100	35	20	50	e
	144	100	100	100	100	100	70	50	95	50
Knopsche Nährlösung $^1/_5$ Konz.										
	48	35	0	0	0	0	0	0	0	0
	72	95	10	e	e	10	0	0	0	0
	96	100	100	35	25	90	0	0	10	0
	120	100	100	100	95	100	50	30	80	20
	144	100	100	100	100	100	100	90	100	60

Abbau von Stärke in den Weizenkörnern die Hauptrolle, denn die Auflösung von Stärke geht in allen Fällen in der Richtung vom Scutellum zu der oberen Spitze des Kornes. Die Auflösung von Stärke unter der Aleuronschicht beginnt ebenfalls von der unteren Spitze (resp. in der Nähe des Scutellums) und setzt sich in der Richtung zur oberen Spitze fort. Dabei wird aber merkwürdigerweise die Stärke an der dorsalen Seite des Kornes (3) stets bedeutend schneller aufgelöst als an den beiden Seiten (2) und an der Bauchrille (1). Diese Erscheinung kann dadurch erklärt werden, dass die Diastase des Scutellums in dieser Richtung den Mittelpunkt des Kornes am schnellsten erreichen kann, weil ja das Scutellum selbst schräg nach der dorsalen Seite des Kornes hin liegt. Auch in der Richtung zur Rille (1) kann die Scutellumdiastase sich etwas schneller als an den beiden Seitenpunkten (2) fortsetzen, weil die dünne Endospermschicht, welche das Scutellum von der Bauchrille trennt, am unteren Ende des Kornes sehr bald abgebaut wird und die Scutellumdiastase dann leicht die Bauchrille erreichen kann. Nur durch diese Annahme kann man verstehen, warum der Stärkeabbau am oberen Ende des Kornes viel später als am unteren beginnt und warum er an den verschiedenen Seiten des Weizenkornes nicht gleich stark vor sich geht.

Es kann ja sein, dass die Zellen der Aleuronschicht bei Triticum, wie Puriewitsch zu zeigen sucht, befähigt sind selbständig die Fermente auszuscheiden und das Endosperm zu entleeren, nur geht das ziemlich langsam vor sich; ob dabei die Diastase der Aleuronzellen weniger wirksam ist als die des Scutellums oder ob sie in zu kleinem Umfange gebildet wird, muss dahingestellt bleiben. Jedenfalls wird aber die Enzymtätigkeit der Aleuronschicht in Weizenkörnern beim gewöhnlichen Keimlingswachstum von derjenigen der mehr aktiven Scutellumfermente überholt.

Es ist noch von Interesse hierzu zu bemerken, dass die Weizenkörner stets um ca 24 Stunden früher aufkeimen, wenn man sie auf die Bauchseite statt auf die Dorsalseite zum Keimen auf das angefeuchtete Filtrierpapier legt. Dieses schnellere Keimen auf der Bauchseite scheint aber zu der Enzymtätigkeit in keiner Beziehung zu stehen; es ist vielmehr mit der Wasserversorgung in Zusammenhang zu bringen. Obwohl die Samen-

schale um die Rille herum etwas dicker ist als an den anderen Stellen, kann sie dort doch für das Wasser leichter durchdringbar sein.

2. Beim Keimen scheiden die Endospermzellen der Weizenkörner keine Diastase aus. Die Stärke des Endosperms wird hauptsächlich, wie gesagt, von der Scutellumdiastase aufgelöst. Die Auflösung von Endospermstärke setzt sich allmählich in der Richtung von dem unteren Ende des Kornes, vom Scutellum, nach der Peripherie und von dort weiter nach innen fort.

3. Da die Aleurondiastase bei dem Stärkeabbau in Weizerkörnern eine untergeordnete Rolle spielt, hat man es im gegebenen Falle in der Tat mit der Wirkung der Salzionen auf die Scutellumdiastase zu tun. Aus der Tabelle ersehen wir, dass die Tätigkeit der Diastase von 0.1 norm. Salzkonzentration in allen Fällen gehemmt, von den meisten niederen Konzentrationen aber gefördert wird. Nur $BaCl_2$ wirkt in allen geprüften Konzentrationen auf die Tätigkeit der Diastase hemmend; ausserdem wird sie noch durch Knopsche Nährlösung von $^1/_1$ Konz. herabgesetzt. In manchen Fällen wird die Tätigkeit der Diastase von den Salzionen nur in den ersten Versuchstagen gehemmt, später aber beschleunigt, so z. B. von NH_4Cl in 0.01—0.0001 norm. K., $MgCl_2$ in 0.001—0.0001 n. K., $CaCl_2$ in 0.01 n. K. und LiCl in 0.001—0.0001 n. K.

Daraus folgt, dass die Wirkung der Salze auf die Tätigkeit der Diastase im Reagenzglase von derjenigen in lebenden Samenkörnern etwas abweicht, besonders in höheren Konzentrationen: im Reagenzglase wird die Tätigkeit der Diastase bei den meisten Salzen noch in höheren Konzentrationen (0.05 und noch stärker) beschleunigt, hier — in Samenkörnern — aber stets herabgesetzt. Diese verschiedene Wirkung der stärkeren Salzkonzentrationen könnte man in beiden Fällen vielleicht folgendermassen erklären: Nach Puriewitsch und Dahm steht es fest, dass je mehr von den gelösten Produkten fortgeführt resp. verbraucht, um so mehr Stärke von der Diastase aufgelöst wird. Bekanntlich aber wird die Plasmatätigkeit von höheren Salzkonzentrationen gehemmt, und im Zusammenhang damit das Wachstum der Keimlinge und der Verbrauch von Nährstoffen ebenfalls herabgesetzt. Dadurch wird bald ein Übermass des gelösten Produktes in den Samenkörnern erreicht und somit der weitere Abbau von Stärke verlangsamt oder zum Stillstand gebracht. Es können aber auch die Scutellumzellen in Salzlösungen von höheren Konzentrationen,

welche dehydrierend auf die Plasmakolloide wirken, weniger Diastase ausscheiden als in destilliertem Wasser und in Salzlösungen von niederen Konzentrationen. Infolgedessen hat man es hier auch mit der rein kolloidchemischen Wirkung der Salze zu tun.

In allen Fällen aber zeigen die Versuche, dass die Tätigkeit der Diastase + parallel mit dem Keimlingswachstum vor sich geht: in allen Versuchslösungen, wo die Keimlinge ein stärkeres Wachstum aufweisen, werden auch die Endosperme der Samenkörner früher entleert, so z. B. in niederen Konzentrationen von Salzlösungen, besonders von KCl, KBr, KNO_3 und KH_2PO_4.

Zusammenfassung:

1. Die Diastase, welche den Abbau der Endospermstärke in Weizenkörnern hervorruft, wird hauptsächlich von Scutellumzellen ausgeschieden. Vom Scutellum aus verbreitet sich die Diastase unter der Aleuronschicht von dem untersten Ende des Samenkornes nach der oberen Spitze und löst dabei die Stärke beim Vordringen auf. Von der Peripherie des Kornes dringt die Diastase allmählich in das Innere des Endosperms. Die Endospermzellen selbst aber scheiden in 7 Tagen keine Diastase aus.

2. Die Diastasetätigkeit des Weizenkornes wird von höheren Konzentrationen der Neutralsalze (0,1 n.) gehemmt und von niederen Konzentrationen meistens gefördert. Das hängt ab: a) von der Wirkung der Salzionen auf den kolloiden Zustand des Plasmas der lebenden Zellen (Scutellum) und der der Fermenttätigkeit unterliegenden Substanzen (Stärke); b) von der Intensivität des Keimlingswachstums und vom Verbrauch der Abbauprodukte der Stärkespaltung.

3. Die Wirkung der Salzionen auf die Tätigkeit der Diastase bei der Verflüssigung der Stärke im Reagenzglase unterscheidet sich von derjenigen in lebenden Samenkörnern dadurch, dass dort die Salze nur eine kolloidchemische Wirkung auf die leblose Stärke ausüben und im Zusammenhang damit die Tätigkeit der Diastase noch bei etwas höheren Konzentrationen als in lebenden Zellen fördern können.

Wie die Neutralsalze auf die Tätigkeit der anderen Enzyme wirken, darüber sind die Literaturangaben ziemlich sparsam. Nach Schütz (1904) und Levites (1906) wirken die Chloride, nach Pfleiderer (1906) die Alkalisulfate hemmend auf die

Tätigkeit des Pepsins. Die Kaseinverdauung durch Trypsin wird von KBr stark aktiviert (Falk-Winslow 1917). Ca- und Mg-Salze aktivieren nach Delazenne u. Zunz (1906) ebenfalls die Tätigkeit des Trypsins, $CaCl_2$ — die Tätigkeit der Pankreaslipase (zitiert nach Euler).

Besonders wichtig sind aber die Resultate der neueren Untersuchungen von Rona, Abderhalden und ihren Mitarbeitern. So haben Rona und Mislowitzer (1924) festgestellt, dass die Wirkung der Neutralsalze auf die Tätigkeit der Leberpeptidase von der H-Ionenkonzentration abhängt: bei pH 3.6 haben die Chloride, Sulfate und Zitrate eine hemmende, bei pH 5.0—6.0 eine fördernde Wirkung auf die Eiweissspaltung gehabt. Diese Forscher haben ebenfalls gezeigt, wie Salzkonzentrationen die Enzymtätigkeit beeinflussen: bei grösseren Konzentrationen von NaCl, KCl und $CaCl_2$ wird die Tätigkeit der Leberpeptidase gehemmt, bei kleineren dagegen gefördert.

Rona und Kleinmann (1924) haben gefunden, dass die Chloride, Nitrate und Sulfate von K und Ca in 0.02 n. Konz. in stark saurer Lösung die Tätigkeit des Pepsins hemmen, in 0.5 n. bis 0.005 n. Konz. bei pH 4.0 jedoch fördern, und bei höheren Konzentrationen als 0.5 n. wieder hemmen. Auch Abderhalden und Fodor (1921) haben eine fördernde Wirkung von Chloriden, Bromiden und Sulfaten in kleineren Konzentrationen und eine hemmende bei grösseren Konzentrationen auf die Tätigkeit der Hefepeptidase beobachtet.

Ob die H'- und Salzkonzentrationen auch bei der Keimung der proteinhaltigen Samen eine ähnliche Wirkung auf die Tätigkeit der proteolytischen Fermente ausüben, habe ich experimentell nicht festgestellt.

II. Spezialversuche.

1. Versuche mit Avena sativa.

Die Versuchsresultate mit Avena sind in den Tabellen 14—16 zusammengefasst.

Bevor ich zur Analyse dieser Versuchsergebnisse übergehe, möchte ich noch einige Bemerkungen vorausschicken.

1. Um die Samen und Keimlingswurzeln besser mit Salz-

Tabelle 14.

Keimlinge von Avena sativa (RL. 0269 Jõgeva).
Temp. 18.5° C. Ernte 1927.
Versuchsdauer 24 St. × 7.

Salze	Konz. norm.	Koleoptil %	Koleoptil δ± %	Wurzel %	Wurzel δ± %	K + W %	$V = \frac{\text{ges. Wl.}}{\text{Kl.}}$	Bemerkungen
Aq. dest.		100.0	3.23	100.0	5.32	100.0	2.68	
Leitungsw.		107.1	3.83	92.4	4.38	101.4	2.31	
Knop. N. L.		123.8	4.03	111.1	5.26	118.9	2.40	
LiCl	0.1	—	—	—	—	—	—	Keimen nicht ganz auf.
	0.01	89.0	1.76	68.6	5.22	81.5	2.05	
	0.001	104.8	3.50	86.1	6.43	98.1	2.18	
	0.0001	106.1	3.44	101.0	4.29	104.2	2.64	
NH_4Cl	0.1	45.8	8.33	—	—	—	—	Die Wurzeln sterben vom 3. Tage an ab.
	0.01	94.5	3.64	111.8	5.83	101.8	3.17	
	0.001	96.1	2.89	104.5	5.97	99.0	2.95	
	0.0001	97.0	2.93	102.8	5.52	98.9	2.88	
NaCl	0.1	78.7	3.85	57.1	4.84	74.0	2.14	
	0.01	106.7	3.90	91.7	4.66	100.2	2.53	
	0.001	104.9	3.27	96.3	5.40	100.6	2.48	
	0.0001	104.7	1.88	95.9	5.87	100.2	2.47	
KCl	0.1	83.2	3.73	72.7	7.41	79.0	2.31	
	0.01	110.0	3.86	97.7	5.25	105.1	2.42	
	0.001	104.4	2.02	113.0	4.41	107.7	2.73	
	0.0001	103.4	3.44	98.1	5.73	101.3	2.58	
$MgCl_2$	0.1	95.0	4.47	71.3	3.72	85.5	2.01	
	0.01	98.2	3.54	112.7	4.36	104.0	3.08	
	0.001	103.4	4.31	101.2	5.51	102.3	2.68	
	0.0001	103.2	3.72	92.4	4.64	99.0	2.39	
$BaCl_2$	0.1	34.9	7.16	34.1	6.20	34.6	2.56	
	0.01	92.7	3.46	97.9	5.02	95.0	2.77	
	0.001	98.7	3.45	108.5	6.94	102.9	2.87	
	0.0001	100.0	2.67	108.5	4.12	103.6	2.84	
$CaCl_2$	0.1	75.2	4.94	42.3	8.11	61.3	1.51	
	0.01	98.7	3.30	93.6	5.05	96.6	2.53	
	0.001	99.7	4.86	100.9	6.19	100.2	2.73	
	0.0001	100.0	2.70	99.6	4.45	99.9	2.66	

lösungen anzufeuchten und die Wurzeln leichter vom Keimbett ablösen zu können, wurde 15 ccm statt 10 ccm Salzlösung für jede Versuchsschale genommen.

2. Die Versuche wurden in jeder Salzlösung 2 bis 3 mal wiederholt; in den Tabellen sind die Mittelwerte aus den parallel ausgeführten Versuchsserien angegeben.

Alle Grössen der Tabellen sind auf die Durchschnittswerte der Kontrollversuche in destilliertem Wasser (Koleoptillänge 8.4 cm = 100.0%, gesamte Wurzellänge 22.5 cm = 100.0 %, mittlere Wurzellänge 5.6 cm = 100.0 %, das Gesamtwachstum — Kol.- + mittl. Wurzell. — 14.0 cm = 100.0 %) umgerechnet. Nach diesen Angaben kann man die wirklichen Werte immer wieder berechnen.

3. Alle Berechnungen wurden mit dem Rechenschieber ausgeführt, wobei ein Schätzungsfehler + 0.02 % anzunehmen ist. Der mittlere Variationsfehler beträgt bei dem Koleoptilwachstum ± 3.73 %, bei dem Wurzelwachstum ± 5.98 %.

4. Die Angaben der Tabellen sind in den Diagrammen in Kurvenform dargestellt: auf die Vertikalachse wurden die Werte des Längenwachstums in %% aufgetragen, auf die Horizontalachse — die logarithmischen Werte der negativen Exponenten der Bruchzahlen der Salzkonzentrationen.

5. Die Reaktion der Versuchslösungen, abgesehen von den Monophosphaten und einigen NH_4-Salzen, war schon am dritten Tage über pH 7.0 gestiegen und nach 7 Tagen zwischen den pH-Werten 7.3 und 7.5 stehen geblieben. Bei den Monophosphaten und einigen NH_4-Salzlösungen wurden die pH-Werte in stärkeren Konzentrationen etwas niedriger gefunden.

In der Tabelle 14 sind die Versuchsresultate über das Wachstum der Haferkeimlinge in Chloridlösungen und diejenigen der Kontrollversuche in destilliertem Wasser, Leitungswasser und in der Knopschen Nährlösung angegeben.

Kontrollversuche.

Was die Kontrollversuche anbetrifft, so sehen wir, dass das Koleoptilwachstum im Leitungswasser und in Knopscher N. L. besser vor sich geht als in destilliertem Wasser. Das Wurzelwachstum ist aber im Leitungswasser schwächer als in reinem Wasser. Wenn wir die Wachstumswerte in destilliertem Wasser auf 100.0% schätzen, dann ist das Koleoptilwachstum in Knopscher

Nährlösung um 20—24 %, im Leitungswasser um 3—7 % grösser als in destilliertem Wasser, — je nachdem, ob wir die Variationsfehler berücksichtigen oder nicht. Das gesamte Wurzelwachstum ist in Knopscher N. L. um 6—11 % stärker, im Leitungswasser aber um 4—8% schwächer als in Aq. destill. Das günstigere Wachstum der Keimlingselemente in Knopscher N. L. kann man auf die Wirkung der Salzionen in dieser Lösung zurückführen. Dass das Wurzelwachstum im Leitungswasser schwächer als in destilliertem Wasser ist, ist schwerer zu erklären. Vielleicht haben die $Ca(HCO_3)_2$-Salze hier auf das Wurzelwachstum hemmend gewirkt.

Gehen wir nun an die Betrachtung der Wirkungen der einzelnen Salze auf das Wachstum der Haferkeimlinge, sofern sie von ihren Konzentrationen abhängen.

Chloride.

In 0.1 norm. **LiCl**-Lösung geht das Quellen der Samenkörner gut vor sich; nach 48 Stunden sind die ersten Keimlingswurzeln ähnlich wie in den Kontrollösungen zu sehen. Ein Weiterwachsen der Wurzeln kommt aber nicht mehr zustande, und diese nehmen eine gelblichbraune Färbung an. Unter dem Mikroskop können wir sehen, dass das Plasma der Wurzelzellen erstarrt ist. Die Zellen sind also tot. Auch das Koleoptil hat schon eine Länge von 3—4 mm erreicht. Aber die weitere Entwicklung des Koleoptils bleibt stehen. Eine 0.1 n. LiCl-Lösung tötet also die Keimzellen der Haferkörner bald ab.

In 0.01 n. **LiCl**-Lösung wachsen die Haferkeimlinge etwas schwächer weiter als in den Kontrollösungen; das Wurzelwachstum ist hier aber relativ schwächer als das Koleoptilwachstum, so dass das Verhältnis Gesamtwurzellänge: Koleoptillänge nur 2.05 (in destilliertem Wasser 2.68) beträgt.

In 0.001 n. **LiCl**-Lösung hat die Koleoptillänge den Kontrollwert überstiegen, das Wurzelwachstum ist hier aber noch bedeutend schwächer als in destilliertem Wasser; das Verhältnis ges. Wl.: Kl. = 2.18 zeigt, dass die Wachstumsbedingungen in dieser Lösung für die Wurzeln viel ungünstiger sind als in destilliertem Wasser. Das Gesamtwachstum der Keimlinge (Kl. + mittl. Wl.) — 98.1 % — nähert sich schon dem Kontrollwert.

In 0.0001 norm. Konz. von **LiCl** sind die Koleoptil- und Wurzellängen etwas grösser als in destilliertem Wasser und das Gesamtwachstum hat den Kontrollwert um ca 4 % überstiegen.

Auch das Verhältnis ges. Wl.: Kl. — 2.68 — nähert sich dem Kontrollwerte. Wir sehen also, dass LiCl, welches in 0.1 n. K. die Keimlingszellen von Hafer tötet, in 0.01 n. K. ihr Wachstum stark herabsetzt, es in 0.0001 n. K. schwach fördern kann.

Den Gang des Keimlingswachstums in jeder Salzlösung in analoger Weise zu analysieren, würde uns zu weit führen und Anlass zu Wiederholungen geben. Darum wird weiterhin die Analyse der Tabellen möglichst kurz zusammengefasst und zu leichterer Orientierung in Figuren veranschaulicht, wo die Angaben der Tabellen in Kurvenform dargestellt sind.

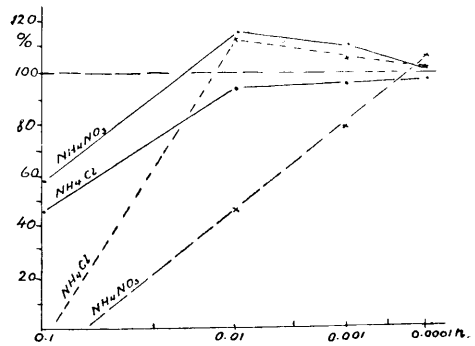


Fig. 10.

NH_4Cl. In 0.1 n. K. wirkt NH_4Cl giftig: die Keimlingswurzeln werden getötet, die Koleoptile aber bleiben lebensfähig, obwohl sie nur schwach weiterwachsen. In 0.01 n. K. jedoch ist das Wurzelwachstum stark gefördert, das Koleoptilwachstum dagegen etwas gehemmt. In 0.001—0.0001 n. K. geht das Wurzelwachstum etwas zurück, bleibt aber doch einige % % über dem Kontrollwert; das Koleoptilwachstum nähert sich der Kontrolle. Fig. 10.

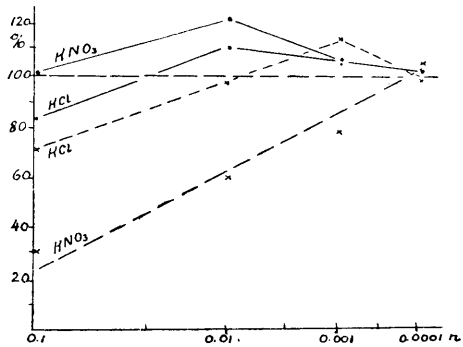


Fig. 11.

NaCl. In 0.1 norm. Konz. wird das Wurzelwachstum vom NaCl etwas mehr als das Koleoptilwachstum herabgesetzt. In 0.01—0.0001 n. K. ist das Koleoptilwachstum ein wenig stärker, das Wurzelwachstum dagegen schwächer als in destilliertem Wasser; das Gesamtwachstum ± gleich der Kontrolle.

KCl. In 0.1 n. K. ist das Wurzel- wie auch das Koleoptilwachstum etwas schwächer, fast in allen anderen Konzentrationen

aber stärker als in destilliertem Wasser. Die optimalen Salzkonzentrationen für das Wurzel- und das Koleoptilwachstum fallen jedoch nicht zusammen und betragen für Koleoptile 0.01 n., für Wurzeln 0.001 n. Fig. 11.

$MgCl_2$. In 0.1 n. K. wird das Koleoptil- wie auch das Wurzelwachstum vom $MgCl_2$ herabgesetzt, in 0.01 n. K. wird das Wurzelwachstum stark, in 0.001 n. K. aber schwach gefördert. Das Koleoptilwachstum schwach begünstigend wirken 0.001 n. — 0.0001 n. K. des $MgCl_2$, wobei aber die Mehrwerte des Wachstums die Variationsgrenzen nicht übersteigen können. Fig. 12.

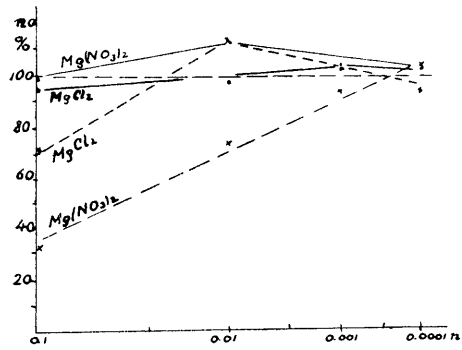


Fig. 12.

$BaCl_2$ setzt in 0.1 n. K. das Koleoptil- und Wurzelwachstum sehr stark herab. In anderen Konzentrationen nähert sich das Koleoptilwachstum mit dem Fallen der Konzentration der Salzlösung allmählich der Kontrolle. Das Wurzelwachstum wird vom $BaCl_2$ in niederen Konzentrationen gefördert.

$CaCl_2$ setzt in 0.1 n. K. das Koleoptilwachstum weniger, das Wurzelwachstum aber sehr stark herab. In anderen niederen Konzentrationen nähert sich das Keimlingswachstum mit dem Fallen der Konzentration nach und nach der Kontrolle, zeigt aber keine Förderung. Fig. 13.

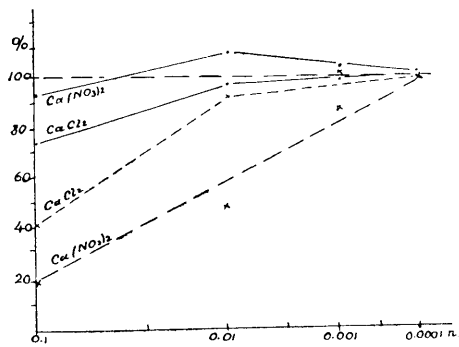


Fig. 13.

Einen zusammenfassenden Überblick über die Wirkung der Chloride auf das Wachstum der Haferkeimlinge können uns die folgenden Ionenreihen geben. Das Koleoptilwachstum wird von den Kationen folgendermassen beeinflusst:

In 0.1 norm. K. hemmen: $Li > Ba > NH_4 > Ca > Na > K > Mg$.

In 0.01 n. K. hemmen: $Li > Ba > NH_4 > Mg, Ca$;
fördern: $K > Na$.
In 0.001 n. K. hemmen: $Ca > Ba > NH_4$;
fördern: K, Na, Li, Mg $\pm$ gleich stark.
In 0.0001 n. K. fördern: Li, K, Na, Mg verhältnismässig gleich stark; es hemmt nur NH_4; Ca und Ba bleiben fast ohne Wirkung.

Auf das Wurzelwachstum wirken die Kationen folgendermassen:

In 0.1 n. K. hemmen: Li, NH_4 (tötend) $> Ca > Ba > Na > K, Mg$.
In 0.01 n. K. hemmen: $Li > Na > Ca > K, Ba$;
fördern: $Mg > NH_4$.
In 0.001 n. K. hemmen: $Li > Na$;
fördern: $K > Ba > NH_4 > Mg, Ca$.
In 0.0001 n. K. fördern schwach: $Ba > Li, NH_4$ — also nur diejenigen Kationen, welche in stärkeren Konzentrationen giftig wirken. Alle anderen Ionen dagegen setzen das Wurzelwachstum schwach herab oder bleiben ohne Wirkung.

Daraus folgt, dass auf das Koleoptilwachstum Li-, NH_4- und Ba-Ionen am stärksten hemmend wirken, NH_4 und Ba sogar bis zu den niedrigsten Konzentrationen. Es ist sehr eigenartig, dass in 0.1 n. NH_4Cl-Lösung die Wurzelzellen abgetötet werden, das Koleoptilwachstum dagegen nur gehemmt wird. Daraus geht hervor, dass die Wurzelzellen gegen die „giftig wirkenden Salze" empfindlicher sind als die Koleoptilzellen. Bei der Förderung des Koleoptilwachstums spielen K- und Na-Ionen in mässigen Konzentrationen die Hauptrolle.

Das Wurzelwachstum wird in 0.1 n. Salzkonzentration von Li- und NH_4-Ionen ganz verhindert, in 0.01—0.001 n. K. von Li- und Na-Ionen am stärksten herabgesetzt. Begünstigend wirken auf das Wurzelwachstum Mg- und NH_4-Ionen in mässigen Konzentrationen.

Die Verhältniszahlen (ges. Wl.:Kl.) übersteigen den Kontrollwert 2.68 in NH_4Cl- Lösungen von 0.1—0.001 n. K. (3.17—2.88), $MgCl_2$ 0.01 n. K. (3.08), KCl 0.001 n. K. (2.73) und $BaCl_2$ 0.01—0.0001 n. K. (2.77—2.87).

In der Tab. 15 finden wir Angaben über das Wachstum der Haferkeimlinge in Bromid- und Nitratlösungen.

Tabelle 15.

Keimlinge von Avena sativa (RL. 0269 Jõgeva).
Temp. 18.5° C. Versuchsdauer 24 St. × 7.

Salze	Konz.	Koleoptil		Wurzel		K+W	W/K	Bemerkungen
		%	$\delta \pm$ %	%	$\delta \pm$ %	%		
KBr	0.1	78.3	5.48	50.9	11.03	67.7	1.76	
	0.01	102.4	4.36	77.5	7.94	92.7	2.03	
	0.001	110.4	2.76	93.5	4.30	103.9	2.27	
	0.0001	103.2	4.59	99.5	6.92	101.8	2.59	
$MgBr_2$	0.1	65.0	3.50	30.8	11.13	58.3	1.28	
	0.01	85.5	4.10	76.2	3.81	81.9	2.37	
	0.001	100.6	5.67	103.4	4.68	101.7	2.76	
	0.0001	98.7	2.52	102.5	5.06	100.1	2.78	
$CaBr_2$	0.1	46.4	8.04	27.7	11.20	39.2	1.60	
	0.01	83.6	4.95	60.1	5.44	74.6	1.93	
	0.001	99.1	2.65	99.1	4.58	99.1	2.62	
	0.0001	102.1	2.94	108.9	4.88	104.7	2.86	
$LiNO_3$	0.1	—	—	—	—	—	—	Keimen nicht auf.
	0.01	98.7	2.54	45.5	7.10	79.5	1.24	
	0.001	106.4	3.67	74.8	6.82	95.1	1.89	
	0.0001	104.6	2.87	106.1	5.28	105.5	2.73	
NH_4NO_3	0.1	58.8	6.24	—	—	—	—	Am 3. Tage sterben die Wurzeln ab.
	0.01	115.4	2.21	46.2	4.10	87.9	1.07	
	0.001	109.7	2.24	78.8	6.16	99.1	1.95	
	0.0001	97.0	2.64	107.1	7.35	100.2	3.00	
$NaNO_3$	0.1	97.5	2.42	28.4	2.27	68.1	0.75	
	0.01	112.9	1.95	52.9	5.50	87.3	1.27	
	0.001	103.2	1.96	92.1	4.54	98.5	2.39	
	0.0001	100.1	1.68	101.0	3.66	100.3	2.72	
KNO_3	0.1	101.5	3.41	31.1	7.18	73.5	0.81	
	0.01	121.8	4.60	60.6	6.69	97.7	1.31	
	0.001	105.9	3.80	79.1	3.09	95.2	1.98	
	0.0001	103.3	5.10	104.7	2.43	103.8	2.69	
$Mg(NO_3)_2$	0.1	99.8	3.53	31.1	12.50	72.2	0.84	
	0.01	112.2	3.51	75.3	5.10	97.4	1.79	
	0.001	102.9	2.93	96.1	4.78	100.2	2.41	
	0.0001	103.1	2.42	103.0	5.34	103.1	2.69	
$Ba(NO_3)_2$	0.1	29.8	5.90	14.1	8.15	23.0	1.22	
	0.01	97.8	6.53	58.1	7.38	80.4	1.55	
	0.001	99.9	4.52	108.5	5.45	103.6	2.83	
	0.0001	100.7	4.24	113.6	4.59	106.3	2.94	
$Ca(NO_3)_2$	0.1	93.6	5.45	19.8	11.07	62.7	0.60	
	0.01	108.7	4.10	47.2	9.18	82.9	1.16	
	0.001	103.9	3.53	89.2	7.10	97.8	2.30	
	0.0001	102.8	2.68	98.9	5.47	101.2	2.58	

Bromide.

KBr. Das Koleoptilwachstum wird in 0.1 n. K. gehemmt, in anderen aber gefördert; ein maximales Wachstum wird in 0.001 n. K. erreicht. Das Wurzelwachstum wird in allen Konzentrationen herabgesetzt.

$MgBr_2$ setzt in stärkeren Konzentrationen das Koleoptil- und Wurzelwachstum herab. In niederen Konzentrationen übersteigt die schwach fördernde Wirkung nicht die Variationsgrenzen.

$CaBr_2$ fördert in 0.0001 n. K. das Wurzel- und Koleoptilwachstum schwach, setzt es aber in anderen Konzentrationen parallel mit dem Steigen der Konzentration herab.

Im ganzen haben also von den Bromiden nur KBr in 0.001 n. K. das Koleoptilwachstum und $CaBr_2$ in 0.0001 n. K. das Wurzelwachstum merklich begünstigt.

Nitrate.

$LiNO_3$. In 0.1 n. Konz. wirkt $LiNO_3$ — ebenso wie LiCl — tötend auf die Keimlingszellen, in 0.001 n. — 0.0001 n. Konz. aber fördernd auf das Koleoptilwachstum. Das Wurzelwachstum wird von $LiNO_3$ in höheren Konzentrationen sehr stark herabgesetzt und nur in 0.0001 n. Konz. etwas gefördert.

NH_4NO_3. In 0.1 n. Konz. ist die Wirkung derjenigen von NH_4Cl ähnlich: die Wurzelzellen der Keimlinge sterben infolge der Plasmakoagulation ab, die Koleoptile jedoch können weiterwachsen. In 0.01 n.—0.001 n. Konz. ist das Koleoptilwachstum viel stärker als in destilliertem Wasser und nähert sich in 0.0001 n. Konz. wieder dem Kontrollwerte. Das Wurzelwachstum steigt in 0.0001 n. K. etwas über den Kontrollwert, und nach dem Gang der Kurve können wir erwarten, dass es in niedrigeren Konzentrationen vielleicht noch etwas steigen wird. Fig. 10.

$NaNO_3$. Das Wurzelwachstum wird in 0.1 n. — 0.001 n. Konz. stark herabgesetzt, und nur in 0.0001 n. Konz. nähert es sich der Kontrolle. Auf das Koleoptilwachstum wirkt $NaNO_3$ meistens günstig; schon in 0.1 n. Konz. ist es der Kontrolle ziemlich nahe, steigt dann aber in 0.01 n. u. 0.001 n. Konz. über das normale Wachstum in destilliertem Wasser und fällt in 0.0001 n. Konz. bis zum Kontrollwerte zurück. Das optimale Koleoptilwachstum wird in 0.01 n. Konz. erreicht.

KNO_3. Das Koleoptilwachstum ist in allen verwendeten Konzentrationen von KNO_3 stärker als in destilliertem Wasser. In 0.01 n.

Konz., wo das Maximum des Koleoptilwachstums erreicht wird, steigt die Koleoptillänge um ca 20 % über die Kontrolle und nähert sich dem Wachstumswerte in der Knopschen Nährlösung. In dieser Konzentration übt KNO_3 unter den Neutralsalzen die stärkste fördernde Wirkung auf das Wachstum der Haferkoleoptile aus. In stärkeren Konzentrationen setzt KNO_3 ebenso wie die anderen Nitrate das Wurzelwachstum stark herab, und nur in 0.0001 n. Konz. steigt die Wurzellänge etwas über den Kontrollwert. Fig. 11.

$Mg(NO_3)_2$. Die Wirkung von $Mg(NO_3)_2$ ist im ganzen derjenigen von $NaNO_3$ sehr ähnlich. Fig. 12.

$Ba(NO_3)_2$. Seine Wirkung ist vom Nitrattypus etwas abweichend. In 0.1 n. Konz. ist das Koleoptilwachstum stark herabgesetzt, aber auch in anderen kleineren Konzentrationen steigt es nicht über den Kontrollwert. $Ba(NO_3)_2$ fördert nicht das Koleoptilwachstum der Haferkeimlinge, wie die anderen Nitrate es tun.

Das Wurzelwachstum ist in 0,1 n. — 0,01 n. Konz. sehr stark gehemmt, in 0,001 n. — 0,0001 n. Konz. aber mehr gefördert als in anderen Nitratlösungen.

$Ca(NO_3)_2$ wirkt auf das Keimlingswachstum ähnlich wie $NaNO_3$ u. $Mg(NO_3)_2$. Fig. 13.

Bei den Nitraten fällt es sehr stark auf, dass sie das Wurzelwachstum — besonders bei höheren Konzentrationen — gewaltsam zurückhalten und das Koleoptilwachstum zu gleicher Zeit stark begünstigen. ($Ba(NO_3)_2$ bildet hier eine Ausnahme!) Die Wurzeln der Haferkeimlinge sehen in Nitratlösungen ganz anders aus als in anderen Lösungen. In höheren Konzentrationen der Nitratlösungen sind die Wurzelspitzen etwas angeschwollen und kugelförmig, die Wurzeln selbst ein wenig dicker und von gelblichbrauner Farbe. Sehr auffallend ist hier das Verhalten der Wurzelhaare. In stärkeren Konzentrationen treten diese sehr dicht auf und sind viel länger als in anderen Lösungen (etwa 3—4 mm lang). In schwächeren Konzentrationen, wo die Wurzeln sich mehr ausstrecken, geht die Länge der Wurzelhaare allmählich zurück und sie nehmen wieder ihr normales Aussehen und ihre normale Länge an. In höheren Konzentrationen, wo die Nitrate das Wurzelwachstum stark herabsetzen, sind die Verhältniszahlen (ges. Wurzellänge: Koleoptillänge = V) sehr klein und bei 0.1 n. K. < 1.0; das bedeutet, dass hier die Gesamtlänge der 4 Wurzeln (meistens haben sich nur drei Wurzeln gebildet!) kleiner ist als

die Koleoptillänge allein. Nur in 0,0001 n. K. von Nitratlösungen steigen die Verhältniszahlen Wl.: Kl. meistens schon über den Kontrollwert — 2.68.

Dass das NO_3-Ion auf die Wurzelhaarbildung bei Hafer günstig wirkt, ist auch von Micheels (1916) beobachtet worden. Ausserdem ist eine stark hemmende Wirkung von 0.1 n. Nitratlösungen auf das Wurzelwachstum bei Gerste, Erbsen und Kresse von Bokorny (1913) festgestellt.

In allen Fällen aber, wo das Koleoptilwachstum von Nitraten gefördert und das Wurzelwachstum gleichzeitig herabgesetzt wird, bleibt das Gesamtwachstum (Kl. + mittl. Wurzellänge) dem Kontrollwerte sehr nahe, was uns einigermassen zwingt anzunehmen, hier sei das bessere Wachstum des einen Keimlingselements (Kol.) auf Kosten des anderen (Wurzel) hervorgerufen.

Nach der Hemmungstärke beim Wurzelwachstum kann man die Kationen der Nitrate folgendermassen ordnen:

in 0.1 n. K.: Mg, K $<$ Na $<$ Ca $<$ Ba $<$ NH_4 $<$ Li;
„ 0.01 „ „ : Mg $<$ K $<$ Ba $<$ Na $<$ Ca $<$ NH_4 $<$ Li;
„ 0.001 „ „ : Mg $<$ Na $<$ Ca $<$ K $<$ NH_4 $<$ Li.

Daraus ersehen wir, dass Mg- und K-Nitrate am schwächsten, NH_4- und Li-Nitrate am stärksten das Wurzelwachstum herabsetzen.

Die Wirkung der Kationen bei Nitraten auf das Koleoptilwachstum äussert sich in folgenden Ionenreihen:

In 0.1 n. K.: hemmen: Li $>$ Ba $>$ NH_4 $>$ Ca $>$ Na $>$ Mg;
fördert: K.
In 0.01 n. K. hemmen: Ba $>$ Li;
fördern: K $>$ NH_4 $>$ Na, Mg $>$ Ca.
In 0.001 n. K. fördern: NH_4 $>$ Li $>$ K $>$ Na $>$ Ca $>$ Mg.
In 0.0001 n. K. fördern: Li $>$ K, Mg, Ca, Ba.

Daraus geht hervor, dass die meisten Kationen bei Nitraten fördernd auf das Koleoptilwachstum wirken (am stärksten — K- und NH_4-Ionen in mässiger Konzentration), und dass von Li- und Ba-Ionen in stärkerer Konzentration das Koleoptilwachstum am meisten zurückgehalten wird.

In der Tabelle 16 sind die Versuchsresultate mit Haferkeimlingen in Rhodanid-, Sulfat- und Phosphatlösungen angegeben.

Tabelle 16.

Keimlinge von Avena sativa (RL. 0269 Jõgeva).
Temp. 18.5° C. Versuchsdauer 24 St. × 7.

Salze	Konz. norm.	Koleoptil %	Koleoptil δ± %	Wurzel %	Wurzel δ± %	K+W %	W/K	Bemerkungen
NH_4CNS	0.1	—	—	—	—	—	—	Keimen auf, vom 3. Tage an aber sterben die Keimlinge ab.
	0.01	42.2	6.66	31.8	6.25	37.5	2.03	
	0.001	85.3	3.34	80.2	4.96	83.1	2.52	
	0.0001	102.9	3.56	105.1	4.57	103.9	2.73	
KCNS	0.1	—	—	—	—	—	—	Ebenso wie bei NH_4CNS.
	0.01	49.1	3.81	29.5	10.55	40.2	1.63	
	0.001	96.1	2.91	80.7	6.18	88.2	2.23	
	0.0001	104.7	2.97	105.1	5.38	104.9	2.70	
NaCNS	0.1	21.1	3.62	—	—	—	—	Vom 3. Tage an sterben die Wurzeln ab.
	0.01	57.9	4.83	41.4	8.39	57.1	1.91	
	0.001	90.3	4.61	84.4	6.14	87.1	2.50	
	0.0001	105.8	3.67	101.4	4.75	102.8	2.61	
$Ca(CNS)_2$	0.1	—	—	—	—	—	—	Keimen auf, die Keimlinge sterben aber vom 3. Tage an ab.
	0.01	49.5	5.88	55.8	5.66	51.8	3.02	
	0.001	96.4	3.15	91.5	7.65	94.7	2.54	
	0.0001	102.9	2.26	100.0	8.03	101.7	2.61	
Li_2SO_4	0.1	—	—	—	—	—	—	Keimen nicht.
	0.01	84.6	3.60	62.5	7.62	76.9	2.03	
	0.001	105.8	2.35	104.9	7.58	105.4	2.67	
	0.0001	100.9	2.25	109.2	7.20	103.9	2.90	
$(NH_4)_2SO_4$	0.1	60.0	5.49	20.2	9.13	47.7	0.92	
	0.01	107.2	3.92	109.0	6.67	108.0	2.72	
	0.001	105.5	2.05	117.5	6.56	111.1	2.98	
	0.0001	99.0	2.45	110.9	8.77	105.6	2.98	
K_2SO_4	0.1	89.1	3.83	71.6	5.96	80.9	2.16	
	0.01	104.9	2.73	108.5	3.07	106.1	2.77	
	0.001	103.2	2.07	105.3	5.61	104.2	2.73	
	0.0001	103.0	3.01	105.0	4.73	104.0	2.73	
$MgSO_4$	0.1	95.5	2.36	65.5	6.13	81.5	1.85	
	0.01	98.7	3.47	106.3	4.27	102.3	3.00	
	0.001	100.6	3.35	105.2	4.63	102.6	2.81	
	0.0001	100.0	3.17	105.2	4.69	102.4	2.82	
KH_2PO_4	0.1	103.0	6.08	76.3	4.59	93.5	1.97	
	0.01	107.4	2.28	102.5	4.02	105.7	2.56	
	0.001	100.8	4.02	106.9	4.10	103.0	2.85	
	0.0001	100.1	5.05	100.0	6.29	100.0	2.68	
$Ca(H_2PO_4)_2$	0.1	85.3	1.85	74.6	6.18	81.5	2.33	
	0.01	96.7	1.25	95.0	4.94	96.1	2.63	
	0.001	102.2	4.71	95.8	3.50	100.0	2.51	
	0.0001	96.4	3.82	98.1	3.70	97.0	2.72	

Rhodanide.

Alle Rhodanide in 0.1 n. K. rufen eine Koagulation des Plasmas in den Keimlingszellen hervor und töten alle Wurzel- und in den meisten Fällen auch die Koleoptil-Anlagen. Nur in 0.1 n. K. von NaCNS-Lösung können die Koleoptile sich in analoger Weise wie in NH_4Cl- und NH_4NO_3-Lösungen weiterentwickeln.

NH_4CNS hemmt in 0.01—0.001 n. K. das Keimlingswachstum noch stark und zeigt nur in 0.0001 n. K. eine schwache Förderung. Fig. 14.

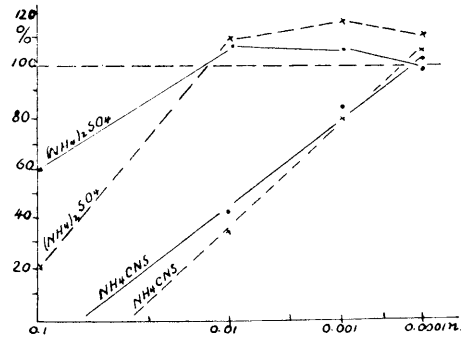


Fig. 14.

KCNS und **NaCNS** haben fast die gleiche Wirkung wie NH_4CNS. Nur NaCNS verhindert in 0.1 n. K. das Koleoptilwachstum nicht und ist weniger giftig als die anderen Rhodanide. Fig. 15.

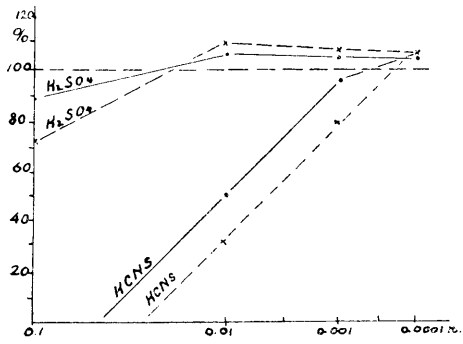


Fig. 15.

$Ca(CNS)_2$ setzt in höheren Konzentrationen das Wurzelwachstum etwas weniger herab als die anderen Rhodanide, sonst aber ist es in der Wirkung den vorigen Rhodaniden sehr ähnlich. Fig. 16.

Die Kationenwirkung kann bei den Rhodaniden folgendermassen formuliert werden:

Das Koleoptilwachstum
in 0.01 n. K. hemmen: $NH_4 > K$, $Ca > Na$;
in 0.001 n. K. hemmen: $NH_4 > Na > K$, Ca;
in 0.0001 n. K. fördern: $Na > K > NH_4$, Ca.

Das Wurzelwachstum
in 0.01 n. K. hemmen: $K > NH_4 > Na > Ca$;
in 0.001 n. K. hemmen: K, $NH_4 > Na > Ca$;
in 0.0001 n. K. fördern: $K > NH_4 > Na$.

Wir sehen also, dass das NH_4-Ion hier das Koleoptilwachstum am meisten hemmt, die Reihenfolge der anderen Kationen aber von der Konzentration beeinflusst wird. Das Wurzelwachstum dagegen wird in 0.1—0.001 n. K. am stärksten von K- und NH_4-Ionen herabgesetzt und in 0.0001 n. K. von denselben Ionen gefördert.

Sulfate.

Li_2SO_4. In 0.1 n. K. wird das Zellplasma durch Li_2SO_4 zur Koagulation gebracht und dadurch das Keimlingswachstum ganz verhindert. In 0.01 n. K. wirkt Li_2SO_4 nur hemmend und mehr auf das Wurzel- als auf das Koleoptilwachstum. In 0.001 n. K. wird das Keimlingswachstum durch Li_2SO_4 schwach gefördert. Es wirkt im ganzen ziemlich kontrastreich und analog den Rhodaniden.

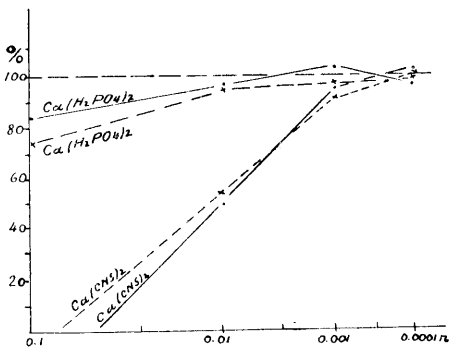


Fig. 16.

$(NH_4)_2SO_4$ (Fig. 14) setzt in 0.1 n. K. das Wachstum der Keimlingselemente, besonders aber der Wurzeln, stark herab. In 0.01 n. K. fördert es + gleich stark das Wurzel- und Koleoptilwachstum. In 0.001 n. Konzentration übersteigt das Wurzelwachstum um 11—17% den Kontrollwert. Das ist die maximale Wurzellänge der Haferkeimlinge überhaupt, welche auch die Wurzellänge in Knopscher Nährlösung übersteigt. In 0.0001 n. K. nähert das Koleoptilwachstum sich der Kontrolle, das Wurzelwachstum aber wird noch stark gefördert. In 0.001 n. und 0.0001 n. K. von $(NH_4)_2SO_4$ erreichen die Verhältniszahlen (ges. Wl. : Kl.) einen sehr hohen Wert — 2.98, welcher nur selten durch Lösungen anderer Salze überholt wird und zwar nur dadurch, dass die betreffenden Salzlösungen in derselben Zeit, in der sie das Wurzelwachstum fördern, das Koleoptilwachstum zurückhalten, so z. B. NH_4Cl 0.01 n., $MgCl_2$ 0.001 n., NH_4NO_3 0.0001 n.

K_2SO_4 und **$MgSO_4$** hemmen in 0.1 n. K. schwach das Koleoptil- und etwas stärker das Wurzelwachstum. In 0.01 n. — 0.0001 n. K. wirken sie auf das Keimlingswachstum fördernd. Fig. 15.

Bei der Wirkung der Sulfate auf das Wachstum der Haferkeimlinge ist der Umstand beachtenswert, dass sie in schwächeren

Konzentrationen stark fördernd auf das Wurzelwachstum wirken. In 0.001 n. K. ist ihre Wirkung nach den Kationen: $NH_4 > K$, $Mg > Li$, in 0.0001 n. K.: $NH_4 > Li > K$. Mg.

Phosphate.

Es wurde nur die Wirkung von zwei Monophosphaten—KH_2PO_4 und $Ca(H_2PO_4)_2$—auf das Wachstum der Haferkeimlinge nachgeprüft.

KH_2PO_4 fördert schwach in allen Konzentrationen das Koleoptilwachstum und in niederen Konzentrationen auch das Wurzelwachstum. Die optimalen Konzentrationen für das Koleoptil- und das Wurzelwachstum fallen aber nicht zusammen.

$Ca(H_2PO_4)_2$ setzt in 0.1—0.01 n. K. das Keimlingswachstum herab; in niederen Konzentrationen ist seine Wirkung sehr unbedeutend. Fig. 16.

2. Die Wirkung der Neutralsalze auf das Keimlingswachstum von Triticum vulgare.

Die vorigen Versuche haben uns gezeigt, wie die Neutralsalze gemäss ihrer Abhängigkeit von den Konzentrationen auf das Wachstum der Haferkeimlinge wirken. Weiter ist festzustellen, ob die Wirkung dieser Salze auf das Wachstum der Keimlinge von anderen Getreidearten dieselbe ist oder nicht.

Die weiteren Versuche sind mit einer reinen Linie von Triticum vulgare „Rubin" — Jõgeva — ausgeführt worden. Nur habe ich hier die Versuchsbedingungen in einigen Punkten etwas verändert, nämlich:

1) statt 15 ccm von Versuchslösungen auf 5 Filterscheiben nur 10 ccm genommen, was den optimalen Bedingungen des Keimbetts mehr entspricht,

2) die Temperatur in den Versuchsthermostaten bis 27.5° C, also bis zur optimalen Wachstumstemperatur [1]), erhöht und

3) die Konzentrationsintervalle der Salzlösungen verkleinert die Zahl der Versuchskonzentrationen aber vermehrt.

Sonst wurden die Versuche und die Berechnungen ähnlich wie bei Avena sativa ausgeführt.

Es sei noch darauf hingewiesen, dass die Weizenkeimlinge in 7 Tagen normalerweise stets 6 Wurzeln entwickelt haben, die Haferkeimlinge aber nur 4.

1) Die Temperaturerhöhung wurde vorgenommen, um das Keimlingswachstum zu beschleunigen, weil sonst die Versuche bei 18.5° C 8 Tage dauern müssten.

Die Versuchsresultate mit Triticum vulgare sind in den Tabellen 17—22 angegeben.

Der mittlere Variationsfehler beträgt bei Wurzeln 5.51 %, bei Koleoptilen 5.65 %.

Rhodanide.

Die Wirkung der Rhodanide auf das Wachstum der Weizenkeimlinge ist in den Hauptzügen, wie man aus Tabelle 17

Tabelle 17.

Die Wirkung der Neutralsalzkonzentrationen auf das Keimlingswachstum von Triticum vulgare (RL.). Temp. 27.5° C. Dauer der Versuche 24 St. × 7.

Salze	Konz. norm.	Koleoptil %	Koleoptil δ ± %	Wurzel %	Wurzel δ ± %	Kl. + mittl. Wl. %	V	Bemerkungen
Aq. dest.		100.0	5.80	100.0	4.92	100.0	4.5	Kl. 6.5 cm. = 100.0% Mittl. Wl. 4.9 cm. = 100.0%
Leitungsw.		98.2	6.13	96.0	4.62	97.3	4.4	Kl. + mittl. Wl. 11.4 cm. = 100.0%
Knop. N.L.		123.1	4.65	108.2	4.90	116.6	4.0	
NH_4CNS	0.1	12.3	8.82	—	—	—	—	3 Wurzeln, — Chemotropismus, tot
	0.025	51.5	9.36	34.3	5.25	44.1	3.0	
	0.005	87.2	6.33	70.0	6.52	79.6	3.6	
	0.001	97.2	5.20	86.4	5.81	92.7	4.0	
	0.0005	102.4	4.76	98.1	4.12	100.2	4.3	
	0.0001	99.6	5.32	99.8	4.73	99.7	4.5	
KCNS	0.1	7.6	6.82	—	—	—	—	3 Wurzeln, — Chemotr., tot
	0.025	60.3	8.10	40.2	6.22	52.7	3.0	
	0.005	80.6	6.73	73.7	5.50	77.6	4.2	
	0.001	106.2	6.30	101.5	5.86	104.2	4.3	
	0.0005	112.5	7.42	112.5	4.92	112.5	4.5	
	0.0001	102.1	6.30	102.2	3.83	102.1	4.5	
NaCNS	0.1	21.5	8.34	14.3	8.84	18.4	2.0	3—5 W., — Chemotropismus
	0.025	66.2	7.23	53.0	6.64	60.5	3.6	
	0.005	97.4	6.21	90.9	5.35	94.6	4.2	
	0.001	105.3	5.36	102.3	5.43	103.5	4.4	
	0.0005	108.6	5.50	107.8	6.27	107.9	4.4	
	0.0001	104.5	4.83	104.6	5.77	104.5	4.5	
KBr	0.1	71.5	7.16	33.6	5.92	54.4	2.1	3—5 Wurzeln
	0.025	100.0	6.76	73.1	6.31	87.5	3.8	
	0.005	105.1	4.34	84.6	5.06	96.1	3.9	
	0.001	110.6	5.40	105.8	4.07	108.0	4.3	
	0.0005	106.4	4.31	103.7	3.82	105.3	4.4	
	0.0001	103.2	6.33	105.5	4.37	104.2	4.6	

und Fig. 17—19 ersehen kann, derjenigen auf die Haferkeimlinge sehr ähnlich. In 0.1 n. Konzentration wirken sie — besonders auf das Wurzelwachstum — giftig. In den ersten Tagen, wo die jungen Wurzeln noch am Leben sind, zeigen sie starke negative chemotropische Krümmungen. Das Plasma der Epidermis- und Parenchymzellen der Wurzeln ist an der unteren Seite meistens erstarrt und hat sich rings um den Zellkern zusam-

Tabelle 18.

Die Wirkung der Neutralsalzkonzentrationen auf das Keimlingswachstum von Triticum vulgare (RL.).
Temp. 27.5° C. Dauer der Versuche 24 St. × 7.

Salze	Konz. norm.	Koleoptil %	Koleoptil δ± %	Wurzel %	Wurzel δ+ %	Kl. + mittl. Wl. %	V	Bemerkungen
NaBr	0.1	8.3	6.2	18.4	8.4	11.7	5.0	3—5 Wurzeln
	0.025	77.9	8.2	88.2	8.0	82.4	5.3	
	0.005	102.5	4.6	109.1	3.2	105.3	4.8	
	0.001	108.4	5.3	110.6	4.8	108.8	4.6	
	0.0005	103.7	4.7	106.1	5.3	104.7	4.6	
	0.0001	101.1	3.8	101.6	5.7	101.3	4.5	
$MgBr_2$	0.1	61.5	8.2	42.6	7.3	52.6	3.0	Wurzeln normal
	0.025	82.7	6.3	79.0	6.8	81.1	4.3	
	0.005	103.5	5.5	106.2	6.2	104.3	4.8	
	0.001	108.7	5.6	109.6	5.6	108.7	4.6	
	0.0005	103.7	5.3	106.0	5.8	104.7	4.6	
	0.0001	100.6	4.9	102.1	4.7	100.8	4.6	
$CaBr_2$	0.1	72.0	6.6	51.0	7.3	62.4	3.6	Wurzeln normal
	0.025	86.2	6.5	66.6	5.8	77.9	3.5	
	0.005	97.3	5.8	81.3	3.2	90.0	3.9	
	0.001	100.1	5.2	91.1	5.4	96.2	4.1	
	0.0005	104.4	6.8	98.2	6.2	102.4	4.3	
	0.0001	100.2	5.1	100.3	5.3	100.2	4.5	
NH_4Cl	0.1	16.4	9.3	18.4	5.1	17.3	5.1	Koleopt. schwächlich
	0.025	70.6	7.3	50.2	4.6	61.8	3.2	
	0.005	85.4	6.1	81.9	4.3	83.9	4.3	
	0.001	103.4	5.6	99.1	5.2	101.6	4.3	
	0.0005	107.3	6.4	102.5	3.3	105.2	4.3	
	0.0001	102.5	5.8	106.6	4.6	104.2	4.6	
KCl	0.1	45.3	6.7	41.7	6.8	43.7	4.1	
	0.025	96.6	6.3	68.6	5.3	83.6	3.7	
	0.005	126.0	5.9	109.7	6.3	119.0	4.0	
	0.001	126.8	6.7	129.7	5.8	125.5	4.4	
	0.0005	115.4	5.3	110.9	5.9	113.4	4.4	
	0.0001	107.3	6.4	106.8	6.6	107.0	4.5	

mengezogen. Die Zellen der oberen Seite der Wurzeln sind von normalem Aussehen, lebensfähig und mit Wurzelhaaren versehen. An der unteren Seite sind die Epidermiszellen der Wurzeln überall nur mit kleinen Ausbuchtungen, nicht aber mit voll entwickelten Wurzelhaaren ausgestattet. In 0.01 und 0.001 n. K. bekommen die Wurzeln schon allseitig Wurzelhaare. Doch sind die Wurzelhaarspitzen in 0.01 n. Lösungen meistens kugelförmig

Tabelle 19.

Die Wirkung der Neutralsalzkonzentrationen auf das Keimlingswachstum von Triticum vulgare (RL.). Temp. 27.5° C. Dauer der Versuche 24 St. × 7.

Salze	Konz. norm.	Koleoptil %	Koleoptil ∂± %	Wurzel %	Wurzel ∂± %	Kl.+mittl. Wl. %	V	Bemerkungen
NaCl	0.1	15.3	6.5	24.7	6.6	20.1	7.2	
	0.25	83.8	7.2	82.0	5.1	83.0	4.4	
	0.005	97.4	5.0	97.0	6.2	97.2	4.5	
	0.001	103.7	5.7	106.7	6.3	105.4	4.6	
	0.0005	100.5	5.2	102.8	5.6	101.5	4.6	
	0.0001	99.0	6.2	103.3	5.5	101.2	4.7	
LiCl	0.1	5.6	5.3	18.2	6.2	11.0	6.9	3—4 Wurzeln, Chemotropismus, Wurzelspitzen tot
	0.025	86.1	6.1	78.4	7.0	83.0	4.1	
	0.005	104.5	5.5	97.4	6.3	101.4	4.3	
	0.001	105.0	4.2	98.8	5.4	101.7	4.2	
	0.0005	101.2	5.2	99.5	6.8	100.3	4.4	
	0.0001	100.6	4.6	100.5	5.0	100.5	4.5	
$MgCl_2$	0.1	63.0	5.2	82.0	6.3	71.3	6.0	
	0.025	81.0	4.7	89.6	5.6	84.7	5.0	
	0.005	96.8	4.7	98.0	5.1	97.3	4.6	
	0.001	104.3	5.3	109.0	6.3	106.3	4.7	
	0.0005	104.5	4.8	106.9	4.0	105.5	4.6	
	0.0001	101.6	5.8	103.8	4.2	102.5	4.6	
$BaCl_2$	0.1	19.5	6.7	19.4	9.8	19.5	4.5	Keimlinge schwach
	0.025	73.6	5.5	69.8	6.7	71.9	4.3	
	0.005	92.0	4.8	83.3	6.1	88.2	4.2	
	0.001	97.7	4.6	93.4	4.4	95.6	4.3	
	0.0005	107.4	5.0	103.1	5.0	105.5	4.3	
	0.0001	110.6	5.1	108.4	4.4	109.6	4.4	
$SrCl_2$	0.1	61.5	6.2	55.2	7.3	58.8	4.0	
	0.025	80.3	5.4	74.2	7.2	77.7	4.2	
	0.005	96.9	4.5	85.4	6.7	92.1	4.0	
	0.001	99.6	5.1	95.7	4.1	97.9	4.3	
	0.0005	102.0	4.7	103.6	4.6	102.7	4.4	
	0.0001	100.6	4.7	100.4	5.0	100.5	4.5	

angeschwollen, das Plasma in diesen Spitzen ist von körniger Struktur und zum Teil von der Zellwand abgelöst. Am 3.—4. Tage sterben die Wurzeln in 0.1 n. NH_4CNS- und KCNS-Lösungen ab; in NaCNS-Lösung bleiben sie noch lebensfähig, wachsen aber nur wenig weiter. Das Zellplasma der Wurzelspitzen wird zu dieser Zeit glasig und gerinnt. Nach der Stärke der giftigen Wirkung der Salze auf das Wurzelwachstum kann man die 0.1 norm.

Tabelle 20.

Die Wirkung der Neutralsalzkonzentrationen auf das Keimlingswachstum von Triticum vulgare (RL.). Temp. 27.5° C. Dauer der Versuche 24 St. × 7.

Salze	Konz. norm.	Koleoptil %	Koleoptil δ± %	Wurzel %	Wurzel δ± %	Kl. + mittl. Wl. %	V	Bemerkungen
$CaCl_2$	0.1	65.6	5.2	45.3	6.3	56.2	3.5	
	0.025	88.0	4.7	72.1	4.7	81.1	3.7	
	0.005	98.3	4.6	85.4	5.1	93.0	4.0	
	0.001	101.1	5.1	96.6	5.4	99.1	4.3	
	0.0005	98.9	4.4	97.8	4.6	98.2	4.4	
	0.0001	99.2	4.6	99.3	4.8	99.2	4.5	
NH_4NO_3	0.1	13.1	6.3	6.2	2.4	9.9	2.2	3—6 Wurzeln tot
	0.025	63.2	6.0	44.5	4.8	55.2	3.2	
	0.005	82.0	4.7	65.4	3.6	74.9	3.6	
	0.001	102.0	4.3	90.7	5.4	97.1	4.0	
	0.0005	104.0	4.7	101.7	4.3	103.0	4.4	
	0.0001	102.5	5.1	100.4	6.2	101.5	4.4	
KNO_3	0.1	18.4	6.0	16.0	6.3	17.5	4.0	Wurzelspitzen gelblich, — Chemotropism.
	0.025	124.2	8.0	58.6	4.8	97.4	2.1	
	0.005	127.3	4.8	84.8	4.9	108.7	2.9	
	0.001	114.6	4.3	97.3	6.1	106.7	3.8	
	0.0005	110.4	3.9	102.9	5.7	107.1	4.2	
	0.0001	104.5	5.7	103.7	4.8	104.4	4.5	
$NaNO_3$	0.1	—	—	—	—	—	—	Keimlinge tot
	0.025	72.0	5.8	51.2	6.1	63.1	3.2	
	0.005	106.3	5.2	77.7	7.2	94.4	3.3	
	0.001	113.2	3.6	96.2	5.3	105.2	3.8	
	0.0005	108.9	4.9	102.4	5.7	106.1	4.2	
	0.0001	104.8	5.1	103.3	4.0	103.5	4.4	
$LiNO_3$	0.1	—	—	—	—	—	—	Keimlinge tot
	0.025	59.0	6.6	40.0	5.8	51.2	3.0	
	0.005	111.4	6.8	76.4	6.3	95.6	3.1	
	0.001	107.2	6.0	98.3	4.9	103.4	4.1	
	0.0005	104.1	4.2	100.2	4.6	102.3	4.3	
	0.0001	100.3	5.4	102.5	5.5	101.4	4.6	

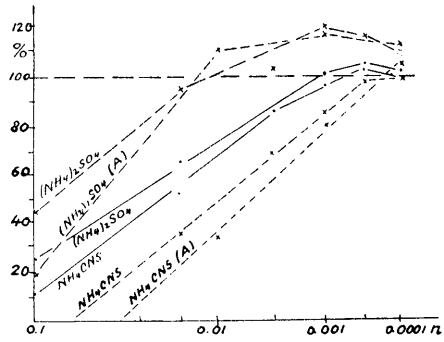


Fig. 17.

Rhodanid-Lösungen folgendermassen ordnen: $NH_4CNS > KCNS > NaCNS$.

Die Koleoptile der Weizenkeimlinge blieben in 0.1 n. Konzentration von allen verwendeten Rhodanid-Lösungen lebensfähig; ihre weitere Entwicklung jedoch war ziemlich schwach. Bei dieser Konzentration wird das Koleoptilwachstum der Weizenkeimlinge von Rhodaniden folgendermassen gehemmt: $KCNS > NH_4CNS > NaCNS$. Hier ist die Wirkung des KCNS etwas stärker als die der anderen Rhodanide, und in dieser Beziehung stimmen die Wirkungsreihen der Salze bei Triticum und Avena nicht überein. Die hemmende Wirkung der Rhodanide auf das Wachstum der Weizenkeimlinge hört bei ca 0.001 n. K. auf.

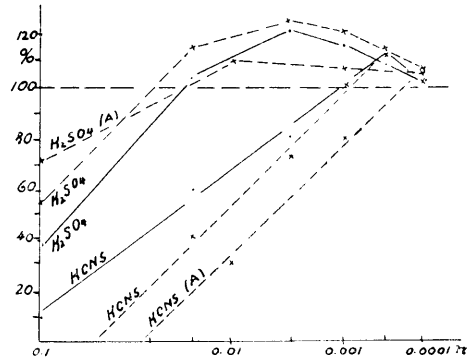


Fig. 18.

Zum Vergleich sind in Fig. 17—24 mit Kurzstrichen die Kurven des Wurzelwachstums der Haferkeimlinge neben denjenigen von Triticum ausgeführt. Beide Kurven laufen bei den Rhodaniden (Fig. 17—19) mehr oder weniger parallel nebeneinander, nur laufen diejenigen von Avena (A) stets unter und rechts von den Weizenkurven. Das beweist also, dass die Weizenkeimlinge gegen die entsprechenden Salzkonzentrationen weniger empfindlich sind als die Haferkeimlinge. In 0.001—0.0001 n. K. wird

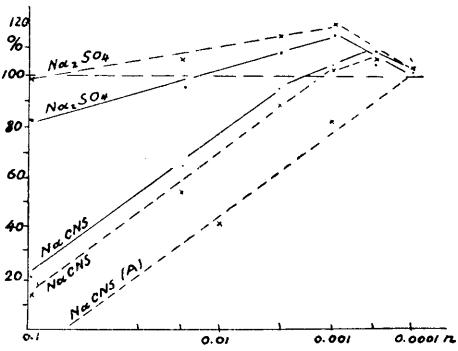


Fig. 19.

das Keimlingswachstum durch KCNS und NaCNS schwach gefördert.

Bromide.

Sie hemmen in stärkeren Konzentrationen und fördern in schwächeren das Keimlingswachstum von Weizen ± in gleicher Weise wie das von Hafer. In der Hemmung des Koleoptilwachstums nimmt NaBr die erste Stelle ein; in der Förderung sind KBr, NaBr und $MgBr_2$ fast gleich stark. Das Wurzelwachstum wird von $CaBr_2$ in allen verwendeten Konzentrationen, von anderen Bromiden aber nur in stärkeren Konzentrationen herabgesetzt. NaBr und $MgBr_2$ wirken auf das Wurzelwachstum der Weizenkeimlinge ziemlich stark fördernd.

In den Hauptzügen ist die Wirkung der Bromide auf das Wurzelwachstum bei Weizen- und Haferkeimlingen gleich.

Chloride.

Angaben über die Wirkung der verschiedenen Chloride auf das Wachstum der Weizenkeimlinge sind in den Tabellen 18—20 zu finden. Beim Vergleichen dieser Tabellen mit der Tabelle 14 sehen wir, dass die Chloride das Wachstum der Weizen- und Haferkeimlinge verschieden beeinflussen. So hat **NH_4Cl** in mässigen und niederen Konzentrationen das Wurzelwachstum der Haferkeimlinge stark gefördert; hier dagegen setzt es das Wurzelwachstum der Weizenkeimlinge fast in allen verwendeten Konzentrationen herab. Das Koleoptilwachstum der Haferkeimlinge wurde von NH_4Cl in allen Konzentrationen gehemmt, hier — bei den Weizenkeimlingen — wird es in niederen Konzentrationen (0.001—0.0001 n. K.) gefördert.

KCl ruft in mässigen und niederen Konzentrationen bei Weizenkeimlingen ein sehr starkes Wachstum der Koleoptile und Wurzeln hervor, welches die Kontrolle um 24—26 % übersteigt. Die optimalen Konzentrationen für das Koleoptil- und Wurzelwachstum fallen ± zusammen. Fig. 20.

Bei Haferkeimlingen fördert KCl ebenfalls stark das Koleoptil- und Wurzelwachstum, dort sind aber die optimalen Konzentrationen für das Koleoptil- und das Wurzelwachstum verschieden. Der Verlauf der Wachstumskurven ist bei Triticum konkordant, bei Avena — gekreuzt. In 0.1 n. K. setzt KCl das Wachstum der Weizenkeimlinge mehr herab als das der Haferkeimlinge.

NaCl. In stärkeren Konzentrationen von NaCl wird das Wurzel- und Koleoptilwachstum der Weizenkeimlinge stark gehemmt,

in niederen aber schwach gefördert; bei Haferkeimlingen ruft NaCl in allen Konzentrationen eine Hemmung des Wurzelwachstums hervor und fördert in 0.01—0.0001 n. K. schwach das Koleoptilwachstum. Ferner ist die Wirkung dieses Salzes in allen Konzentrationen auf das Wachstum der Keimlingselemente von Weizen fast gleich stark, so dass die Verhältniszahlen (ges. Wl.:Kl.) sehr wenig (zwischen 4.4 und 4.7) schwanken; bei Haferkeimlingen sind die Schwankungen der Verhältniszahlen bedeutend grösser.

LiCl ist seiner Wirkung nach NaCl und NH_4Cl sehr ähnlich, auch stimmt seine Wirkung bei Hafer- und Weizenkeimlingen überein und die Kurven verlaufen ± gleich. Fig. 20.

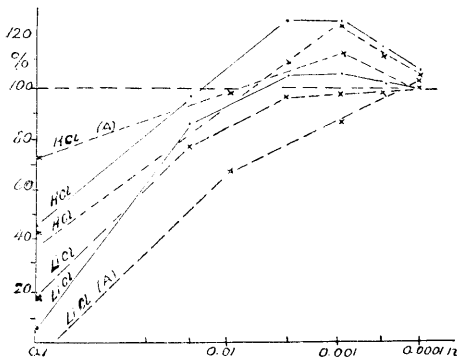


Fig. 20.

$MgCl_2$ setzt in höheren Konzentrationen verhältnismässig weniger als die anderen Chloride das Keimlingwachstum von Weizen herab. Auf das Wurzelwachstum wirkt es günstiger als auf das Koleoptilwachstum (V = 6.0—4.6). Im ganzen aber ist seine Wirkung bei Weizen eine andere als bei Hafer.

$BaCl_2$. In 0.1 n. K. hemmt es das Wachstum der Weizenkeimlinge sehr stark. Mit dem Fallen der Konzentrationen hört seine hemmende Wirkung allmählich auf; in niederen Konzentrationen wirkt es schon fördernd.

$SrCl_2$ und **$CaCl_2$** wirken auf das Wachstum der Weizenkeimlinge mehr oder weniger gleich und hemmen es: $CaCl_2$ in allen verwendeten Konzentrationen, $SrCl_2$ bis 0.001 n. K. Die Wirkung von $CaCl_2$ ist bei Weizen- und Haferkeimlingen fast eine gleiche.

Die Kationenwirkung der Chloride in den einzelnen Konzentrationen ist bei den Weizenkeimlingen die folgende:

in 0.1 n. K. hemmen das Koleoptilwachstum: Li > Na, NH_4 > Ba > K > Sr > Mg > Ca;

in 0.025 n. K. hemmen: NH_4 > Ba > Sr > Mg > Na > Li > Ca > K;

in 0.001 n. K. hemmen nur Ba und Sr und fördern: K >>> Li > Mg > Na > NH_4, Ca;

in 0.0001 n. K. fördern: Ba > K > NH_4 > Mg.

Auf das Wurzelwachstum wirken die Chloride folgendermassen:

in 0.1 n. K. hemmen: Li, $NH_4 > Ba > Na > K > Ca > Sr > Mg$;

in 0.025 n. K. hemmen: $NH_4 > K > Ba > Ca > Sr > Li > Na > Mg$;

in 0.001 n. K. hemmen: $Ba > Sr > Ca > Li > NH_4$,
fördern: $K >>> Mg > Na$;

in 0.0001 n. K. fördern: $Ba > NH_4$, $K > Na$, $Mg > Li$.

Wenn wir nun diese Kationenreihen mit denjenigen bei Hafer (Seite 58 u. 59) vergleichen, dann sehen wir, dass sie in 0.1 n. K. bei Wurzel- und Koleoptilwachstum in den Hauptzügen noch stimmen, in niederen Konzentrationen aber stark abweichen.

Die wichtigsten Unterschiede sind in 0.01 n. K. (Hafer) und 0.025 n. K. (Weizen) in der Wirkung von **Li** zu finden, welches das Koleoptil- und Wurzelwachstum von Weizen viel weniger hemmt als dasjenige von Hafer. Die Stellung des **NH_4**-Ions wiederum ist eine umgekehrte: es setzt das Koleoptilwachstum bei Hafer viel stärker als bei Weizen herab, fördert aber in diesen Konzentrationen das Wurzelwachstum bei Hafer und hemmt es bei Weizen mehr als andere Chloride.

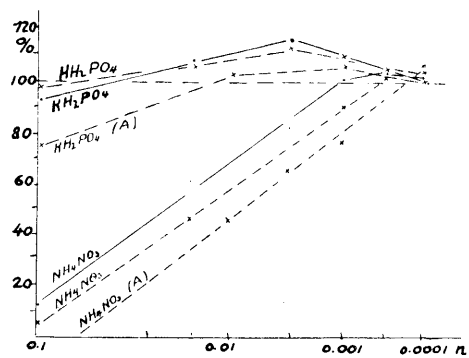


Fig. 21.

In 0.001 n. K. hemmen **Ca**- und **NH_4**-Ionen das Koleoptilwachstum bei Hafer, wirken bei Weizen dagegen fördernd. Die Wirkung der Kationen auf das Wurzelwachstum bei Hafer und Weizen ist bereits in dieser Konzentration eine ganz verschiedene.

In 0.0001 n. K. sind in der Kationenwirkung bei Hafer- und Weizenkeimlingen die Unterschiede im Wachstum sehr unbedeutend, so dass die Ionenreihen diese Unterschiede nicht mehr exakt zeigen können.

Nitrate.

Ihre Wirkung auf das Wachstum der Weizenkeimlinge können wir in den Tabellen 20 und 21 und den Fig. 21—23 verfolgen.

Wenn die einzelnen Nitrate in ihrer Wirkung auf das Wachstum der Weizen- und Haferkeimlinge auch nicht ganz übereinstimmen, sehen wir hier doch eine grosse Ähnlichkeit in dem Sinne, dass sie alle das Längenwachstum der Wurzeln von Weizen- und Haferkeimlingen in stärkeren Konzentrationen sehr stark herabsetzen. In niederen Konzentrationen rufen nur $Ba(NO_3)_2$ und NH_4NO_3 bei Haferwurzeln eine merkbare und die Variationsgrenze übersteigende Förderung hervor. Sonst aber wird in Nitratlösungen bei Weizen- ebenso wie bei Haferwurzeln eine starke Bildung von Wurzelhaaren hervorgerufen: sie bilden sich hauptsächlich an der oberen Seite der Wurzeln und strecken sich in die feuchte Luft.

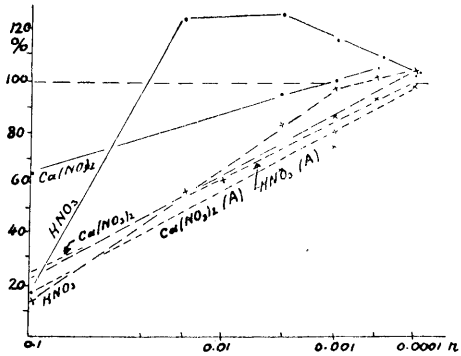


Fig. 22.

Was die Wirkung der Nitrate auf das Koleoptilwachstum anbetrifft, so wird es von mittleren und schwächeren Konzentrationen gefördert. Diese Förderung ist in den meisten Nitratlösungen bei Weizen viel schwächer als bei Hafer und kommt in stärkeren Konzentrationen überhaupt nicht vor: in 0.1 n. K. setzen alle Nitrate das Koleoptilwachstum von Weizenkeimlingen ziemlich stark herab, wobei $LiNO_3$ und $NaNO_3$ das Keimlingswachstum sogar verhindern. Bei Haferkeimlingen sehen wir eine starke Hemmung des Koleoptilwachstums nur in 0.1 n. K. von $LiNO_3$, NH_4NO_3 und $Ba(NO_3)_2$; $NaNO_3$ und $Ca(NO_3)_2$ hemmen schwach, $Mg(NO_3)_2$ weist keine Hemmung auf und KNO_3 zeigt sogar eine schwache Förderung des Koleoptilwachstums. Eine starke Begünstigung des Koleoptilwachstums wird durch KNO_3 in 0.005 n.

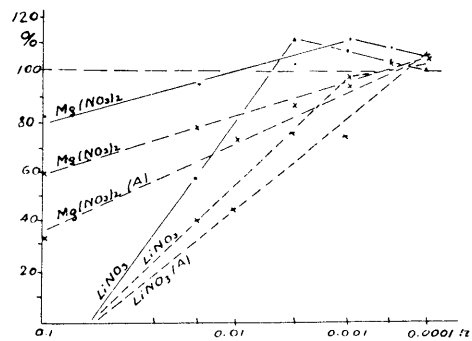


Fig. 23.

K. hervorgerufen; hier ist das Koleoptilwachstum sogar stärker als in der Knopschen Nährlösung. Fig. 22.

Die Wirkung der Kationen auf das Wachstum der Keimlingselemente von Weizen ist folgende:

Koleoptilwachstum

in 0.1 n. K. hemmen: Li, Na (tötend) $>>$ NH_4 $>$ K $>$ Ba $>$ Ca $>$ Sr $>$ Mg;

Tabelle 21.

Die Wirkung der Neutralsalzkonzentrationen auf das Keimlingswachstum von Triticum vulgare (RL.).

Temp. 27.5° C. Dauer der Versuche 24 St. $\times$ 7.

Salze	Konz. norm.	Koleoptil %	Koleoptil δ+ %	Wurzel %	Wurzel δ+ %	Kl.+mittl. Wl. %	V	Bemerkungen
$Mg(NO_3)_2$	0.1	83.0	6.6	60.0	4.1	72.8	3.2	
	0.025	93.6	7.1	76.8	4.9	86.8	3.7	
	0.005	102.7	5.7	86.5	5.0	95.6	3.8	
	0.001	111.8	6.2	99.1	4.7	106.5	4.0	
	0.0005	108.6	4.4	103.5	5.7	106.7	4.3	
	0.0001	105.1	4.6	104.8	5.8	105.0	4.5	
$Ba(NO_3)_2$	0.1	43.1	4.4	32.6	5.3	38.5	3.5	
	0.025	75.3	6.3	60.4	6.2	68.9	3.6	
	0.005	101.6	3.8	70.8	5.8	87.7	3.6	
	0.001	104.5	4.1	91.1	5.7	98.2	3.9	
	0.0005	103.0	4.0	101.2	6.0	102.1	4.4	
	0.0001	100.7	5.5	102.6	5.2	101.5	4.6	
$Sr(NO_3)_2$	0.1	70.4	5.6	38.7	4.7	55.8	2.8	
	0.025	93.1	5.3	70.3	5.4	83.3	3.4	
	0.005	102.7	4.5	85.8	5.0	95.2	3.9	
	0.001	103.2	4.7	94.5	4.4	99.4	4.1	
	0.0005	104.2	4.0	101.2	5.4	102.4	4.3	
	0.0001	102.0	5.5	103.6	4.8	102.8	4.5	
$Ca(NO_3)_2$	0.1	65.6	7.2	31.0	6.7	50.0	2.4	
	0.025	93.3	6.7	56.0	6.3	77.3	2.7	
	0.005	97.7	4.7	63.5	4.0	82.4	3.0	
	0.001	100.9	5.1	75.6	4.7	90.0	3.5	
	0.0005	106.6	5.4	94.8	5.1	101.6	4.0	
	0.0001	103.3	4.0	98.4	4.8	100.1	4.3	
$(NH_4)_2SO_4$	0.1	24.6	5.4	45.0	6.1	33.4	8.0	
	0.025	64.7	4.8	94.9	7.0	77.6	6.6	
	0.005	78.6	5.5	100.9	6.6	87.7	5.7	
	0.001	101.4	4.0	119.5	4.8	108.7	5.3	
	0.0005	105.3	4.3	116.5	5.3	110.3	5.0	
	0.0001	101.7	5.2	108.0	6.3	104.6	4.8	

in 0.025 n. K. hemmen: $Li > NH_4 > Na > Ba > Sr > Ca > Mg$, fördert: K;

in 0.001 n. K. fördern: $K > Na > Mg > Li > Ba > Sr > NH_4 | Ca$:

in 0.0001 n. K. fördern: $Mg > K$, $Na > Ca > Sr$, $NH_4 > Ba$, Li.

Tabelle 22.

Die Wirkung der Neutralsalzkonzentrationen auf das Keimlingswachstum von Triticum vulgare (RL.).
Temp. 27.5° C. Versuchsdauer 24 St. × 7.

Salze	Konz. norm.	Koleoptil %	+ %	Wurzel %	+ %	Kl. + mittl. Wl. %	V	Bemerkungen
K_2SO	0.1	35.4	7.1	55.0	6.8	43.9	7.1	
	0.025	105.0	7.6	116.6	5.0	110.0	5.0	
	0.005	122.4	8.4	125.1	4.8	123.6	4.7	
	0.001	116.4	5.8	121.3	4.5	120.4	4.8	
	0.0005	109.5	4.4	115.0	5.1	111.7	4.7	
	0.0001	102.3	4.5	104.8	5.5	103.3	4.6	
Na_2SO_4	0.1	83.3	7.1	100.0	6.5	90.5	5.4	
	0.025	95.6	6.6	106.0	4.8	100.0	5.0	
	0.005	107.7	7.5	114.5	5.3	110.6	4.8	
	0.001	115.1	6.4	120.1	4.8	117.2	4.8	
	0.0005	102.2	6.0	103.7	3.8	103.0	4.6	
	0.0001	100.2	4.8	102.3	4.7	101.7	4.6	
Li_2SO	0.1	4.7	4.5	11.5	6.3	7.7	5.6	3 Wurzeln, — Chemotr., die Keimlinge sind kaum lebendig
	0.025	71.6	6.4	83.3	4.7	76.6	5.2	
	0.005	105.2	6.6	111.1	6.2	108.2	4.7	
	0.001	104.1	6.2	107.8	5.6	105.7	4.7	
	0.0005	100.6	5.6	100.5	6.4	100.5	4.5	
	0.0001	100.3	4.4	100.9	5.6	100.6	4.5	
$MgSO_4$	0.1	77.6	6.9	115.0	7.8	94.0	6.0	
	0.025	98.2	6.3	120.0	8.3	107.5	5.5	
	0.005	103.2	5.5	113.3	6.8	107.6	5.1	
	0.001	111.2	5.3	110.4	6.0	110.5	4.5	
	0.0005	105.0	5.4	106.3	4.6	105.6	4.6	
	0.0001	100.4	4.1	100.7	5.1	100.5	4.5	
KH_2PO_4	0.1	93.1	6.5	99.2	7.8	95.8	4.8	
	0.025	108.2	6.8	106.4	5.1	107.0	4.4	
	0.005	115.8	7.6	112.3	4.9	113.1	4.4	
	0.001	110.2	5.8	110.3	5.1	110.2	4.5	
	0.0005	105.8	6.3	105.8	6.3	110.8	4.5	
	0.0001	99.1	5.2	103.4	4.6	100.2	4.7	

Wurzelwachstum

in 0.1 n. K. hemmen: Li, Na (tötend) $>>$ NH_4 $>$ K $>$ Ca $>$ Ba $>$ Sr $>$ Mg;

in 0.025 n. K. hemmen: Li $>$ NH_4 $>$ Na $>$ Ca $>$ K $>$ Ba $>$ Sr $>$ Mg;

in 0.001 n. K. hemmen: Ca $>$ Ba $>$ NH_4 $>$ Sr $>$ Na $>$ K $>$ Li $>$ Mg;

in 0.0001 n. K. fördern: Mg $>$ K, Sr, Na $>$ Ba, Li, NH_4, hemmt: Ca.

Diese Kationenreihen sind in 0.1 und 0.025 n. K. bei Koleoptil- und Wurzelwachstum (abgesehen von K, welches das Koleoptilwachstum in 0.025 n. K. fördert) fast identisch: Li-, Na-, NH_4- und Ba-Nitrate setzen in diesen Konzentrationen am stärksten, Ca-, Sr- und Mg-Nitrate am wenigsten das Wachstum der Keimlingselemente herab. In niederen Konzentrationen stimmen die Kationenreihen bei Koleoptil- und Wurzelwachstum nicht mehr überein. Diese Kationenreihen sind von denjenigen bei Chloriden verschieden. Sie stimmen mit denjenigen von Nitraten bei Haferkeimlingen ebenfalls nicht überein.

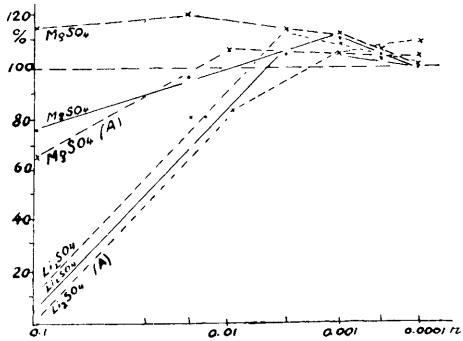


Fig. 24.

Sulfate.

Wie die Sulfate auf das Wachstum der Weizenkeimlinge wirken, können wir in den Tabellen 21—22 und in den Fig. 17—19 und 24 sehen.

Es fällt zunächst ins Auge, dass die Sulfate in mässigen und niederen Konzentrationen besonders stark das Wurzelwachstum begünstigen, welche Erscheinung wir auch bei den Haferkeimlingen beobachtet haben. Darum sind die V-Zahlen stets grösser als 4.5. Bemerkenswert ist es ferner, dass diese begünstigende Wirkung der meisten Sulfate in ziemlich breiten Konzentrationsintervallen—von 0.05 bis 0.0001 n. K.—zur Geltung kommt, bei $MgSO_4$ und Na_2SO_4 sogar in 0.1—0.0001 n. K. Weiter sehen wir, dass die Wachstumskurven der Wurzeln und Koleoptile bei Weizenkeimlingen

konkordant verlaufen und die optimalen Konzentrationen bei Wurzel- und Koleoptilwachstum ± zusammenfallen, bei Haferkeimlingen dagegen sich stets kreuzen. Besonders stark wird das Keimlingswachstum bei Weizen durch K_2SO_4 gefördert, jedenfalls viel stärker als bei Hafer. Fig. 18.

Auch $MgSO_4$ wirkt auf das Wurzelwachstum bei Weizen viel mehr fördernd als bei Hafer. Fig. 24.

Nur Li_2SO_4 setzt in 0.1 n. K. das Wurzel- und Koleoptilwachstum bei Weizen fast bis auf 0 herab. In 0.1 n. Li_2SO_4-Lösung haben Weizenkeimlinge nur 3 Wurzeln gebildet, welche sich zur Lösung negativ chemotropisch stellen. In mässigen und niederen Konzentrationen wirkt Li_2SO_4 auf das Wurzelwachstum aber schon fördernd. Fig. 24.

Kationenwirkung mit SO_4-Ion:
das Koleoptilwachstum

in 0.1 n. K. hemmen: $Li >> NH_4 > K > Mg > Na$;
in 0.025 n. K. hemmen: $NH_4 > Li > Na > Mg$,
fördert: K;
in 0.001 n. K. fördern: $K > Na > Mg > Li > NH_4$;
in 0.0001 n. K. fördern: K > Na, Mg, Li, NH_4.

Das Wurzelwachstum

in 0.1 n. K. hemmen: $Li > NH_4 > K$,
fördert: Mg;
in 0.025 n. K. fördern: $Mg > K > Na$,
hemmen: $Li > NH_4$;
in 0.001 n. K. fördern: $K > Na > NH_4 > Mg > Li$;
in 0.0001 n. K. fördern: $NH_4 > K > Na > Li > Mg$.

Auch hier verändern sich die Stellungen der Kationen in den Reihen mit den Konzentrationen der Salzlösungen. Ausserdem stimmen sie mit der Kationenwirkung von Sulfaten bei Hafer nicht überein.

Von den Phosphaten habe ich in der Tabelle 22 nur die Angaben über die Wirkung von KH_2PO_4 angeführt. Dieses Salz fördert das Wachstum der Weizenkeimlinge fast in allen verwendeten Konzentrationen; seine optimale Wirkung kommt jedoch in 0.005 n. K. zustande. In den Hauptzügen stimmt die Wirkung des KH_2PO_4 bei Weizen und Hafer überein (Fig. 21). NaH_2PO_4 hat auf das Wachstum der Weizenkeimlinge eine ähnliche, nur etwas schwächere Wirkung als KH_2PO_4 gehabt.

3. Versuche mit Secale cereale.

Die vorigen Versuche mit Avena und Triticum haben uns gezeigt, dass die Neutralsalze und ihre Konzentrationen ziemlich gleichmässig und mehr oder weniger in gleicher Richtung auf das Wurzelwachstum der Keimlinge wirken und dass beim Koleoptilwachstum stärkere Abweichungen und Verschiedenheiten vorkommen.

Um die Wirkung der Salze auf das Koleoptilwachstum eingehender kennenzulernen, habe ich meine Versuche noch mit einer dritten Getreideart — Secale cereale — fortgesetzt und hier nur die Wirkung der Salze auf das Koleoptilwachstum in Betracht gezogen, weil die Anzahl der Keimlingswurzeln hier keine konstante ist.

Für die Versuche wurden die Samen einer reinen Linie von Secale cereale — 019, Jõgeva — verwendet und die Versuche analog den vorigen in Thermostaten bei 18.5° C in Doppelschalen, wo auf 5 Filtrierpapierscheiben je 10 ccm Salzlösung genommen wurde, ausgeführt. Die Dauer der Versuche betrug 7×24 Stunden. Der mittlere Variationsfehler ist + 4.3 %. Die Versuchsresultate sind in der Tabelle 23 zusammengefasst.

Um die Ergebnisse bei Secale mit denjenigen bei Avena und Triticum besser vergleichen zu können, habe ich die Angaben über die Wirkung der verschiedenen Salzkonzentrationen auf das Koleoptilwachstum von Avena, Triticum und Secale bei den einzelnen Salzen in Kurvenform nebeneinander gezeichnet. Diese Kurven sind bei den verschiedenen Getreidearten mit verschiedenen Stricharten ausgeführt und mit Buchstaben versehen, wobei A — Avena, T — Triticum und S — Secale bedeutet.

NH_4-Salz. Fig. 25—27.

Zunächst sehen wir, dass alle NH_4-Salze in höheren Konzentrationen das Koleoptilwachstum der Getreidekeimlinge stark herabsetzen, in niederen Konzentrationen aber fördern. (Eine Ausnahme bildet NH_4Cl bei Avena, welche in den verwendeten Konzentrationen keine Förderung des Koleoptilwachstums zeigt.)

Die Herabsetzung des Koleoptilwachstums in höheren Salzkonzentrationen ist bei den verschiedenen Getreidearten ungleich stark; am stärksten wird sie von NH_4-Salzen bei Triticum, am schwäch-

Tabelle 23.

Die Wirkung der Neutralsalzkonzentrationen auf das Koleoptilwachstum von Secale cereale (RL. 019 Jõgeva). Temp. 18.5° C. Dauer der Versuche 24 St. × 7.

Konz.	0.1 n.		0.05 n.		0.01 n.		0.005 n.		0.001 n.		0.0005 n.		0.0001 n.	
Salze	%	δ ± %	%	δ ± %	%	δ ± %	%	δ ± %	%	δ ± %	%	δ ± %	%	δ ± %
NH_4Cl	11.6	8.0	50.6	4.5	82.9	4.1	104.2	5.5	108.8	2.7	113.1	5.6	103.9	2.3
NH_4NO_3	56.7	6.2	75.2	6.3	95.8	4.8	100.2	5.2	107.5	4.6	109.5	5.4	100.7	5.3
$(NH_4)_2SO_4$	53.6	7.2	79.1	5.5	98.1	3.6	100.6	4.8	101.6	4.3	103.5	3.9	100.1	4.9
$NH_4H_2PO_4$	27.9	4.6	45.9	4.7	75.4	4.8	94.8	3.6	109.5	3.0	115.9	2.7	102.8	5.1
KCNS	23.5	2.4	43.7	4.7	58.7	4.5	70.2	3.3	83.1	4.8	92.1	5.4	98.8	4.4
KBr	86.1	3.9	108.4	4.3	120.4	2.8	117.5	3.9	110.6	2.9	106.6	3.9	102.9	4.7
KCl	85.7	6.3	104.5	4.3	118.7	3.4	123.6	6.0	117.3	6.1	110.7	4.4	104.6	1.7
KNO_3	97.4	6.8	134.0	3.8	128.7	4.5	120.9	3.5	113.1	4.9	105.0	4.9	100.7	6.6
K_2SO_4	93.6	4.6	111.3	4.9	113.3	4.3	107.7	4.2	106.5	3.6	104.5	4.9	99.8	4.2
KH_2PO_4	113.6	4.2	123.2	4.6	117.1	3.9	109.0	3.1	106.7	4.8	101.9	4.7	100.3	4.7
NaCl	58.3	4.1	78.0	5.0	93.8	4.8	96.2	4.9	97.2	2.6	98.6	4.4	100.2	3.6
$NaNO_3$	73.8	7.0	94.9	5.7	105.0	4.2	103.2	2.8	101.9	2.6	101.1	3.6	98.0	6.1
LiCl	39.4	8.2	70.5	6.2	93.1	5.5	99.5	3.6	105.7	4.3	109.9	4.1	105.9	4.2
$LiNO_3$	15.0	4.7	99.6	5.0	114.7	2.8	111.5	5.1	107.9	3.1	104.2	5.4	101.3	4.7
Li_2SO_4	54.4	4.9	82.4	4.0	101.9	3.3	113.6	4.7	115.8	3.2	108.2	3.9	105.3	3.5
$MgCl_2$	97.3	3.8	105.7	4.0	106.3	4.3	106.6	4.4	107.3	4.1	109.4	4.8	105.8	3.0
$Mg(NO_3)_2$	112.5	4.7	110.8	3.1	109.3	5.1	107.8	5.2	105.6	6.1	103.0	3.1	102.2	5.3
$MgSO_4$	89.1	3.1	104.0	2.7	105.9	2.5	108.6	2.6	113.0	3.4	109.5	3.7	106.7	3.0
$BaCl_2$	20.7	7.0	49.1	3.9	78.2	2.9	93.4	3.3	106.2	3.4	103.9	5.1	99.4	5.5
$Ba(NO_3)_2$	42.9	6.1	75.8	5.2	100.0	6.1	105.2	3.1	106.4	4.4	104.6	4.3	103.5	4.6
$CaCl_2$	75.4	5.0	86.4	3.8	92.0	3.7	98.6	3.7	100.4	3.3	98.0	3.1	99.2	3.8
$Ca(NO_3)_2$	89.8	5.2	98.2	5.0	100.6	2.7	102.9	2.5	101.8	4.2	100.9	5.8	98.2	2.0
Aq. dest.	100.0=9.6 cm													
Leitungsw.	96.7													
Knop. (—Fe)	120.7													

sten bei Avena herabgesetzt. In 0.1 n. K. ist die Wirkung der Anionen auf die Herabsetzung des Koleoptilwachstums bei Avena: $Cl > NO_3$, SO_4, bei Triticum: $NO_3 > Cl > SO_4$, bei Secale: $Cl > NO_3$, SO_4, also in den meisten Fällen wird das

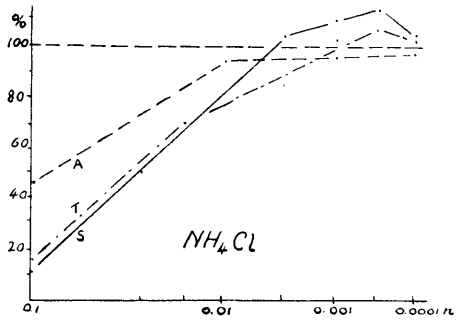


Fig. 25.

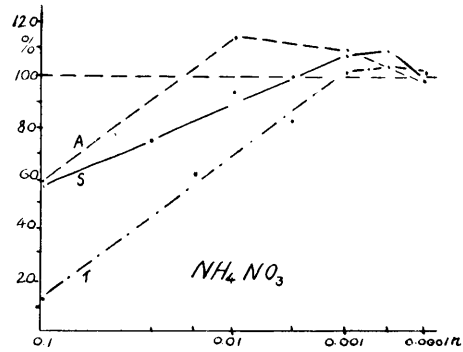


Fig. 26.

Koleoptilwachstum von Chloriden am stärksten und von Sulfaten am schwächsten herabgesetzt.

Bei der Förderung des Koleoptilwachstums in niederen Konzentrationen nimmt NH_4NO_3, was die Stärke anbetrifft, die erste Stelle ein; dann folgen NH_4Cl und $(NH_4)_2SO_4$. Aber auch hier ist die fördernde Wirkung der NH_4-Salze bei den verschiedenen Getreidearten ungleich stark. Nach der Breite der fördernden Konzentrationen beim Koleoptilwachstum ordnen sich die Pflanzen

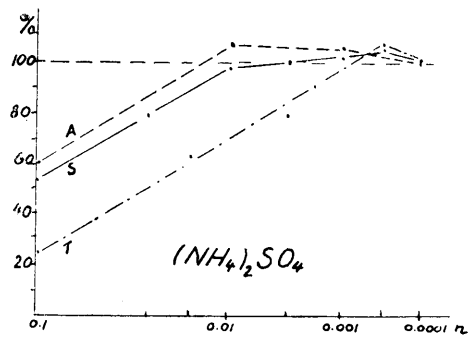


Fig. 27.

bei NH_4Cl: Secale > Triticum,
bei NH_4NO_3: Avena > Secale > Triticum,
bei $(NH_4)_2SO_4$: Avena > Secale > Triticum.

Wir sehen daraus, dass die Ammoniumsalze in mässiger Konzentration am günstigsten auf das Koleoptilwachstum von Avena, dann von Secale und am wenigsten günstig auf das von

Triticum wirken. Die optimalen Ammoniumsalzkonzentrationen sind beim Keimlingswachstum der verschiedenen Getreidearten nicht dieselben; sie fallen bei Secale und Triticum + zusammen (0.0005 n.) und sind bei Avena viel höher (0.01 n.).

K-Salze. Fig. 28—33.

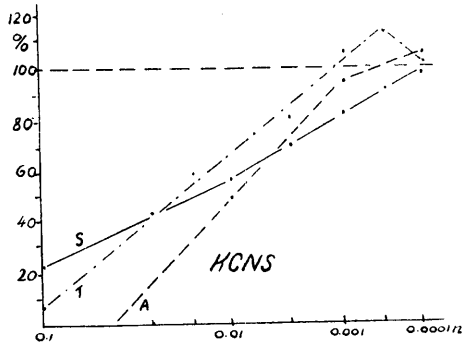


Fig. 28.

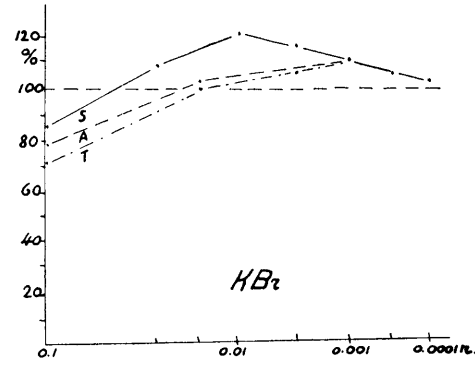


Fig. 29.

Bei den K-Salzen fällt es zunächst ins Auge, dass sie alle (abgesehen von KCNS) in verhältnismässig breitem Konzentrationsumfang das Koleoptilwachstum der Getreidekeimlinge fördern

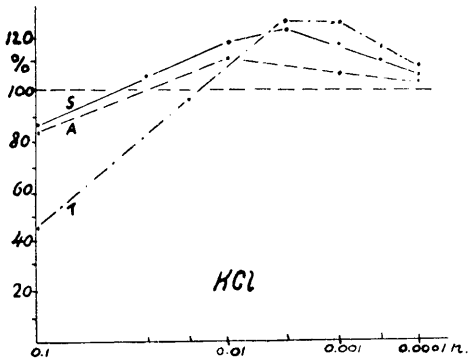


Fig. 30.

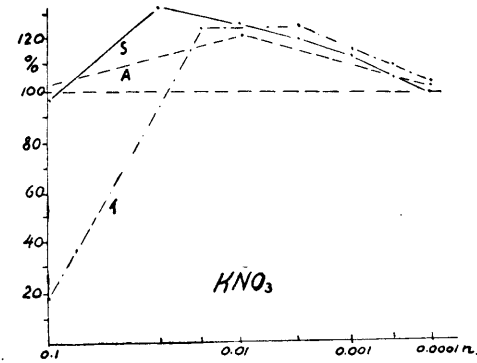


Fig. 31.

können. Nach dem Umfang der fördernden Konzentrationen kann man die K-Salze nach ihren Anionen folgendermassen ordnen: $H_2PO_4, NO_3 > SO_4 > Cl > Br > CNS$. In dieser Reihenfolge nehmen die bekannten Düngungssalze KH_2PO_4, KNO_3 und K_2SO_4 die ersten Stellen ein. Nach der Stärke im Fördern übertrifft jedoch KNO_3 alle anderen Salze. In 0.05 n. K. von KNO_3

übersteigt das Koleoptilwachstum von Secale um 34 % die Kontrolle in destilliertem Wasser und um 13.3 % die Kontrolle in der Knopschen Nährlösung. Auch der Variationsfehler ± 3.8 % kann dieses Verhältnis wenig ändern. Die Koleoptillänge von Avena und Triticum hat in KNO_3-Lösung ebenfalls ihren Höhepunkt erreicht, jedoch bei niedrigeren Konzentrationen: Avena — bei 0.01 n. K. 121.8 % und Triticum — bei 0.005 n. K. 127.8 %. Nach der Stärke des Förderns steht dem KNO_3 ziemlich nahe KCl; in 0.001 n. KCl-Lösung hat die Koleoptillänge bei Triticum 126.8 %, in 0.005 n. bei Secale 123.6 % erreicht. Dann folgen KH_2PO_4, K_2SO_4, KBr und zuletzt KCNS. KCNS zeigt jedoch eine fördernde Wirkung auf das Koleoptilwachstum nur in sehr

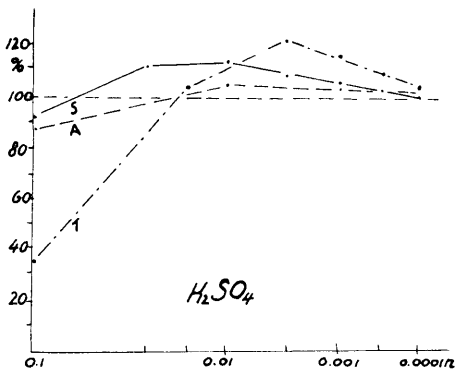


Fig. 32.

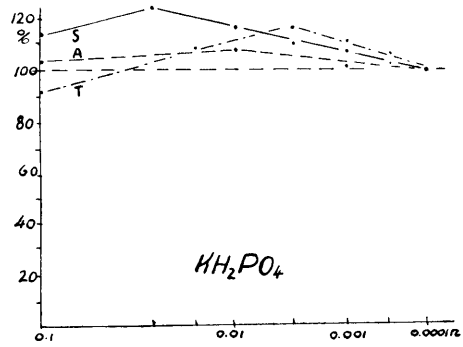


Fig. 33.

engen Konzentrationsgrenzen (zwischen 0.001 n. und 0.0001 n.), und auch hier nur bei Triticum; bei Avena steigt das Höchstwachstum kaum über die Variationsgrenze, und bei Secale merkt man überhaupt kein Fortschreiten mehr.

Wenn wir die optimalen Konzentrationen der einzelnen K-Salze beim Wachstum der zur Untersuchung genommenen Getreidearten betrachten, dann sehen wir, dass sie nur in sehr seltenen Fällen zusammenfallen, so z. B. bei 0.001 n. K. von KBr (Avena und Triticum) und bei 0.01 n. K. von K_2SO_4 (Avena und Secale); in den meisten Fällen aber sind sie verschieden.

In 0.1 n. K. wird das Koleoptilwachstum von den meisten K-Salzen herabgesetzt. (Eine Ausnahme bilden KH_2PO_4 bei Avena und Secale und KNO_3 bei Avena.) Bemerkenswert ist, dass alle Salze (abgesehen von KCNS) in dieser und auch in

etwas schwächeren Konzentrationen das Wachstum der Weizenkoleoptile viel stärker als das der anderen Getreidearten herabsetzen. Nach der Stärke der Hemmung des Koleoptilwachstums in 0.1 n. K. ordnen sich die K-Salze bei den einzelnen Getreidearten nach den Anionen in folgender Weise:

bei Avena: $CNS > Br > Cl > SO_4$; (NO_4 und H_2PO_4 hemmen nicht);
bei Triticum: $CNS > NO_3 > SO_4 > Cl > Br$, H_2PO_4;
bei Secale: $CNS > Cl$, $Br > SO_4 > NO_4$; (H_2PO_4 hemmt nicht).

Daraus sehen wir, dass nur KCNS hinsichtlich der Hemmungsstärke bei allen Getreidearten die erste Stelle behält und

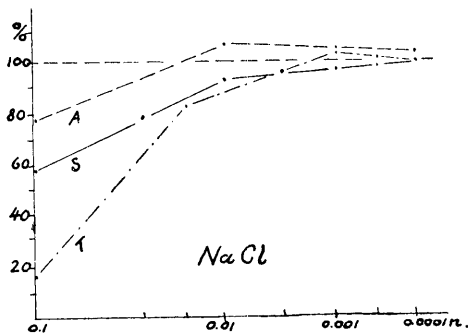


Fig. 34.

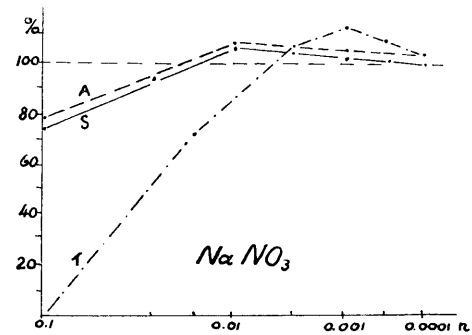


Fig. 35.

dass KH_2PO_4 an letzter Stelle steht; bei den anderen Anionen ist die Hemmungsstärke bei den verschiedenen Getreidearten nicht konstant.

Na-Salze. Fig. 34—35.

Bei den Na-Salzen wurde nur die Wirkung der Salzkonzentrationen bei NaCl und $NaNO_3$ nachgeprüft. Aus den tabellarischen Angaben und Figuren ersehen wir, dass in mässigen und niedrigen Konzentrationen die fördernde Wirkung dieser Salze viel schwächer ist als bei den entsprechenden K-Salzen. Eigentlich zeigt nur $NaNO_3$ bei allen Getreidearten eine fördernde Wirkung; NaCl wirkt schwach begünstigend nur bei Avena. In höheren Konzentrationen dagegen setzen die Na-Salze das Koleoptilwachstum etwas stärker herab als die K-Salze (KCl und KNO_3), wobei die hemmende Wirkung bei Triticum sich viel stärker als bei Avena und Secale äussert (ähnlich wie bei den K-Salzen !). Auch stimmen die

Pflanzenreihen bei der Hemmung durch Na- und K-Salze nicht überein. In 0.1—0.01 n. K. setzen die Na-Salze das Koleoptilwachstum folgendermassen herab: Triticum > Secale > Avena; bei den K-Salzen aber lautet die Reihenfolge: Triticum > Avena > Secale.

Li-Salze. Fig. 36—38.

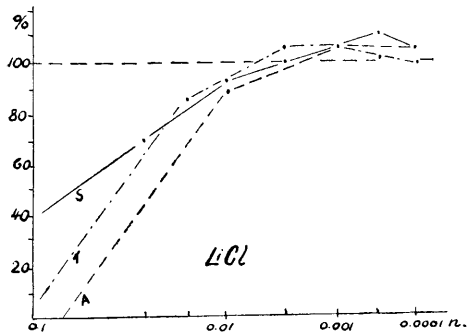


Fig. 36.

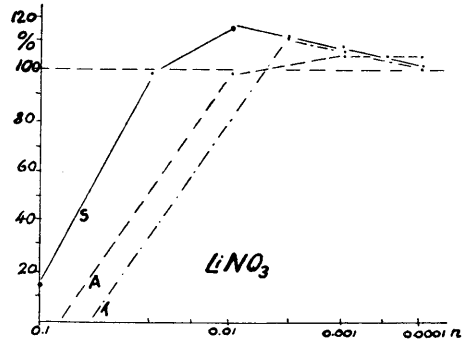


Fig. 37.

In 0.1 n. K. wirken alle Li-Salze auf das Koleoptilwachstum von Avena nnd Triticum stark giftig und setzen es bis auf 0 herab. Dagegen sind die Keimlinge von Secale gegen Li-

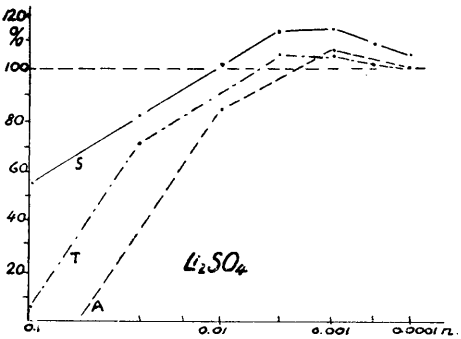


Fig. 38.

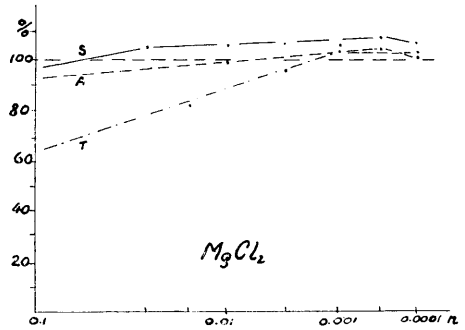


Fig. 39.

Salze viel resistenter: hier wird das Koleoptilwachstum nur gehemmt. Bei der Herabsetzung wirkt $LiNO_3$ am stärksten, und die Wirkungsreihe der Anionen ist: $NO_3 > Cl > SO_4$. In Konzentrationen < 0.01 n. fördern die Li-Salze das Koleoptilwachstum aller Getreidearten, am stärksten bei Secale. Bei den Li-Salzen wirkt das Nitration, ebenso wie bei den NH_4-, K- und Na-Salzen,

bei der Begünstigung des Koleoptilwachstums am stärksten. Aber auch Li_2SO_4 wirkt ziemlich stark fördernd und bleibt in dieser Wirkung bei Secale kaum hinter $LiNO_3$ zurück.

Mg-Salze. Fig. 39—41.

In der Wirkung der Mg-Salze sehen wir eine Verschiedenheit gegenüber den vorigen Salzen in dem Sinne, dass sie in höheren Konzentrationen das Koleoptilwachstum sehr wenig herabsetzen un keinesfalls mehr giftig wirken. Ungeachtet dessen kommt aber auch hier ebenso wie bei den vorigen Salzen die grössere Empfindlichkeit der Weizenkeimlinge gegen die höheren Salzkonzentrationen deutlich zum Ausdruck. In mässigen und niederen Konzentrationen wirken Mg-Salze auf das Koleoptilwachstum stets begünstigend. Sie können aber auch in allen verwendeten Konzentrationen (0.1 n.—0.0001 n.) das Koleoptilwachstum fördern, wie es bei $Mg(NO_3)_2$ (Secale) der Fall ist. Hinsichtlich der Förderung können wir folgende Wirkungsreihe der Anionen feststellen: $NO_3 > SO_4 > Cl$. Das Koleoptilwachstum wird bei Secale von $MgSO_4$ stärker als von den anderen Mg-Salzen gefördert (bei 0.001 n.—auf 115.8% erhöht!). Auch der Umfang der fördernden Mg-Salzkonzentrationen ist bei den einzelnen Pflanzenarten verschieden: so bei Avena und Secale — $Mg(NO_3)_2 > MgCl_2 > MgSO_4$, bei Triticum aber — $MgSO_4 > Mg(NO_3)_2 > MgCl_2$.

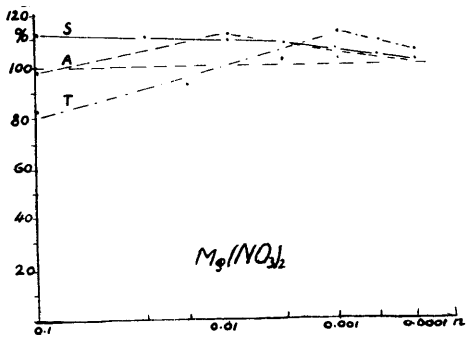


Fig. 40.

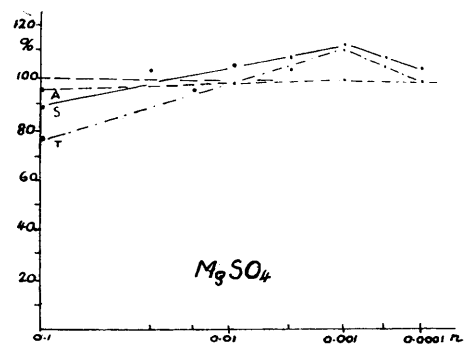


Fig. 41.

Ba-Salze. Fig. 42—43.

Ba-Salze setzen in 0.1 n. K. das Koleoptilwachstum der Getreidekeimlinge etwas stärker als Mg-Salze herab. Im ganzen

ist ihre Wirkung bei allen Pflanzenarten mehr oder weniger gleichartig, und die Abweichungen bei den einzelnen Getreidearten, besonders im Falle von $Ba(NO_3)_2$, sind ziemlich klein. In

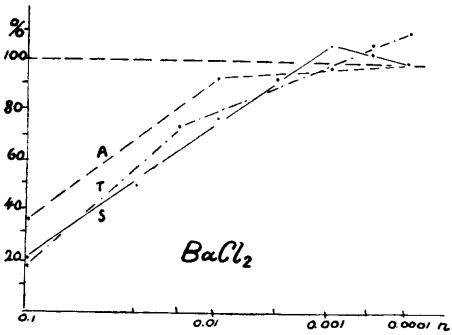


Fig. 42.

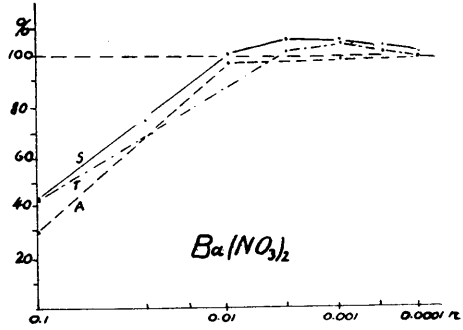


Fig. 43.

niederen Konzentrationen fördern sie schwach das Koleoptilwachstum, bei Avena etwas weniger als bei Triticum und Secale.

Ca-Salze. Fig. 44—45.

$CaCl_2$ in 0.1—0.005 n. K. hemmt + gleich stark das Koleoptilwachstum aller Getreidearten. Bei niederen Konzentrationen

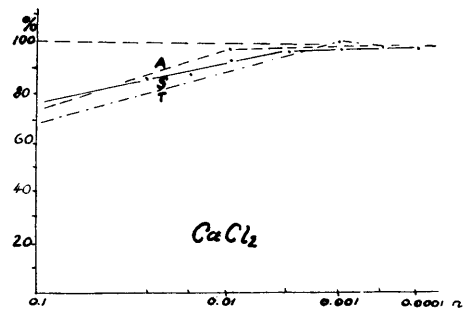


Fig. 44.

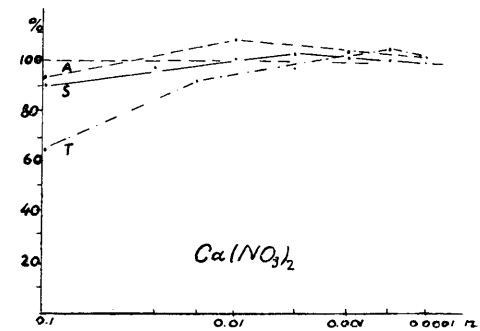


Fig. 45.

bleibt seine hemmende Wirkung fast aus, geht aber auch nicht in eine fördernde über. Bei $Ca(NO_3)_2$ ist die hemmende Wirkung in 0.1 n. K. ungleich stark (Triticum > Secale > Avena); in niederen Konz. kann es das Koleoptilwachstum schwach fördern.

4. Die Wirkung der Salzionen auf das Gesamtwachstum der Getreidekeimlinge.

Wollen wir einen Überblick über die Wirkung der Salzkonzentrationen auf das Gesamtwachstum von Getreidekeimlingen gewinnen, so müssen wir in den Tabellen diejenigen Zahlen berücksichtigen, die das mittlere Wurzel- + Koleoptilwachstum angeben. Wenn wir diese Zahlen mit denjenigen der Kontrollversuche vergleichen, können wir die relative Wirkung der Salzkonzentrationen auf das Gesamtwachstum der Getreidekeimlinge feststellen. Einen noch besseren Überblick über diese

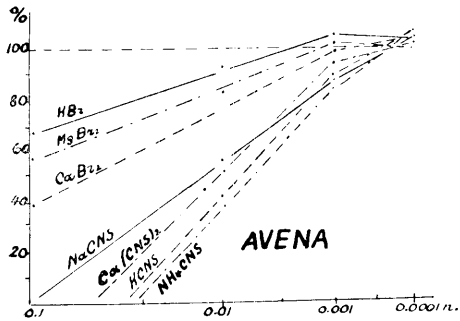


Fig. 46.

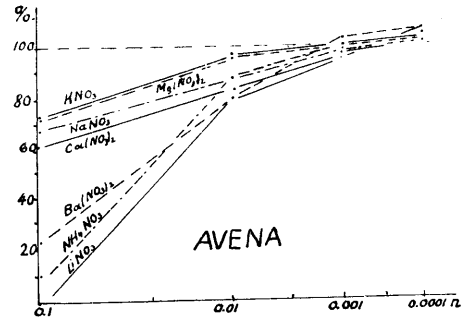


Fig. 47.

Verhältnisse können uns die Kurven, die nach den Angaben der Tabellen gezeichnet sind, geben.

Die Fig. 46—50 zeigen uns die Wirkung der Salzkonzentrationen auf das Gesamtwachstum der Keimlinge bei Avena, die Fig. 51—55 — bei Triticum.

In der Fig. 46 sehen wir die Wirkung der Rhodanide und Bromide auf das Gesamtwachstum der Keimlinge von Avena. Es fällt zunächst auf, dass diese Salze in den meisten Konzentrationen das Keimlingswachstum hemmen und nur in niederen Konzentrationen es in begrenztem Umfange schwach begünstigen. Die hemmende Wirkung der Rhodanide ist viel stärker als die der Bromide. In 0.1 n. K. wird das Keimlingswachstum von Avena durch die Rhodanide ganz verhindert, durch die Bromide dagegen nur + stark herabgesetzt. In 0.1 n. — 0.001 n. K. ist die Kationenwirkung der Rhodanide — $NH_4 > K > Ca > Na$, in 0.001 n. K. — $NH_4 > Na > K > Ca$, also die Stel-

lung der Kationen in den Reihen wird hier durch die Salzkonzentrationen beeinflusst.

Die Wirkungslinien der Bromide gehen durch die verschiedenen Konzentrationen konkordant, und die hemmende Wirkung der Kationen ist stets Ca > Mg > K, die fördende aber gerade umgekehrt K > Mg > Ca.

Nitrate (Fig. 47). Obwohl die Nitrate das Koleoptilwachstum stark fördern, ist ihre Wirkung auf das Gesamtwachstum der Haferkeimlinge fast ganz ohne positiven Einfluss; und nur $Ba(NO_3)_2$ und $LiNO_3$, die in höheren Konzentrationen das Keimlingswachstum am stärksten herabsetzen, rufen in den niedrigsten Konzentrationen eine schwach fördernde Wirkung auf das Gesamtwachstum hervor. In stärkeren Konzentrationen setzen Nitrate das Keimlingswachstum von Avena ziemlich stark herab; dabei ist aber die Wirkung der Li-, NH_4- und Ba-Nitrate viel stärker als die der anderen. Bei der Hemmung zeigen die Kationen eine verschiedene Stärke: in 0.1 n. K. — Li > NH_4 > Ba >> Ca > Na > Mg, K, in 0.01 n. K. — Li, Ba > Ca > NH_4, Na > Mg, K.

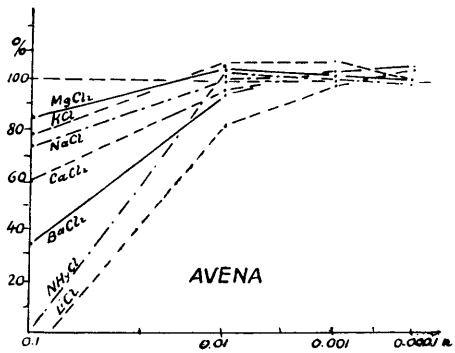


Fig. 48.

Es ist bemerkenswert, dass hier zwischen ein- und zweiwertigen Kationen kein scharfer Unterschied in der Wirkungsstärke zu sehen ist und dass diese Kationen durcheinander in einer Reihe stehen.

Chloride (Fig. 48). In stärkeren Konzentrationen setzen sie alle das Keimlingswachstum von Avena herab; in 0.1 n. K. ist die Reihenfolge der Kationen bei der Herabsetzung die folgende: Li > NH_4 >> Ba >> Ca > Na > K > Mg, welche mit der Kationenreihe bei Nitraten übereinstimmt. Auch hier wird wie bei den Nitraten das Keimlingswachstum durch LiCl und NH_4Cl zwischen 0.1 und 0.01 n. K. stärker als durch die anderen Chloride herabgesezt. Ebenso sehen wir bei den Chloriden ähnlich wie bei den Nitraten keinen prinzipiellen Unterschied in der Wirkung der ein- und der zweiwertigen Kationen.

Von 0.01 n. K. an bis zu den niedrigsten Konzentrationen üben die Chloride auf das Gesamtwachstum der Haferkeimlinge eine schwache positive Wirkung aus, wobei KCl und $MgCl_2$ in grösserem Konzentrationsumfange als die anderen Chloride das Keimlingswachstum fördern.

Sulfate und Phosphate (Fig. 49).

In mittleren und schwächeren Konzentrationen wirken Sulfate, besonders aber $(NH_4)_2SO_4$ und K_2SO_4, unter allen Neutralsalzen am stärksten fördernd auf das Gesamtwachstum der Haferkeimlinge. In stärkeren Konzentrationen (0.1 n.) setzen sie das Keimlingswachstum nach der Kationenreihe Li >> NH_2 >> Mg, K herab. Auch hier wirkt Li_2SO_4 stark giftig und verhindert sogar das Keimlingswachstum. Von den Phosphaten hat $Ca(H_2PO_4)_2$ keinen positiven Einfluss auf das Gesamtwachstum der Haferkeimlinge gehabt. KH_2PO_4 kann das Keimlingswachstum schwach fördern. Die hemmende Wirkung der höheren Konzentrationen von Phosphatlösungen auf das Gesamtwachstum der Haferkeimlinge ist sehr schwach.

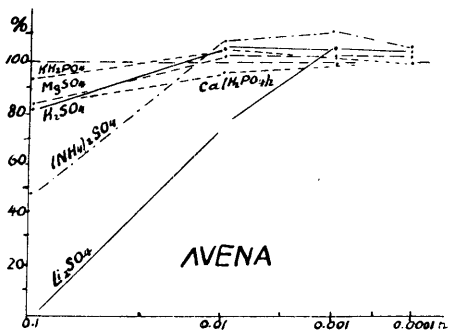


Fig. 49.

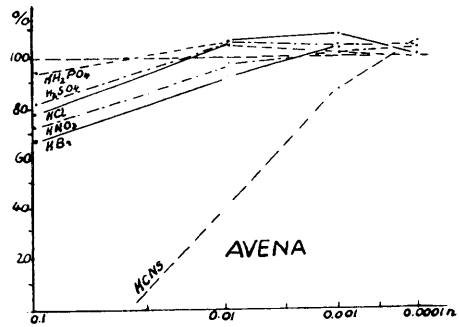


Fig. 50.

Die Fig. 50 gibt uns einen Überblick über die Anionenwirkung der K-Salze auf das Gesamtwachstum der Haferkeimlinge. Wir sehen, dass die K-Salze in höheren Konzentrationen das Keimlingswachstum nach der lyotropen Reihe der Anionen herabsetzen (CNS >>> Br > NO_3 > Cl > SO_4 > H_2PO_4). Nur KCNS wirkt viel stärker hemmend als die anderen Salze, und seine Wirkungskurve verläuft weit entfernt von den anderen. In niederen Konzentrationen kreuzen sich die Kurven, und es fehlt hier eine bleibende Reihenfolge bei der An-

ionenwirkung. Bei der Förderung nimmt jedoch KCl die höchste Stellung ein; dann folgen KH_2PO_4 und K_2SO_4. Die positive Wirkung des KCNS kommt nur kurz vor der 0.0001 n. K. zur Geltung.

Triticum.

Die Wirkung der Rhodanide und Bromide auf das Gesamtwachstum der Weizenkeimlinge zeigt in den Hauptzügen eine grosse Ähnlichkeit mit derjenigen bei Hafer (Fig. 51); nur ist bei Triticum die fördernde Wirkung dieser Salze etwas stärker als bei Avena. Die stärkste Förderung des Wachstums wird durch KCNS hervorgerufen. In mässigen und stärkeren Konzentrationen setzen die Rhodanide bei Weizen ebenso wie bei Hafer das Keimlingswachstum viel stärker herab als die Bromide. Die Hemmungsreihe der Kationen — $NH_4 > K > Na$ — bleibt bei den Rhodaniden zwischen 0.1 und 0.001 n. K. unverändert bestehen.

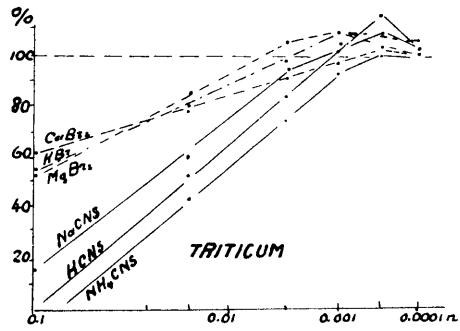


Fig. 51.

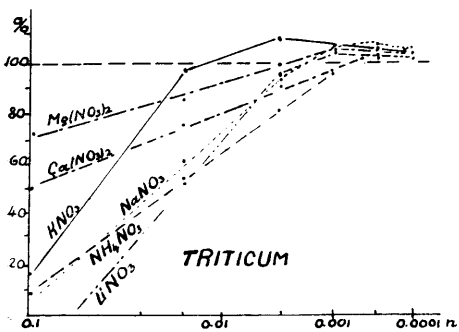


Fig. 52.

Bei den Bromiden kreuzen sich die Wirkungslinien mehrmals, und darum verändert sich hier auch die Reihe der Kationen. In 0.1 n. K. wird das Keimlingswachstum durch die Bromide nach der Kationenreihe $Mg > K > Ca$ herabgesetzt; bei 0.01 n. K. gilt die umgekehrte Reihe: $Ca > K > Mg$; beide Reihen stimmen aber nicht mit derjenigen bei Avena überein. In niederen Konzentrationen ist die fördernde Wirkung von KBr und $MgBr_2$ viel grösser bei Triticum als bei Avena.

Nitrate (Fig. 52). Auch Nitrate wirken in niederen Konzentrationen etwas stärker fördernd auf das Gesamtwachstum bei Triticum als bei Avena. Am stärksten wird das Gesamtwachstum der Weizenkeimlinge von KNO_3 gefördert, dann folgen die

Na- und Mg-Nitrate. Die fördernde Wirkung des NH_4NO_3 ist aber bei Triticum viel schwächer als bei Avena. $LiNO_3$ und NH_4NO_3 wirken in stärkeren Konzentrationen giftig und setzen das Keimlingswachstum bis auf 0 herab. Bei der Herabsetzung in 0.1 n. K. kommt folgende Kationenreihe zur Geltung: $Li > NH_4, Na > K > Ca > Mg$. Hier setzen die einwertigen Kationen das Keimlingswachstum stärker als die zweiwertigen herab; aber schon in 0.01 n. K. hat die Reihenfolge der Kationen sich so weit verändert, dass dieser Unterschied nicht mehr besteht: $Li, NH_4 > Na > Ca > Mg > K$; also wieder ein Wechsel in der Stellung der Ionen, der durch die Veränderung der Salzkonzentrationen hervorgerufen ist.

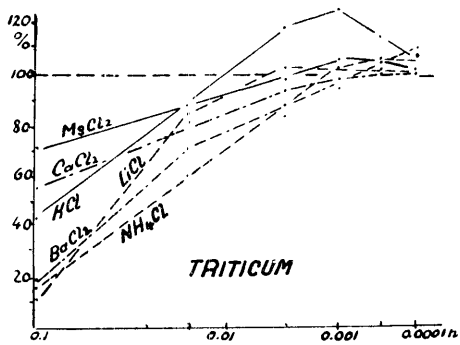


Fig. 53.

Chloride (Fig. 53). Hier kommt besonders stark zum Ausdruck, dass KCl in mässigen und niederen Konzentrationen das Keimlingswachstum bei Triticum viel stärker als bei Avena fördert. Sonst aber stimmt die Wirkung der Chloride bei Triticum und Avena in den Hauptzügen überein.

Sulfate (Fig. 54). In 0.1 n. K. ist die Wirkung der Sulfate bei Triticum und Avena ziemlich gleich, nur ist die Giftwirkung des Li_2SO_4, die wir bei Avena gesehen haben, bei Triticum mehr oder weniger verschwunden. Sonst erscheint auch hier dieselbe Kationenreihe wie bei Avena: $Li > NH_4 > K > Mg$.

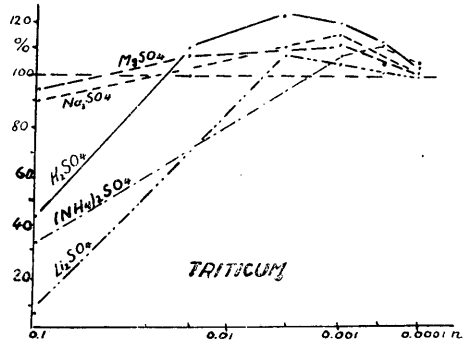


Fig. 54.

In mässigen und niederen Konzentrationen ist die fördernde Wirkung der Sulfate bei Triticum viel stärker als bei Avena. Am stärksten wird das Keimlingswachstum bei Triticum durch K_4SO_4 und $MgSO_4$ gefördert; jedoch die Wirkung des $(NH_4)_2SO_4$, welche bei Avena in der Förderung den ersten Platz eingenommen hatte,

ist bei Triticum viel schwächer als die der anderen Sulfate. Die Kationenreihen sind bei der Förderung ziemlich wenig konstant: so z. B. bei 0.001 n. K. — $K > Na > Mg > NH_4 > Li$, bei 0.0005 n. K. aber — $K > NH_4 > Na > Mg > Li$.

Die Wirkung der Anionen (Fig. 55). Zunächst sehen wir, dass die K-Salze in mässigen und niederen Konzentrationen das Gesamtwachstum der Weizenkeimlinge viel stärker als das der Haferkeimlinge fördern können. Die Wirkung von K_2SO_4 und KCl in dieser Beziehung ist bei Triticum besonders auffallend. In 0.001 n. K. fördern die K-Salze das Keimlingswachstum nach folgender Anionenreihe: $Cl > SO_4 > H_2PO_4 > Br > NO_3 > CNS$, also abgesehen von Cl — nach der umgekehrten lyotropen Reihe.

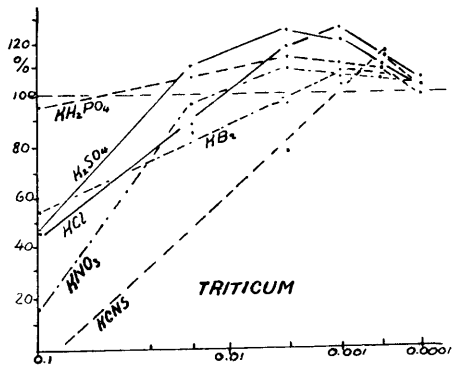


Fig. 55.

In höheren Konzentrationen verlaufen die Wirkungslinien bei Triticum weniger konkordant als bei Avena, und darum sind die Ionenreihen bei Triticum viel mehr als bei Avena von den Konzentrationen abhängig. In 0.1 n. K. kommt jedoch die lyotrope Reihenfolge der Anionen in der Herabsetzung des Gesamtwachstums bei Triticum wieder zum Ausdruck: $CNS > NO_3 > Cl > Br$, $SO_4 > H_2PO_4$.

Zusammenfassung. Aus den obigen Versuchsanalysen geht hervor, dass

1) die Wirkung der Neutralsalzkonzentrationen auf das Koleoptil- und Wurzelwachstum der Getreidekeimlinge nicht die gleiche ist. Einige Salzgruppen, z. B. Nitrate und K-Salze, begünstigen mehr das Koleoptilwachstum, andere — wie Sulfate und Mg-Salze — wiederum das Wurzelwachstum. Ausserdem fallen die optimalen Konzentrationen der einzelnen Salze beim Koleoptil- und Wurzelwachstum nicht immer zusammen.

2) Die Keimlinge der verschiedenen Getreidearten sind gegen die einzelnen Salze und ihre Konzentrationen verschieden empfindlich. Die

Wurzeln von Avena sind in den meisten Fällen gegen die höheren Salzkonzentrationen empfindlicher als diejenigen von Triticum. Dagegen wird das Koleoptilwachstum bei Weizenkeimlingen von höheren Salzkonzentrationen mehr als bei Roggen und Hafer herabgesetzt.

3) Die Wirkung der einzelnen An- und Kationen ist von den Salzkonzentrationen abhängig. Die verschiedenen Ionenreihen haben ihre Geltung nur bei einer bestimmten Salzkonzentration. Die Wirkungsreihen der Salzionen können bei verschiedenen Konzentrationen nur dann übereinstimmen, wenn die Wirkungslinien durch die verschiedenen Konzentrationen konkordant laufen. Das ist aber nicht immer der Fall, weil diese Wirkungslinien kurvenförmig sind und deshalb einander sehr oft kreuzen. Ausserdem ist die Ionenwirkung von den Eigenschaften des Plasmas abhängig und darum bei verschiedenen Pflanzenarten wiederum verschieden.

4) Bei der positiven Salzwirkung muss man bei optimaler Konzentration nicht nur die Höhe, sondern auch die Breite der Wirkung berücksichtigen. Einige Salze, wie Chloride, Sulfate, Phosphate (beim Koleoptilwachstum auch Nitrate), können eine positive Wirkung in grösserem Konzentrationsumfang ausüben; dagegen ist das positive Wirkungsfeld bei anderen s. g. „giftigen" Salzen (Rhodanide, NH_4- und Ba-Salze) sehr begrenzt und nur in den niedrigsten Konzentrationen ausgeprägt.

5) Viele Salzionen haben eine spezifische Wirkung auf das Wachstum der Koleoptile oder der Wurzeln der Getreidekeimlinge. So wird das Koleoptilwachstum, wie schon gesagt, von K- und NO_3- Ionen stark gefördert und von Li-, NH_4- und CNS-Ionen herabgesetzt, — das Wurzelwachstum aber von SO_4-, auch von Cl- und NH_4-Ionen begünstigt und von NO_3-Ionen stark gehemmt. Auf die Bildung von Wurzelhaaren wirken begünstigend SO_4- und NO_3-Ionen.

6) Die maximalen Grössen des Wachstums wurden in folgenden Salzlösungen erzielt:

Hafer: a) Koleoptilwachstum: 0.01 n. KNO_3 — 121.8 %, 0.01 n. NH_4NO_3 — 115.4 %;
b) Wurzelwachstum: 0.001 n. $(NH_4)_2SO_4$—117.5 %;
c) Gesamtwachstum: 0.001 n. $(NH_4)_2SO_4$—111.1 %.

Weizen: a) Koleoptilwachstum: 0.005 n. KNO_3 127.3 %, 0.001 n. KCl 126.8 %.
b) Wurzelwachstum: 0.005 n. K_2SO_4 125.1 %, 0.001 n. KCl 123.7 %, 0.001 n. $(NH_4)_2SO_4$ 119.5 %.
c) Gesamtwachstum: 0.001 n. KCl 125.5 %, 0.005 n. K_2SO_4 123.6 %.
Roggen: Koleoptilwachstum: 0.05 n. KNO_3 134.0 %, 0.005 n. KCl 123.6 %, 0.05 n. KH_2PO_4 123.2 %.

5. Die Wirkung der Salzionen auf das Wachstum der Linsenkeimlinge.

Es wäre ferner von Interesse zu wissen, wie die Neutralsalze hinsichtlich ihrer Abhängigkeit von den Konzentrationen auf das Keimlingswachstum bei eiweisshaltigen Leguminosensamen wirken und ob dort Verschiedenheiten vorkommen. In diesem Sinne habe ich Untersuchungen mit Linsenkeimlingen vorgenommen. Diese Versuche wurden analog den vorigen ausgeführt, und über die Versuchstechnik ist in einem der vorhergehenden Abschnitte gesprochen worden. Hier möchte ich nur auf folgende Punkte hinweisen:

1) Es wurde gewöhnliches, bei einer Berliner Samenhandlung gekauftes Saatgut (keine reine Linie!) benutzt; dadurch könnte man die etwas grösseren Variationsschwankungen (Stengel!) bei diesen Versuchen erklären. Der mittlere Variationsfehler (δ) betrug hier beim Stengelwachstum $\pm$ 6.18 %, bei demjenigen der Wurzel $\pm$ 4.03 %.

2) In den ersten 7 Tagen hatte sich bei 18.0° C bei den Linsenkeimlingen nur eine einzige Wurzel ohne Verzweigung (Nebenwurzel) entwickelt; dadurch wurden die Messungen und Berechnungen bedeutend vereinfacht.

3) Die Stengellänge wurde bei den Linsenkeimlingen von der Ansatzstelle der Kotyledonen bis zu der Anlage der ersten zwei Blätter, die Wurzellänge von der Ansatzstelle bis zur Spitze gemessen.

Die Versuchsresultate sind in den Tabellen 24—29 angegeben. Die Mittelwerte aus den in den verschiedenen Serien angestellten Kontrollversuchen sind in der letzten Tabelle 29 zu finden.

Wir sehen, dass die Linsenkeimlinge in Leitungswasser und in der Knopschen Nährlösung schwächer als in destilliertem Wasser wachsen und dass hier das Stengelwachstum besonders stark in Leitungswasser herabgesetzt wird. In verdünnter (1:5)

Tabelle 24.

Die Wirkung der NH_4-Salzkonzentrationen auf das Keimlingswachstum von Lens esculenta. Temp. 18.0° C. Dauer der Versuche 24 St. × 7.

Salze	Konz. norm.	Stengel %	Stengel δ± %	Wurzel %	Wurzel δ± %	S+W %	V W:S	Bemerkungen
NH_4CNS	0.1	—	—	—	—	—	—	Die Keimlinge sind tot
	0.05	7.2	0.97	14.4	0.86	12.5	5.85	
	0.01	83.5	5.35	79.4	5.80	80.4	2.70	
	0.005	88.0	6.28	94.2	3.08	92.6	3.00	
	0.001	94.7	4.57	95.2	3.44	95.6	2.93	
	0.0005	98.2	6.06	96.1	3.33	96.1	2.80	
	0.0001	100.0	5.07	96.4	3.45	97.4	2.73	
NH_4NO_3	0.1	15.3	2.85	32.9	2.72	28.2	6.22	
	0.05	52.6	5.13	58.9	2.95	57.3	3.12	
	0.01	82.0	4.65	80.7	5.21	80.1	2.77	
	0.005	90.3	6.03	85.5	5.88	87.0	2.70	
	0.001	100.7	6.23	90.6	3.87	93.5	2.52	
	0.0005	106.6	5.62	92.0	3.82	95.6	2.44	
	0.0001	100.0	5.15	95.0	3.21	96.5	2.70	
NH_4Cl	0.1	50.7	5.42	36.6	2.98	40.0	2.06	
	0.05	63.5	6.33	60.3	3.22	60.8	2.70	
	0.01	75.8	6.90	74.9	4.32	75.1	2.83	
	0.005	84.2	7.25	86.8	4.53	85.3	2.92	
	0.001	94.6	7.40	95.5	3.55	95.0	2.84	
	0.0005	99.1	6.28	103.9	3.84	101.7	3.03	
	0.0001	100.0	6.04	111.7	4.68	109.5	3.10	
$(NH_4)_2SO_4$	0.1	49.0	5.08	45.7	3.07	46.5	2.60	
	0.05	72.5	6.36	70.9	3.76	71.0	2.77	
	0.01	90.0	4.41	86.4	2.78	87.3	2.72	
	0.005	98.5	6.70	98.5	4.56	98.5	2.83	
	0.001	107.9	6.13	109.2	2.92	109.0	2.87	
	0.0005	107.9	5.70	114.1	3.88	112.5	3.00	
	0.0001	100.1	6.18	105.2	3.23	103.4	2.97	
$NH_4H_2PO_4$	0.1	39.5	3.86	36.7	2.50	37.5	2.60	
	0.05	59.4	6.53	68.8	4.47	65.4	3.28	
	0.01	87.5	7.12	94.3	4.05	92.5	3.07	
	0.005	96.5	6.89	98.4	3.36	97.8	2.89	
	0.001	101.9	6.53	101.6	3.72	101.7	2.82	
	0.0005	115.6	5.16	102.9	3.27	107.2	2.52	
	0.0001	99.5	6.12	100.9	3.87	100.8	2.88	

Knopscher Nährlösung aber ist das Keimlingswachstum viel stärker als in destilliertem Wasser, welche Erscheinung darauf hindeutet, dass die Salzkonzentration in der normalen Knopschen Nährlösung für das Wachstum der Linsenkeimlinge zu hoch ist;

deshalb konnte man erwarten, dass die Linsenkeimlinge auch gegen die höheren Salzkonzentrationen überhaupt empfindlicher sein würden als die Getreidekeimlinge.

NH_4-Salze. Tabelle 24. Fig. 56.

Die Wirkung der NH_4-Salze auf das Wachstum der Linsenkeimlinge unterscheidet sich von derjenigen bei den Getreidekeimlingen dadurch, dass bei den Linsenkeimlingen das Stengel- und Wurzelwachstum von den verschiedenen Lösungen gleichmässiger beeinflusst wird und die Verhältniszahlen (V), abgesehen von den stärksten Salzkonzentrationen, nur wenig (zwischen 2.50 und 3.00)

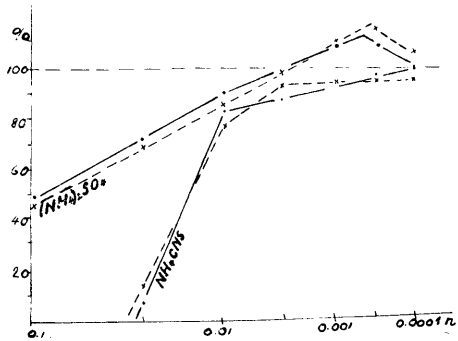


Fig. 56.

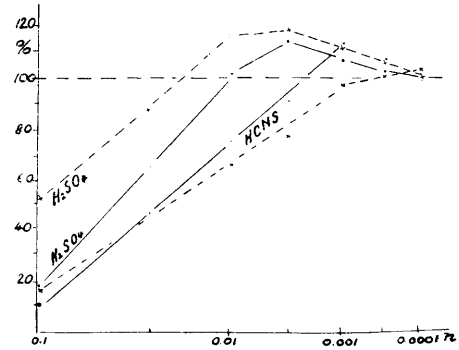


Fig. 57.

schwanken. Nur in NH_4NO_3-Lösungen sind die Schwankungen der Verhältniszahlen etwas grösser: in höheren Konzentrationen zugunsten des Wurzel-, in niederen — zugunsten des Stengelwachstums. In 0.1 n. K. setzen NH_4-Salze das Stengelwachstum und Wurzelwachstum stark herab, wobei NH_4CNS das Keimlingswachstum sogar ganz verhindert. Die fördernde Wirkung der NH_4-Salze äussert sich beim Wachstum der Linsenkeimlinge in sehr begrenzten Konzentrationsintervallen und kommt bei den Wurzeln stärker zur Geltung als bei den Stengeln.

Nach den Anionen ist die NH_4-Salzwirkung folgende:
Stengelwachstum: in 0.1 n. K. hemmen: $CNS > NO_3 > H_2PO_4 > SO_4 > Cl$;
in 0.01 n. K. hemmen: $Cl > NO_3 > CNS > H_2PO_4 > SO_4$;
in 0.001 n. K. hemmen: CNS und Cl,
fördern: $SO_4 > H_2PO_4 > NO_3$;
in 0.0001 n. K. hemmen: $CNS > Cl$,
fördern: $H_2PO_4 > SO_4 > NO_3$.

Wurzelwachstum: in 0.1 n. K. hemmen: $CNS > NO_3 > Cl > H_2PO_4 > SO_4$:
in 0.01 n. K. hemmen: $Cl > CNS > NO_3 > SO_4 > H_2PO_4$:
in 0.001 n. K. hemmen: $NO_3 > CNS, Cl$,
fördern: $SO_4 > H_2PO_4$:
in 0.0001 n. K. hemmen: $NO_3 > CNS$,
fördern: $Cl > SO_4 > H_2PO_4$.

Daraus sehen wir, 1) dass die Anionenreihen bei den NH_4-Salzen von den Salzkonzentrationen abhängen und 2) dass die Ionen auf das Stengel- und

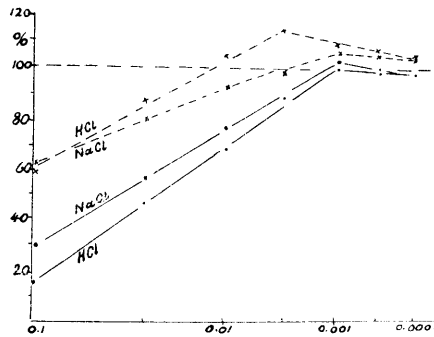


Fig. 58.

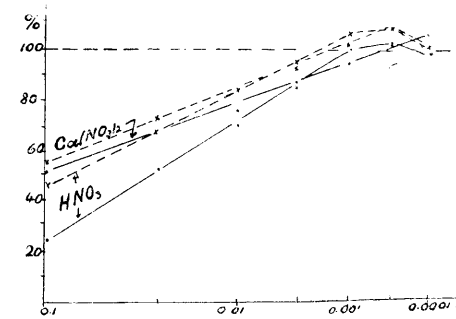


Fig. 59.

Wurzelwachstum spezifisch wirken. Das Wurzelwachstum wird in stärkeren Konzentrationen nach der lyotropen Reihenfolge der Anionen, resp. nach der Geschwindigkeit des Eindringens der Ionen in das Zellplasma herabgesetzt, das Stengelwachstum aber nicht (Abweichungen in der Stellung von Cl' und CNS'). In niederen Konzentrationen setzen CNS' und Cl' das Stengelwachstum herab, das Wurzelwachstum aber wird von CNS' und NO_3' herabgesetzt: hierbei ist es charakteristisch, dass das Cl-Ion das Stengel- und das NO_3-Ion das Wurzelwachstum hemmt.

K-Salze. Tab. 25 und 26. Fig. 57—60.

Der Unterschied in der Wirkung auf das Stengel- und das Wurzelwachstum ist bei den K-Salzen noch stärker ausgeprägt als bei den NH_4-Salzen. Die Verhältniszahlen sind in allen Konzentrationen von KNO_3, KCl und K_2SO_4 stets > 2.83 und zeigen ein günstigeres Wurzelwachstum als Stengelwachstum in diesen Lösungen an. Ein relativ stärkeres Stengelwachstum ($V < 2.83$) sehen wir in

Tabelle 25.

Die Wirkung der K-Salzkonzentrationen auf das Keimlingswachstum von Lens esculenta. Temp. 18.0° C. Dauer der Versuche 24 St. × 7.

Salze	Konz. norm.	Stengel %	Stengel δ ± %	Wurzel %	Wurzel δ + %	S+W %	V W:S	Bemerkungen
KCNS	0.1	11.0	1.15	18.0	1.48	16.9	4.91	
	0.05	45.2	1.00	39.6	1.56	41.0	2.48	
	0.01	76.0	7.90	65.6	2.17	68.5	2.50	
	0.005	91.8	9.32	78.0	2.58	81.9	2.41	
	0.001	112.7	7.20	99.3	6.10	102.6	2.49	
	0.0005	107.3	8.70	100.8	2.49	102.6	2.69	
	0.0001	99.5	4.47	102.8	4.33	101.5	2.92	
KBr	0.1	45.7	7.24	46.8	3.08	46.5	3.00	
	0.05	75.3	8.23	69.6	4.98	71.0	2.64	
	0.01	102.8	8.20	88.5	4.00	92.0	2.49	
	0.005	113.4	6.50	100.3	5.61	104.0	2.55	
	0.001	109.7	5.20	102.6	5.34	104.2	2.66	
	0.0005	106.5	6.11	100.0	3.42	101.6	2.68	
	0.0001	100.2	4.52	98.5	3.90	98.8	2.78	
KCl	0.1	15.2	2.37	59.7	2.90	48.2	11.29	
	0.05	46.4	1.83	88.2	4.21	77.3	5.45	
	0.01	69.4	4.95	104.0	3.30	94.5	4.23	
	0.005	89.4	5.35	113.1	3.16	106.7	3.58	
	0.001	100.0	6.20	108.6	3.96	105.8	3.07	
	0.0005	98.8	6.36	107.1	4.36	104.4	3.10	
	0.0001	98.8	5.30	105.7	3.85	104.2	3.05	
KNO_3	0.1	24.3	5.21	45.3	3.63	39.8	5.27	
	0.05	52.6	8.38	68.4	4.32	64.2	3.72	
	0.01	70.0	6.90	83.5	3.63	79.5	3.38	
	0.005	88.2	6.95	95.3	4.05	93.5	3.08	
	0.001	100.2	5.30	105.3	3.76	102.6	2.93	
	0.0005	101.8	5.96	107.5	4.38	105.6	2.98	
	0.0001	98.4	5.61	100.0	3.87	99.5	2.88	
K_2SO_4	0.1	18.2	2.78	51.4	6.00	42.6	8.05	
	0.05	65.0	4.15	87.3	6.98	81.2	3.81	
	0.01	101.4	5.40	115.7	5.10	111.5	3.23	
	0.005	112.1	9.40	118.6	5.50	117.4	3.03	
	0.001	106.0	6.45	110.2	4.48	108.9	2.96	
	0.0005	102.1	5.36	104.6	4.75	104.0	2.84	
	0.0001	100.0	5.28	100.1	5.05	100.1	2.84	

den meisten Konzentrationen von KCNS-, KBr- und KH_2PO_4-Lösungen. Nur K_2HPO_4 wirkt in allen Konzentrationen + gleich

stark auf das Stengel- und das Wurzelwachstum der Linsenkeimlinge. In 0.1 n. K. setzen K-Salze das Keimlingswachstum stark herab, aber nicht bis auf 0 (auch KCNS nicht!). Das Gesamtwachstum wird in 0.1 n. und 0.05 n. K. nach der lyotropen Reihe der Anionen — $CNS > NO_3 > Br$, $Cl > SO_4 > H_2PO_4$ — herabgesetzt. In niederen Konzentrationen ist die positive Wirkung der K-Salze auf das Wachstum der Linsenkeimlinge viel schwächer als auf das der Getreidekeimlinge. In diesem Sinne haben K_2SO_4 und KH_2PO_4 am stärksten gewirkt; die anderen K-Salze fördern das Keimlingswachstum sehr wenig, auch KNO_3 und KCl nicht

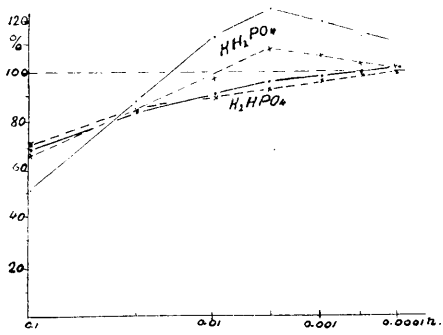


Fig. 60.

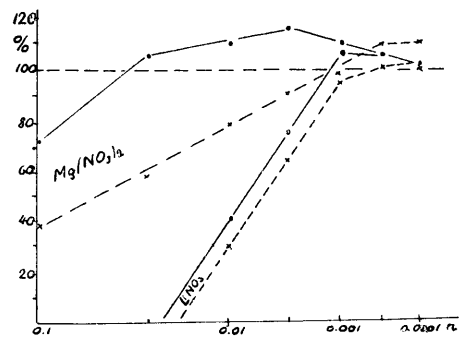


Fig. 61.

ausgenommen. KNO_3, welches das Koleoptilwachstum der Getreidekeimlinge am stärksten gefördert und deren Wurzelwachstum herabgesetzt hat, wirkt hier gerade umgekehrt, und KCl setzt das Stengelwachstum ebenfalls in allen Konzentrationen herab. Auch die Wirkung von KH_2PO_4 und K_2HPO_4 ist eine stark abweichende: KH_2PO_4 fördert in mässigen und niederen Konzentrationen das Stengelwachstum besonders stark, K_2HPO_4 aber gar nicht (Fig. 60).

Übersicht nach der Wirkung der Anionen:

Stengelwachstum: in 0.1 n. K. hemmen: $CNS > Cl > SO_4 > NO_3 > Br > H_2PO_4 > HPO_4$;
in 0.01 n. K. hemmen: $Cl > NO_3 > CNS > HPO_4$,
fördern: $H_2PO_4 > Br > SO_4$;
in 0.001 n. K. hemmt: HPO_4,
fördern: $H_2PO_4 > CNS > Br > SO_4$
in 0.0001 n. K. fördert: H_2PO_4.

Tabelle 26.

Die Wirkung der K- und Na-Salzkonzentrationen auf das Keimlingswachstum von Lens esculenta. Temp. 18.0° C. Dauer der Versuche 24 St. × 7.

Salze	Konz. norm.	Stengel %	Stengel δ± %	Wurzel %	Wurzel δ± %	S+W %	V W : S	Bemerkungen
KH_2PO_4	0.1	50.1	5.65	67.7	6.73	62.2	3.77	
	0.05	88.9	6.72	84.2	5.46	85.2	2.68	
	0.01	113.5	6.96	97.5	4.78	101.2	2.42	
	0.005	125.6	7.50	108.2	5.22	112.6	2.48	
	0.001	120.1	7.62	105.3	4.20	109.1	2.49	
	0.0005	114.0	7.00	103.8	4.31	106.1	2.58	
	0.0001	112.3	5.63	101.7	4.24	103.0	2.50	
K_2HPO_4	0.1	69.1	5.60	70.4	4.95	70.0	2.90	
	0.05	83.9	9.41	86.0	5.50	85.2	2.94	
	0.01	91.2	7.79	90.2	4.90	90.4	2.82	
	0.005	96.9	8.75	93.8	5.25	94.8	2.74	
	0.001	98.7	6.60	97.9	4.10	98.3	2.78	
	0.0005	100.0	7.37	99.4	4.27	99.5	2.82	
	0.0001	101.2	4.20	100.2	3.30	100.6	2.78	
$NaNO_3$	0.1	48.4	6.54	43.4	2.68	44.4	2.60	
	0.05	68.1	3.92	62.6	3.08	64.0	2.62	
	0.01	86.2	7.42	75.4	4.74	78.0	2.48	
	0.005	92.7	4.90	87.1	4.75	88.4	2.67	
	0.001	101.9	6.60	95.8	5.03	97.0	2.68	
	0.0005	102.0	8.50	98.7	4.50	99.5	2.75	
	0.0001	98.2	7.07	101.5	5.21	100.3	2.92	
NaCl	0.1	29.8	3.03	63.6	2.42	54.6	6.06	
	0.05	58.3	4.31	80.1	3.80	74.1	3.95	
	0.01	78.2	8.12	92.4	3.84	88.5	3.36	
	0.005	90.0	5.60	98.3	3.31	94.8	3.07	
	0.001	102.7	7.42	105.8	3.81	104.4	2.92	
	0.0005	100.1	4.88	103.9	3.37	102.6	2.94	
	0.0001	96.0	7.70	103.0	3.55	101.0	3.06	
NaH_2PO_4	0.1	69.2	7.08	71.8	4.04	71.3	2.97	
	0.05	91.2	8.72	90.5	4.55	90.7	2.82	
	0.01	108.0	6.20	97.3	4.71	100.8	2.57	
	0.005	121.1	7.66	103.2	3.26	107.1	2.43	
	0.001	126.6	7.91	110.8	4.43	114.4	2.51	
	0.0005	120.0	6.36	107.2	4.60	110.2	2.55	
	0.0001	119.8	5.98	104.3	3.32	108.1	2.49	

Wurzelwachstum: in 0.1 n. K. hemmen: $CNS > NO_3 > Br > SO_4 > Cl > H_2PO_4 > HPO_4$;
in 0.01 n. K. hemmen: $CNS > NO_3 > Br > HPO_4 > H_2PO_4$,
fördern: $SO_4 > Cl$;
in 0.001 n. K. hemmen: $HPO_4 > CNS$,
fördern: $SO_4 > Cl > NO_3 > H_2PO_4 > Br$;
in 0.0001 n. K. fördern: $Cl > CNS, H_2PO_4$.

Na-Salze. Tab. 26. Fig. 58.

Von diesen Salzen hat nur NaH_2PO_4 in mässigen und niederen Konzentrationen auf das Wachstum der Linsenkeimlinge eine starke positive Wirkung ausgeübt.

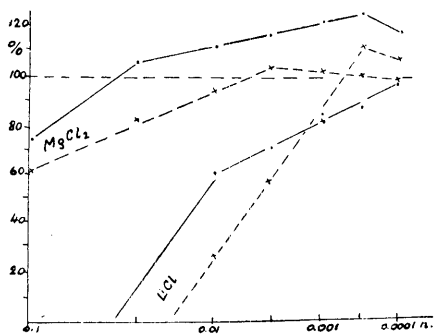


Fig. 62.

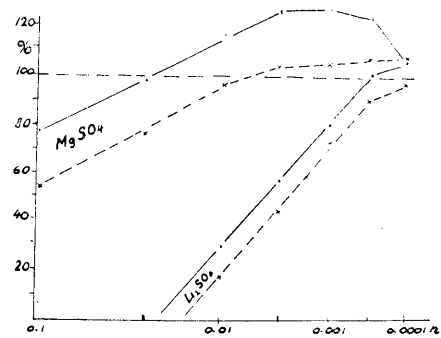


Fig. 63.

Sonst aber wird das Keimlingswachstum durch NaCl und NaH_2PO_4 in gleichem Sinne und ± ebenso stark wie durch KCl und KH_2PO_4 beeinflusst. $NaNO_3$ setzt mehr das Wurzel- als das Stengelwachstum herab, wodurch seine Wirkung sich von KNO_3 unterscheidet.

Li- und **Mg**-Salze. Tab. 27 und 28. Fig. 61—63.

Von den zur Untersuchung verwendeten Neutralsalzen haben die Li-Salze die stärkste Giftwirkung auf das Wachstum der Linsenkeimlinge ausgeübt. In 0.1—0.05 n. Lösungen dieser Salze können Linsensamen überhaupt nicht keimen, und überträgt man die ungekeimten Samen nach 3 Tagen aus Li-Salzlösungen auf die mit destilliertem Wasser angefeuchteten Filtrierpapierscheiben, dann keimen sie auch dort nicht mehr auf: sie haben ihre Keimkraft durch die Li-Salze verloren. Diese Salze haben in

Tabelle 27.

Die Wirkung der Li- und Mg-Salzkonzentrationen auf das Wachstum von Lens esculenta. Temp. 18.0° C. Dauer der Versuche 24 St. × 7.

Salze	Konz. norm.	Stengel %	Stengel δ± %	Wurzel %	Wurzel δ± %	S+W %	V W:S	Bemerkungen
$LiNO_3$	0.1	—	—	—	—	—	—	Die Keimlinge sind tot
	0.05	—	—	—	—	—	—	
	0.01	40.0	6.83	28.5	2.48	31.6	2.03	
	0.005	75.3	7.00	65.4	4.27	68.3	2.45	
	0.001	105.5	7.60	97.0	5.20	98.7	2.62	
	0.0005	104.4	8.71	100.0	6.05	101.1	2.72	
	0.0001	102.2	8.34	101.2	3.23	101.4	2.81	
LiCl	0.1	—	—	—	—	—	—	Die Keimlinge sind tot
	0.05	—	—	—	—	—	—	
	0.01	61.3	6.80	26.5	1.83	35.5	1.21	
	0.005	70.9	8.02	58.3	3.62	61.6	2.34	
	0.001	85.2	5.56	84.5	3.58	85.0	2.82	
	0.0005	88.7	8.60	110.9	5.20	104.9	3.56	
	0.0001	98.4	6.26	107.1	3.30	104.8	3.09	
Li_2SO_4	0.1	—	—	—	—	—	—	Die Keimlinge sind tot
	0.05	—	—	—	—	—	—	
	0.01	29.6	6.10	17.9	1.97	20.8	2.67	
	0.005	57.5	4.62	44.1	2.84	47.6	1.73	
	0.001	80.6	6.54	74.1	3.54	76.0	2.18	
	0.0005	100.6	5.21	90.0	4.33	92.9	2.61	
	0.0001	103.1	5.42	96.9	5.13	98.4	2.53	
$Mg(NO_3)_2$	0.1	73.3	6.55	38.8	2.65	47.8	1.50	
	0.05	105.2	5.38	58.6	3.38	70.8	1.58	
	0.01	109.1	6.80	78.6	4.42	86.6	2.05	
	0.005	115.0	6.41	90.4	3.85	96.0	2.23	
	0.001	108.9	6.22	98.8	4.65	101.0	2.58	
	0.0005	105.2	5.68	108.8	3.73	107.5	2.93	
	0.0001	100.0	7.50	109.3	5.00	106.8	3.09	
$MgCl_2$	0.1	75.6	8.50	61.2	4.43	64.8	2.31	
	0.05	105.9	6.63	83.8	4.46	89.4	2.25	
	0.01	110.8	6.98	94.2	5.08	98.4	2.42	
	0.005	116.5	5.32	103.3	3.83	106.8	2.53	
	0.001	121.8	7.16	101.8	3.40	106.3	2.37	
	0.0005	126.8	6.26	100.2	3.58	107.8	2.26	
	0.0001	119.8	6.14	98.3	3.86	103.9	2.17	

den Keimzellen eine irreversible Koagulation des Plasmas hervorgerufen.

Ich habe die Kurven der Li- und Mg-Salze nebeneinander gezeichnet, um den grossen Unterschied in der Wirkung der Li-Salze schärfer zum Ausdruck zu bringen. In den schwächsten Konzentrationen können $LiNO_3$ und Li_2SO_4 das Stengelwachstum, LiCl — das Wurzelwachstum schwach begünstigen. Im ganzen aber wird durch die Li-Salze mehr das Wurzel- als das Stengelwachstum herabgesetzt.

Mg-Salze zeigen eine ganz andere Wirkung. Sie fördern in grossem Konzentrationsumfange das Stengelwachstum der Linsen-

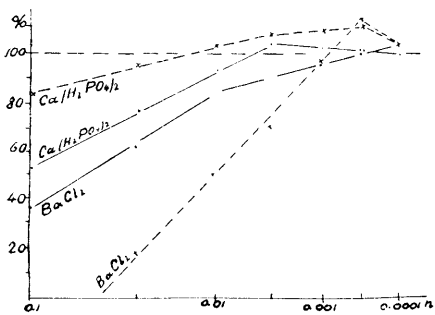


Fig. 64.

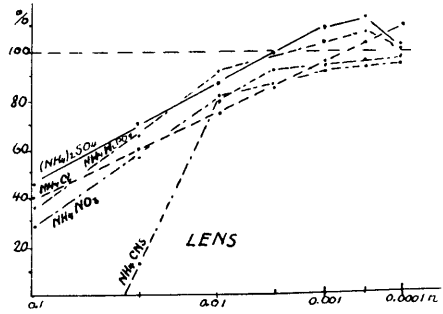


Fig. 65.

keimlinge und setzen deren Wurzelwachstum stark herab. In dieser Beziehung sind sie den Nitraten in ihrer Wirkung auf die Getreidekeimlinge ziemlich ähnlich.

Ba-Salze. Tab. 28. Fig. 64.

In höheren Konzentrationen wirken sie besonders auf das Wurzelwachstum giftig. Wenn die jungen Wurzeln nach 36—48 Stunden die Samenschale durchbrechen, dann biegen sie sich bald nach oben (negativer Chemotropismus!); die Wurzelspitzen nehmen dabei eine gelblichbraune Färbung an; die Zellen sind abgestorben, weil das Plasma unter der Salzwirkung erstarrt ist. Ba-Salze setzen im ganzen mehr das Wurzel- als das Stengelwachstum herab. Eine schwach fördernde Wirkung zeigt $BaCl_2$ auf das Wurzel- und $Ba(NO_3)_2$ auf das Stengelwachstum; dieser Zuwachs des Stengels bleibt aber unter der Variationsgrenze und ist belanglos.

Tabelle 28.

Die Wirkung der Mg-, Ba- und Ca-Salzkonzentrationen auf das Keimlingswachstum von Lens esculenta. Temp. 18.0° C. Dauer der Versuche 24 St. × 7.

Salze	Konz. norm.	Stengel %	Stengel δ ± %	Wurzel %	Wurzel δ ± %	S+W %	V W:S	Bemerkungen
$MgSO_4$	0.1	77.4	7.80	53.8	3.67	60.0	1.97	
	0.05	98.1	7.63	77.4	4.20	82.9	2.25	
	0.01	116.7	6.02	96.5	5.41	101.6	2.36	
	0.005	126.3	6.12	102.8	5.58	108.6	2.31	
	0.001	128.7	4.04	104.0	3.78	110.2	2.28	
	0.0005	124.5	5.62	106.0	3.41	110.7	2.42	
	0.0001	105.2	5.49	107.1	4.30	106.5	2.89	
$BaCl_2$	0.1	36.4	6.80	—	—	—	—	Die Wurzeln sind sehr schwach, die Spitzen – tot
	0.05	61.7	7.26	19.1	2.00	30.2	0.88	
	0.01	85.7	6.72	50.3	3.62	59.5	1.67	
	0.005	90.0	8.05	70.0	5.18	75.3	2.21	
	0.001	95.7	7.32	96.7	3.48	96.2	2.87	
	0.0005	100.0	6.40	111.6	3.90	108.3	3.15	
	0.0001	103.5	6.23	104.2	4.16	104.1	2:87	
$Ba(NO_3)_2$	0.1	28.6	3.30	—	—	—	—	Die Wurzeln sind tot
	0.05	61.2	6.71	28.6	1.96	36.7	1.22	
	0.01	90.8	6.09	59.8	3.77	68.0	1.87	
	0.005	105.6	5.72	81.6	3.43	87.6	2.17	
	0.001	102.8	7.63	97.1	3.64	98.5	2.69	
	0.0005	100.8	7.00	98.0	3.22	98.5	2.75	
	0.0001	98.7	6.86	99.4	4.20	98.8	2.87	
$Ca(CNS)_2$	0.1	11.0	3.36	18.8	2.44	16.7	4.85	Die Stengel sind sehr schwach
	0.05	29.8	3.43	58.3	3.15	50.8	5.56	
	0.01	65.7	7.88	85.2	5.05	80.1	3.70	
	0.005	98.9	7.42	109.4	4.18	106.1	3.13	
	0.001	119.0	5.81	112.3	2.96	113.7	2.67	
	0.0005	110.0	6.82	111.6	3.85	110.4	2.88	
	0.0001	102.0	6.22	104.8	3.62	103.9	2.92	
$CaBr_2$	0.1	76.7	4.32	66.3	5.45	69.0	2.44	
	0.05	92.7	6.40	81.9	5.00	84.3	2.52	
	0.01	104.7	6.94	98.0	4.24	99.3	2.64	
	0.005	111.0	5.88	101.7	3.93	103.4	2.63	
	0.001	113.8	7.00	103.5	3.78	105.7	2.58	
	0.0005	104.7	3.55	99.1	4.72	100.4	2.67	
	0.0001	103.0	6.93	97.8	5.20	99.0	2.69	

Ca-Salze. Tab. 28—29. Fig. 59 und 64.

Unter den Ca-Salzen zeigt $Ca(CNS)_2$ in 0.1 n. K. eine schwache Giftwirkung und setzt besonders das Stengelwachstum stark herab. Dass die giftigen Rhodanide (NH_4CNS, KCNS und $Ca(CNS)_2$) in 0.1. n. K. mehr das Stengel- als das Wurzelwachstum herabsetzen, ist für diese Salze charakteristisch; dagegen äussert sich die Giftwirkung bei Li-Salzen mehr in der Herabsetzung des Wurzelwachstums. Von 0.005 n. K. an fördert aber $Ca(CNS)_2$ das Stengel- wie auch das Wurzelwachstum.

$CaBr_2$ und $CaCl_2$ setzen in stärkeren Konzentrationen mehr das Wurzel- als das Stengelwachstum herab. Von 0.01 n. K. an ruft

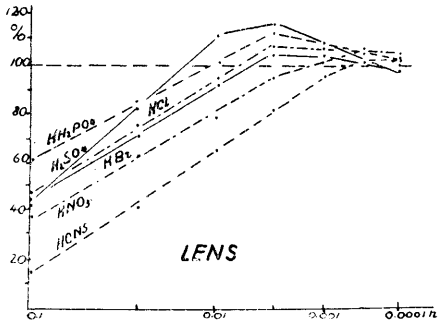


Fig. 66.

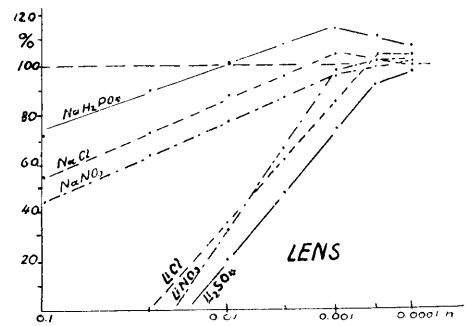


Fig. 67.

$CaBr_2$ ein stärkeres Stengelwachstum hervor, $CaCl_2$ dagegen bleibt in schwächeren Konzentrationen ohne bemerkenswerte positive Wirkung.

$Ca(NO_3)_2$ und $Ca(H_2PO_4)_2$ setzen in höheren Konzentrationen mehr das Stengelwachstum als das Wurzelwachstum herab und begünstigen in niederen Konzentrationen schwach das Wurzelwachstum. Auch hier ist die Wirkung der genannten Salze bei Linsenkeimlingen gerade umgekehrt wie bei Getreidekeimlingen.

Aus diesen Versuchsanalysen geht hervor, dass die Wirkung der Neutralsalze in verschiedenen Konzentrationen auf das Wachstum der Keimlingselemente von Linsen in vielen Fällen eine ganz andere ist als auf Getreidekeimlinge. Der Hauptunterschied jedoch besteht darin, dass die K-Salze und Nitrate auf das Stengelwachstum bei Linsen kaum eine positive Wirkung ausüben können. Sonst wird aber das Wachstum der Keimlingselemente bei Linsen von den Salzkonzentrationen viel einheitlicher als bei den

Tabelle 29.

Die Wirkung der Ca-Salzkonzentrationen und der Kontrollösungen auf das Keimlingswachstum von Lens esculenta. Temp. 18.0° C. Dauer der Versuche 24 St. × 7.

Lösungen	Konz. norm.	Stengel %	Stengel δ + %	Wurzel %	Wurzel δ + %	S+W	V W : S	Bemerkungen
$CaCl_2$	0.1	49.0	4.12	38.1	3.72	40.6	2.27	
	0.05	73.6	7.69	60.3	4.61	65.6	2.43	
	0.01	93.2	7.22	78.1	6.38	81.8	2.48	
	0.005	97.6	5.45	92.5	3.82	93.6	2.69	
	0.001	99.1	6.50	98.5	3.52	98.7	2.82	
	0.0005	102.2	6.20	103.2	4.50	102.9	2.87	
	0.0001	100.0	5.15	106.4	5.26	104.5	3.02	
$Ca(NO_3)_2$	0.1	50.9	6.35	56.4	3.91	55.1	3.17	
	0.05	69.4	5.82	73.1	4.75	72.2	2.98	
	0.01	74.7	6.75	84.0	4.76	81.4	3.20	
	0.005	85.2	7.28	93.2	5.21	90.0	3.12	
	0.001	94.5	6.10	100.7	4.55	99.1	3.03	
	0.0005	102.2	7.50	108.3	3.96	106.6	3.02	
	0.0001	104.8	6.12	102.1	3.26	102.5	2.77	
$Ca(H_2PO_4)_2$	0.1	52.8	5.92	84.6	4.84	75.5	4.71	
	0.05	78.1	8.42	95.4	4.80	90.8	3.50	
	0.01	93.5	6.00	101.7	4.43	99.1	3.08	
	0.005	102.8	6.21	104.4	3.45	103.8	2.87	
	0.001	101.7	7.03	107.1	5.62	105.5	3.00	
	0.0005	100.0	6.41	109.4	4.03	106.6	3.09	
	0.0001	99.3	5.60	103.3	3.52	102.0	2.95	

Lösungen	Konz.	Stengel cm	Stengel %	Stengel δ + %	Wurzel cm	Wurzel %	Wurzel δ + %	S + W cm	S + W %	V
Aq. dest.		3.00	100.0	5.63	8.5	100.0	4.26	11.5	100.0	2.83
Leit.-w.		2.60	86.6	5.86	7.8	91.7	4.36	11.4	90.4	3.00
Knopsche N. L.	1/1	2.70	90.0	6.31	8.0	94.1	4.20	10.7	93.0	2.96
Knopsche N. L.	1/5	3.30	113.3	5.74	8.7	102.3	3.62	12.0	104.3	2.64

Getreidearten beeinflusst, was daraus hervorgeht, dass die Unterschiede der Wirkung des Salzes auf das Wurzel- und das Stengelwachstum weniger hervortreten und die optimalen Salzkonzentrationen für das Stengel- und das Wurzelwachstum meistens zusammenfallen.

Die Figuren 65—72 geben uns einen Überblick über die Wirkung der Salzkonzentrationen auf das Gesamtwachstum der Linsenkeimlinge.

NH_4-Salze. Fig. 65.

Die Kurven kreuzen sich bei den NH_4-Salzen mehrmals, was darauf hinweist, dass die Anionenreihen hier stark von den Salzkonzentrationen beeinflusst werden. In 0.1 n. K. wird das Keimlingswachstum nach der Anionenreihe $CNS >> NO_3 > Cl > H_2PO_4 > SO_4$ herabgesetzt, in 0.01 n. K. aber nach der Reihenfolge: $Cl > CNS$, $NO_3 > SO_4 > H_2PO_4$. Die erstere Reihe ist eine lyotrope Reihe und eine typische Hemmungsreihe, die letztere — eine Übergangsreihe zur Förderung.

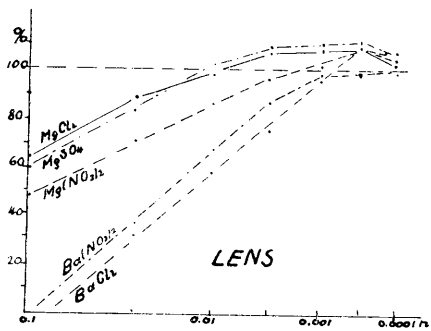


Fig. 68.

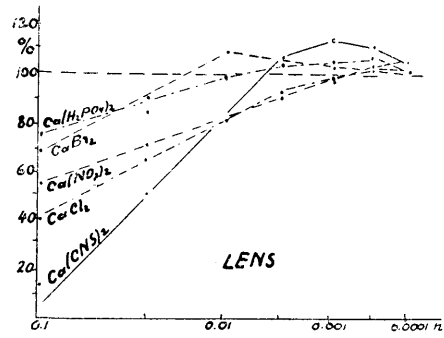


Fig. 69.

In kleineren Konzentrationen wird das Keimlingswachstum durch $(NH_4)_2SO_4$, $NH_4H_2PO_4$ und NH_4Cl gefördert; NH_4CNS und NH_4NO_3 dagegen zeigen in den verwendeten Konzentrationen keine positive Wirkung. Bei 0.0005 n. K. ist die Wirkungsreihe der Anionen die folgende: $SO_4 > H_2PO_4 > Cl > NO_3 > CNS$, wobei die ersten drei Ionen das Keimlingswachstum fördern. Diese Reihe ist eine umgekehrte Hemmungsreihe, also eine umgekehrte lyotrope Reihe.

K-Salze. Fig. 66.

Abgesehen von K_2SO_4 verlaufen die Kurven hier konkordant; deshalb bleibt die Reihenfolge der Anionen bis zu den schwächsten Konzentrationen konstant. Die Hemmungsreihe der Anionen in 0.05 n. K. ist eine reine lyotrope: $CNS > NO_3 > Br > Cl > SO_4$, H_2PO_4, die Förderungsreihe in 0.005 n. aber eine umgekehrte Hemmungsreihe: $SO_4 > H_2PO_4 > Cl > Br > NO_3 > CNS$, bei

welcher nur die zwei letzten Ionen hemmend wirken. Im ganzen ist die Wirkung der NH_4- und K-Salze einander ziemlich ähnlich. Im speziellen aber ist die positive Wirkung der K-Salze viel grösser und in einem breiteren Konzentrationsumfange zu beobachten als bei den NH_4-Salzen.

Na- und **Li-**Salze. Fig. 67.

Man kann hier in der Wirkung der beiden Arten Salze einen grossen Unterschied sehen: alle Li-Salze sind in stärkeren Konzentrationen giftig und setzen das Keimlingswachstum mehr herab als die Na-Salze.

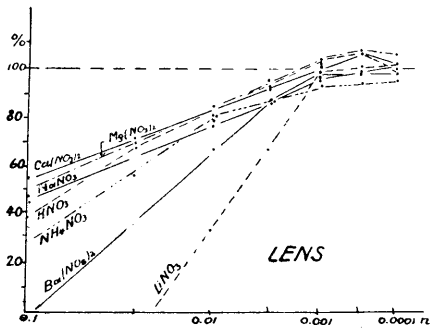


Fig. 70.

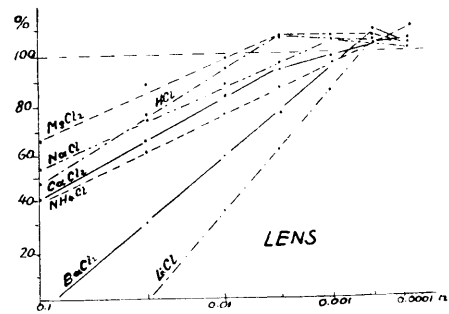


Fig. 71.

Die Wirkungslinien der Na-Salze verlaufen konkordant; bei der Hemmung (0.1—0.01 n.) folgt die Stärke der Anionen der Reihe $NO_3 > Cl > H_2PO_4$, bei der Förderung — einer umgekehrten Reihe ($NaNO_3$ zeigt hier keine fördernde Wirkung).

Li-Salze. Ausser der starken Giftigkeit ist bei den Li-Salzen noch bemerkenswert, dass die Reihenfolge der Ionen hier eine ganz andere ist als bei den NH_4-, K- und Na-Salzen. Hier wird das Keimlingswachstum am stärksten von Li_2SO_4 herabgesetzt, und die typische Hemmungsreihe der Anionen ist: $SO_4 > NO_3 > Cl$ (0.05—0.01 n.). Dass das Sulfation das Keimlingswachstum mehr als die anderen Anionen herabsetzt, haben wir bei anderen Salzen nicht beobachtet. Wohl aber finden wir diese Erscheinung bei den Li-Salzen auch in bezug auf Avena und Triticum, so dass man sie bei den Linsen nicht als einen Zufall ansehen kann. So lauten die Anionenreihen nach der Herabsetzungsstärke: bei Avena — für Koleoptile $SO_4 > Cl > NO_3$ und für Wurzeln $NO_3 > SO_4 > Cl$; bei Triticum — für Koleoptile und

Wurzeln $NO_3 > SO_4 > Cl$. Wenn die Hemmungskraft des SO_4-Ions hier auch nicht immer die stärkste ist, so ist sie doch jedenfalls stets stärker als die des Cl-Ions.

Die Wirkung von **Mg**- und **Ba**-Salzen auf das Gesamtwachstum der Linsenkeimlinge. Fig. 68.

Aus dem Kurvenverlauf sehen wir, dass in höheren Konzentrationen Ba-Salze viel stärker als Mg-Salze das Keimlingswachstum herabsetzen, also viel giftiger wirken. In schwächeren Konzentrationen ruft $BaCl_2$ eine leichte Förderung des Wachstums hervor, $Ba(NO_3)_2$ aber nicht. Mg-Salze setzen in 0.1—0.05 n. K. das Keimlingswachstum nach der Anionenreihe $NO_3 > SO_4 > Cl$ herab; auch hier wirkt das SO_4-Ion stärker als das Cl-Ion. In mässigen und schwächeren Konzentrationen fördern Mg-Salze das Gesamtwachstum der Linsenkeimlinge ziemlich stark, und die Förderungsreihe der Anionen für diese Salze ist: $SO_4 > Cl > NO_3$, also wieder eine umgekehrte lyotrope Reihe.

Ca-Salze. Fig. 69.

Bei den Ca-Salzen verlaufen die Wirkungskurven diskordant. Das hängt davon ab, dass die Übergänge von der Hemmung zur Förderung bei einigen Salzen ($Ca(CNS)_2$ und $CaBr_2$) schärfer als bei anderen ausgeprägt sind, die Kurven etwas stärker ansteigen und sich mit anderen kreuzen. Besonders scharf kommen diese Verhältnisse bei $Ca(CNS)_2$ zum Ausdruck, wo die Kurve von der stärksten Hemmung zur stärksten Förderung quer über die anderen läuft. Die Hemmungsreihe der Anionen für die Ca-Salze (0.1 n.) ist: $CNS >> Cl > NO_3 > Br > H_2PO_4$. In kleineren Konzentrationen rufen Ca-Salze (abgesehen von $CaCl_2$) eine schwache Förderung des Keimlingswachstums hervor, wobei $Ca(CNS)_2$ am stärksten wirkt.

Überblick über die Wirkung der Kationen. Fig. 70—72.

Für Nitrate (Fig. 70) gilt in 0.1 n. K. bei der Herabsetzung des Keimlingswachstums folgende Reihe der Kationen: $Li >> Ba >> NH_4 > K > Na > Mg > Ca$, wo Li und Ba am stärksten wirken und stark giftig sind. Diese Ionenreihe verändert sich bei anderen Konzentrationen. Die Veränderlichkeit der Ionenreihen kann auch hier darauf zurückgeführt werden, dass der Übergang von der Hemmung zur Förderung bei einigen Salzen (KNO_3 und $Ba(NO_3)_2$) etwas kontrastreicher zur Geltung kommt

als bei anderen. In niederen Konzentrationen wird durch KNO_3, $Mg(NO_3)_2$ und $Ca(NO_3)_2$ eine schwache Förderung des Wachstums hervorgerufen.

Kationenwirkung bei Chloriden. Fig. 71.

Die Wirkung der Chloride ist sehr einheitlich in dem Sinne, dass sie alle in stärkeren Konzentrationen das Gesamtwachstum von Linsenkeimlingen hemmen und in schwächeren fördern. Auch verlaufen die Kurven hier, besonders an der Hemmungsseite, ziemlich konkordant; hier kreuzen sich nur die Wirkungskurven von KCl mit NaCl und von NH_4Cl mit $BaCl_2$. Das Keimlingswachstum wird durch Chloride in höheren Konzentrationen im allgemeinen nach folgender Kationenreihe herabgesetzt: Li>> Ba>>NH_4 > Ca > K, Na > Mg. In dieser Reihe stehen die ein- und zweiwertigen Ionen durcheinander.

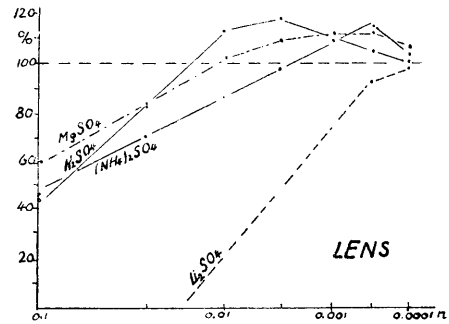


Fig. 72.

In niederen Konzentrationen wird das Gesamtwachstum der Linsenkeimlinge durch $MgCl_2$ und KCl in ziemlich breitem, durch die anderen Chloride in engerem Konzentrationsumfang gefördert. Die Wirkungsreihe der Kationen ist hier keine konstante.

Bei den Sulfaten (Fig. 72) ist die starke Giftigkeit von Li_2SO_4 auffallend. Die Wirkung der anderen Sulfate ist mehr gleichartig mit derjenigen der Chloride: in stärkeren Konzentrationen setzen sie das Wachstum herab, in kleineren wirken sie fördernd. Charakteristisch ist der Kurvenverlauf von K_2SO_4 von einer ziemlich starken Hemmung bis zur stärksten Förderung. Bei diesem steilen Anstieg schreitet die K_2SO_4-Kurve quer über die Kurven von $(NH_4)_2SO_4$ und $MgSO_4$ hinweg. Dieser verhältnismässig rasche Übergang von der Hemmung zur Förderung kann mit der ernährungsphysiologischen Wirkung des K-Ions in Zusammenhang gebracht werden. Für Sulfate lautet die Hemmungsreihe der Kationen: Li >>> K > NH_4 > Mg (0.1 n.) oder Li >>> NH_4 > K, Mg (0.05 n.); die Förderungsreihe aber: K > Mg > NH_4.

Zusammenfassung.

Bei der Wirkung der Neutralsalze auf das Wachstum von Linsenkeimlingen können wir viele bei Getreidekeimlingen beobachtete Tatsachen wiederfinden und zu einigen neuen Gesichtspunkten gelangen. Wir haben hier die typische Hemmungsreihe (lyotrope Reihe) und Förderungsreihe (umgekehrte lyotrope Reihe) der Anionen kennengelernt und die Übergangsreihen zwischen diesen beiden beobachtet. Weiter haben wir gesehen, wie die Veränderung der Ionenreihen von den Ionenkonzentrationen abhängt, wie Übergangsreihen entstehen können und welche Faktoren dazu beitragen, dass die Wirkungskurven nicht immer konkordant verlaufen. Wir konnten hier die eigenartige Anionenwirkung der Li-Salze auf das Wachstum der Linsenkeimlinge, wo Li_2SO_4 das Keimlingswachstum am stärksten herabsetzt, feststellen. Und zuletzt konnten wir beobachten, dass in den Wirkungsreihen der Kationen bei Linsenkeimlingen ebenso wie bei Getreidekeimlingen die ein- und zweiwertigen Ionen der Alkali- und Erdalkalimetalle, wenn man die Wirkung der Salze in normalen Konzentrationen betrachtet, durcheinander und nicht getrennt nacheinander stehen.

6. Die Wirkung einiger Salzkombinationen auf das Keimlingswachstum von Triticum vulgare und Lens esculenta.

Die Wirkung eines einzelnen Salzes auf das Plasma und auf dessen Lebenstätigkeit ist einseitig, und eine dadurch hervorgerufene Förderung kann nur eine mehr oder weniger beschränkte Zeit dauern. Im gegebenen Falle, wo es sich hauptsächlich um die Verwertung und Verteilung der Reservestoffe unter den Keimlingselementen handelt und wo diese Stoffe in geringen Mengen auch andere Salze enthalten, wird diese Förderung einigermassen durch die letzterwähnten Salzionen ins Gleichgewicht gebracht; dadurch kann die Förderung so lange dauern, bis alle Reservestoffe ausgenutzt sind. Auf Grund dieser Feststellungen kann man annehmen, dass wenn statt eines Salzes zwei oder mehrere von den auf das Keimlingswachstum fördernd wirkenden Salzen genommen werden, ihre positive Wirkung mehr gesteigert und das Gleichgewicht des Keimlingswachstums besser hergestellt wird.

Um diese Voraussetzung nachzuprüfen, habe ich einige Versuchsserien mit Salzkombinationen ausgeführt. Es

Tabelle 30.

Die Wirkung einiger Salzkombinationen auf das Keimlingswachstum von Triticum vulgare. Salzkonzentration 0.005 norm. Temp. 18.0° C. Dauer 24 St. × 8.

Lösungen	Koleoptil			Gesamtlänge der Wurzel			Mittl. Wurzell.	Koleoptil- + mittl. Wurzell.		V	Bemerk.
	cm	%	$\delta \pm$ %	cm	%	$\delta \pm$ %	cm	cm	%		
Aq. destillata	8.70	100.0	4.62	40.2	100.0	5.30	8.04	16.74	100.0	4.6	
Leitungswasser	8.38	95.5	4.81	37.7	93.7	5.54	7.54	15.92	95.1	4.5	
Knopsche N. L. (— Fe)	10.50	120.7	5.02	44.1	109.7	4.76	8.82	19.32	115.4	4.2	
$CaCl_2 + KCl$	11.50	132.2	5.13	51.78	128.8	5.79	10.35	21.85	130.2	4.5	
$CaCl_2 + KNO_3$	11.35	130.4	4.72	43.1	107.2	4.83	8.62	19.97	119.2	3.8	
$CaCl_2 + KH_2PO_4$	9.86	113.4	3.20	39.4	98.0	4.17	7.88	17.74	106.0	4.0	
$CaCl_2 + MgSO_4$	8.35	96.0	4.06	42.58	105.9	3.36	8.51	16.86	100.7	5.1	
$Ca(NO_3)_2 + KNO_3$	10.30	118.2	3.83	37.08	92.2	4.28	7.41	17.71	105,8	3.6	
$Ca(NO_3)_2 + KCl$	12.55	144.3	5.30	43.92	109.2	5.11	8.78	21.33	127.4	3.5	
$Ca(NO_3)_2 + KH_2PO_4$	9.70	111.3	4.07	47.53	118.2	3.96	9.50	19.20	114.6	4.9	
$Ca(NO_3)_2 + MgSO_4$	8.14	93.6	5.35	34.2	85.1	4.83	6.85	14.99	89.5	4.2	
$KCl + KNO_3$	10.92	125.5	4.33	33.85	84.2	5.46	6.77	17.69	105.6	3.1	
$KNO_3 + KH_2PO_4$	10.50	120.6	3.62	39.90	99.2	4.75	7.98	18.48	110.2	3.8	
$KCl + MgSO_4$	12.32	141.7	4.87	51.74	128.6	5.44	10.34	22.66	135.3	4.2	
$KH_2PO_4 + MgSO_4$	10.17	116.9	4.83	42.71	106.2	4.61	8.54	18.71	111.7	4.2	

wurden zuerst nur die ernährungsphysiologisch wichtigsten Salze in der ± optimalen Konzentration 0.005 n. miteinander paarweise vereinigt. Von Versuchen mit anderen Konzentrationen wurde vorläufig abgesehen, weil das Samenmaterial fast ganz erschöpft war und ein neues ähnliches zur Zeit nicht mehr zur Verfügung stand.

Versuche mit Triticum vulgare.

Die Versuchsresultate mit Triticum sind in der Tabelle 30 wiedergegeben.

Die Kontrollversuche in Leitungswasser, destilliertem Wasser und in Knopscher Nährlösung zeigen hier kleinere Abweichungen von denjenigen der vorigen 7-tägigen Versuche bei 27.5°C. Das Koleoptilwachstum nämlich ist hier relativ schwächer und die Verhältniszahlen sind dadurch etwas gestiegen. Aber alle diese Veränderungen sind ziemlich unbedeutend und liegen unter den Variationsgrenzen, so dass sie keine besondere Beachtung verdienen.

Sonst ersehen wir aus der Tabelle 30, dass KCl in Kombinationen mit $CaCl_2$, $Ca(NO_3)_2$ und $MgSO_4$ in gegebener Konzentration am stärksten das Keimlingswachstum fördert, viel stärker als die einzelnen Salze zusammengenommen. Charakteristisch für die Wirkung der genannten Salzkombinationen ist, dass $KCl + CaCl_2$ das Wurzel- und das Koleoptilwachstum ± gleich stark beeinflussen ($V = 4.5$), $KCl + MgSO_4$ etwas mehr das Koleoptilwachstum begünstigen ($V = 4.2$), und $KCl + Ca(NO_3)_2$ besonders stark das Koleoptilwachstum und weniger das Wurzelwachstum fördern ($V = 3.5$). Diese Salzkombinationen ergeben folgende Wirkungsreihen: a) für das Koleoptilwachstum nach der Förderungsstärke — $(KCl + Ca(NO_3)_2) > (KCl + MgSO_4) > (KCl + CaCl_2)$, b) für das Wurzelwachstum — $(KCl + CaCl_2) = (KCl + MgSO_4) > (KCl + Ca(NO_3)_2)$ und c) für das Gesamtwachstum — $[KCl + MgSO_4$ (135.3%)$] > [KCl + CaCl_2$ (130.2%)$] > [KCl + Ca(NO_3)_2$ (127.4%)$]$.

Bei jenen Salzkombinationen, welche besonders stark das Koleoptilwachstum fördern, sind die Anionen Cl', NO_3' und SO_4'' zusammen mit den Kationen $K^{\cdot}$, $Ca^{\cdot\cdot}$ und $Mg^{\cdot\cdot}$ wirksam.

Eine sehr günstige Kombination bilden auch $KNO_3 + CaCl_2$, welche das Koleoptilwachstum um 30.4% und das Gesamtwachstum um 19.2% steigern. Hier finden sich Cl' und NO_3' mit $K^{\cdot}$ und $Ca^{\cdot\cdot}$ in Wechselwirkung. Diese Salzkombination för-

dert stark das Koleoptilwachstum und weniger das Wurzelwachstum (V = 3.8).

Die folgenden Salzkombinationen erhöhen den Mehrwert des Gesamtwachstums um 10—15%: $KH_2PO_4 + Ca(NO_3)_2$, $KH_2PO_4 + KNO_3$ und $KH_2PO_4 + MgSO_4$. Hier verbinden sich die Anionen H_2PO_4', NO_3' und SO_4'' mit den Kationen K', Ca'' und Mg''. Das Koleoptilwachstum wird hier nach der Kombinationsreihe $(KH_2PO_4 + KNO_3) > (KH_2PO_4 + MgSO_4) > (KH_2PO_4 + Ca(NO_3)_2)$ und das Wurzelwachstum nach der Kombinationsreihe $(KH_2PO_4 + Ca(NO_3)_2) > (KH_2PO_4 + MgSO_4)$ begünstigt; $(KH_2PO_4 + KNO_3)$ bleibt ohne positive Wirkung auf das Wurzelwachstum. Merkwürdigerweise lauten die Kombinationsreihen für das Koleoptil- und das Wurzelwachstum hier gerade umgekehrt. Daraus sehen wir, dass die Anionen H_2PO_4' und NO_3' im Zusammenhang mit dem monovalenten Kation K' besonders stark das Koleoptilwachstum, mit ein- und zweiwertigen Kationen (K' und Ca'') aber das Wurzelwachstum begünstigen.

Von den anderen Salzkombinationen ist von Interesse die Kombination $(KCl + KNO_3)$, welche das Koleoptilwachstum stark fördert, das Wurzelwachstum aber herabsetzt. Auch hier wirkt das monovalente K' zusammen mit den Anionen Cl' und NO_3' begünstigend auf das Koleoptilwachstum. In analoger Weise, nur etwas schwächer, wirken $KNO_3 + Ca(NO_3)_2$ auf das Keimlingswachstum.

Die Kombinationen der Ca-Salze mit $MgSO_4$ — $(CaCl_2 + MgSO_4)$ und $(Ca(NO_3)_2 + MgSO_4)$ — können keine positive Wirkung auf das Gesamtwachstum ausüben; die erstere Kombination fördert nur schwach das Wurzelwachstum, die letztere setzt das Koleoptil- wie auch das Wurzelwachstum herab. Die ungünstige Wirkung dieser Salzkombinationen kann vielleicht dadurch erklärt werden, dass hier ein praktisch unlösliches Salz ($CaSO_4$) gebildet wird, so dass nur Mg'', Cl' und NO_3' frei werden, welche das Wachstum der Keimlinge bei Vorhandensein von wenigem Ca'' und SO_4'' beeinflussen.

Zum Schluss muss noch die letzte Kombination — $(CaCl_2 + KH_2PO_4)$ — erwähnt werden, welche das Koleoptilwachstum fördert, das Wurzelwachstum hemmt und das Gesamtwachstum schwach begünstigt.

Zur Gesamtwirkung der Salzkombinationen muss man bemerken, dass die Keimlinge in den meisten Lösungen, besonders aber in denjenigen, in welchen die ein- und zweiwertigen Katio-

Tabelle 31.

Die Wirkung einiger Salzkombinationen auf das Keimlingswachstum von Lens esculenta. Temp. 18.0° C. Konzentration 0.005 norm. Dauer der Versuche 24 St. × 7.

Lösungen	Stengel			Wurzel			S + W		V	Bemerkungen
	cm	%	$\delta \pm$ %	cm	%	$\delta \pm$ %	cm	%		
Aqua destillata	3.1	100.0	5.28	8.50	100.0	3.83	11.60	100.0	2.74	
Leitungswasser.	2.7	87.1	4.16	7.90	92.9	3.65	10.60	91.4	2.92	
Knopsche N. L. (—Fe)	2.9	93.5	3.92	8.30	97.6	4.15	11.20	96.5	2.86	
$KCl + Ca Cl_2$ *	3.6	116.1	4.10	8.90	104.5	4.62	12.50	107.7	2.47	* Verzweigung der Wurzeln
$KNO_3 + CaCl_2$	3.0	96.7	6.15	8.20	96.2	3.86	11.20	96.5	2.73	
$KH_2PO_4 + CaCl_2$ **	2.8	90.3	5.32	8.80	103.5	2.97	11.60	100.0	3.14	** Kräftige Wurzeln
$MgSO_4 + CaCl_2$	3.2	103.2	4.66	9.31	109.4	4.18	12.51	107.8	2.91	
$KCl + Ca(NO_3)_2$	3.2	103.2	3.86	8.82	103.7	5.12	12.02	103.6	2.75	
$KNO_3 + Ca(NO_3)_2$	3.0	96.7	5.40	8.50	100.0	4.68	11.50	99.1	2.74	
$KH_2PO_4 + Ca(NO_3)_2$	3.0	96.7	4.91	7.78	91.5	3.75	10.78	92.7	2.59	
$MgSO_4 + Ca(NO_3)_2$ *	3.2	103.2	5.57	9.15	107.7	4.42	12.55	106.4	2.85	* Kräftige Wurzeln
$KCl + MgSO_4$ **	3.7	119,3	6.13	9.40	110.6	4.88	13.10	112.9	2.54	** Verzweigung der Wurzeln
$KNO_3 + MgSO_4$	3.3	106.4	4.12	8.86	104.3	4.25	12.16	104.8	2.68	
$KCl + KNO_3$ *	3.3	106.4	5.63	9.45	111.2	4.43	12.75	109.9	2.86	* Verzweigung der Wurzeln
$KCl + KH_2PO_4$	3.8	122.6	5.30	9.53	112.1	3.65	13.33	114.9	2.51	

nen zusammen wirken, etwas dicker (Koleoptile) und kräftiger (Wurzeln) als in destilliertem Wasser und in Lösungen von einem einzigen Salze sind.

Damit haben diese Versuche unsere Voraussetzungen bestätigt.

Versuche mit Lens esculenta.

Ferner wurden Salzkombinationsversuche mit Linsenkeimlingen angestellt. Die Resultate dieser Versuche sind in der Tabelle 31 wiedergegeben. Wenn wir die Angaben dieser Tabelle mit denen der vorigen (Tab. 30) vergleichen, dann sehen wir, dass die Salzkombinationen auf das Wachstum der Linsenkeimlinge viel weniger positiv (also fördernd) gewirkt haben; denn es sind in der Tab. 31 nur wenige Fälle zu finden, wo das Gesamtwachstum bis auf $+10\%$ über den Kontrollwert gestiegen ist ($KCl+MgSO_4$ und $KCl+KNO_3$). Anderseits ist aber aus den Bemerkungen zu ersehen, dass das Wurzelwachstum in manchen Salzkombinationen viel stärker ist als in den Kontrollösungen und in den Lösungen von einzelnen Salzen. In vielen Fällen haben die Hauptwurzeln der Keimlinge sich in Lösungen von Salzkombinationen verzweigt, eine Erscheinung, die bei den Kontrollversuchen und bei den oben besprochenen siebentägigen Versuchen über die Wirkung der einzelnen Salze nicht beobachtet worden ist. Daraus muss man schliessen, dass jene Salzkombinationen, in welchen eine Verzweigung der Wurzeln beobachtet wurde, das Keimlingswachstum begünstigen.

Diese Widersprüche lassen sich dadurch erklären, dass die 0.005 norm. K. der Lösungen in allen Fällen der optimalen Wachstumskonzentration für Linsenkeimlinge nicht entspricht, sondern etwas zu hoch ist, weshalb auch die Begünstigung des Wachstums selten über 100% hinausgeht und man sie übersehen kann. Wollen wir die Wirkung der Salzkombinationen auf das Wachstum der Linsenkeimlinge feststellen, so müssen wir die betreffenden Angaben mit denjenigen für 0.005 norm. K. der einzelnen Salze vergleichen (Tab. 24—29). Das habe ich in Tabellenform getan (siehe die Tabellen 32 und 33). Hier sind in der Rubrik der Bemerkungen die Wirkungsarten der einzelnen Salzkombinationen angegeben. Aus diesen Analysetabellen ist zu ersehen, dass in den meisten Salzkombinationen das Wachstum der Linsenkeimlinge bedeutend stärker ist, als in den entsprechenden einzelnen Salzlösungen. Es sind hier nur vereinzelte

Tabelle 32.

Lösungen in 0.005 n. K.	Stengel %	Wurzel %	S + W %	Bemerkungen
$KCl + CaCl_2$				
KCl	89.4	113.1	106.7	
$CaCl_2$	97.6	92.5	93.6	
Mittelwert	93.5	103.8	100.1	
($KCl + CaCl_2$)	116.1	104.5	107.7	Eine starke Förderung des Stengelwachstums
$KNO_3 + CaCl_2$				
KNO_3	88.2	95.3	93.5	
$CaCl_2$	97.6	92.5	93.6	
Mittelwert	92.9	93.9	93.5	
($KNO_3 + CaCl_2$)	96.7	96.2	96.5	Eine schwache allgemeine Förderung
$KH_2PO_4 + CaCl_2$				
KH_2PO_4	125.6	108.2	112.6	
$CaCl_2$	97.6	92.5	93.6	
Mittelwert	111.6	100.3	103.1	
($KH_2PO_4 + CaCl_2$)	90.3	103.5	100.0	Die positive Wirkung von KH_2PO_4 auf das Stengelwachstum wird durch $CaCl_2$ herabgesetzt
$MgSO_4 + CaCl_2$				
$MgSo_4$	126.3	102.8	108.6	
$CaCl_2$	97.6	92.5	93.6	
Mittelwert	111.9	97.6	101.1	
($MgSO_4 + CaCl_2$)	103.2	109.4	107.8	Hemmung des Stengelwachstums und Förderung des Wurzelwachstums
$KCl + Ca(NO_3)_2$				
KCl	89.4	113.1	106.7	
$Ca(NO_3)_2$	85.2	93.2	90.9	
Mittelwert	87.3	103.1	98.8	
($KCl + Ca(NO_3)_2$)	103.2	103.7	103.6	Förderung des Stengelwachstums
$KNO_3 + Ca(NO_3)_2$				
KNO_3	88.2	95.3	93.5	
$Ca(NO_3)_2$	85.2	93.2	90.9	
Mittelwert	86.7	94.2	92.2	
($KNO_3 + Ca(NO_3)_2$)	96.7	100.0	99.1	Eine allgemeine Förderung
$KH_2PO_4 + Ca(NO_3)_2$				
KH_2PO_4	125.6	108.2	112.6	
$Ca(NO_3)_2$	85.2	93.2	90.9	
Mittelwert	105.4	100.7	101.7	
($KH_2PO_4 + Ca(NO_3)_2$)	96.7	91.5	92.7	Eine allgemeine Hemmung, ähnlich wie bei $KH_2PO_4 + CaCl_2$

Salzkombinationen angetroffen worden, die das Keimlingswachstum hemmen ($KH_2PO_4 + CaCl_2$ und $KH_2PO_4 + Ca(NO_3)_2$).

Die hemmende Wirkung der letztgenannten Salzkombinationen kann vielleicht dadurch erklärt werden, dass hier durch den Ionenaustausch ein schwer dissoziierbares $CaHPO_4$ gebildet wird, wo HPO_4'' ähnlich wie bei K_2HPO_4 (siehe Tabelle 26) keine Förderung des Wachstums in dem Masse wie H_2PO_4' ($= H^{\cdot} + HPO'_4$) hervorrufen kann.

Am stärksten wird das Wachstum der Linsenkeimlinge durch folgende Salzkombinationen gefördert: ($KCl+KH_2PO_4$), ($KCl+MgSO_4$) und ($KCl+CaCl_2$). Wir treffen in diesen Kombinationen überall KCl resp. $K^{\cdot}$ und Cl' im Zusammenhang mit den ziemlich stark fördernd wirkenden $K^{\cdot}+H_2PO_4'$ und $Mg^{\cdot\cdot}+SO_4''$, oder mit dem zweiwertigen Kation $Ca^{\cdot\cdot}$. In den ersten zwei

Tabelle 33.

Lösungen in 0.005 n. K.	Stengel %	Wurzel %	S + W %	Bemerkungen
$MgSO_4 + Ca(NO_3)_2$				
$MgSO_4$	126.3	102.8	108.6	
$Ca(NO_3)_2$	85.2	93.2	90.9	
Mittelwert	105.7	98.0	99.7	
($MgSO_4 + Ca(NO_3)_2$)	103.2	107.7	106.4	Förderung des Wurzelwachstums
$KCl + MgSO_4$				
KCl	89.4	113.1	106.7	
$MgSO_4$	126.3	102.8	108.6	
Mittelwert	107.8	107.9	107.6	
($KCl + MgSO_4$)	119.3	110.6	112.9	Eine allgemeine Förderung
$KNO_3 + MgSO_4$				
KNO_3	88.2	95.3	93.5	
$MgSO_4$	126.3	102.8	108.6	
Mittelwert	107.2	99.0	101.0	
($KNO_3 + MgSO_4$)	106.4	104.3	104.8	Eine schwache Förderung des Wurzelwachstums
$KCl + KNO_3$				
KCl	89.4	113.1	106.7	
KNO_3	88.2	95.3	93.5	
Mittelwert	88.8	104.2	100.1	
($KCl + KNO_3$)	106.4	111.2	109.9	Eine allgemeine Förderung
$KCl + KH_2PO_4$				
KCl	89.4	113.1	106.7	
KH_2PO_4	125.6	108.2	112.6	
Mittelwert	107.5	110.6	109.6	
($KCl + KH_2PO_4$)	122.6	112.1	114.9	Eine allgemeine Förderung

Fällen ist das Stengelwachstum in den Lösungen von Salzkombinationen nicht stärker, sondern etwas schwächer als in den reinen Lösungen von KH_2PO_4 oder $MgSO_4$, wohl aber ist das Wurzel- und das Gesamtwachstum in den Lösungen von Salzkombinationen besser, so dass man doch annehmen könnte, dass das Keimlingswachstum durch die genannten Salzkombinationen im allgemeinen zweckmässiger als durch die einzelnen Salze reguliert und ins Gleichgewicht gebracht wird.

7. Die Wirkung der Salzionen auf das Längenwachstum, Roh- und Trockengewicht der Keimlinge von Triticum vulgare.

Wir haben in der Tabelle 1 gesehen, dass die Salzionen das Längenwachstum und das Roh- und Trockengewicht der Keimlingselemente nicht in gleicher Weise beeinflussen. Die Beziehungen zwischen den Längsmassen und dem Roh- und Trockengewicht (bezw. Wassergehalt) der Keimlinge sowie die Veränderung dieser Grössen durch die Salzionen können uns beim Studium der Wirkung der Salze auf das Plasma als Anhaltspunkte dienen. Darum habe ich zum Schluss noch einige Versuchsserien mit Weizen ausgeführt und hier parallel mit den Längsmassen auch das Roh- und Trockengewicht der Keimlingselemente bestimmt.

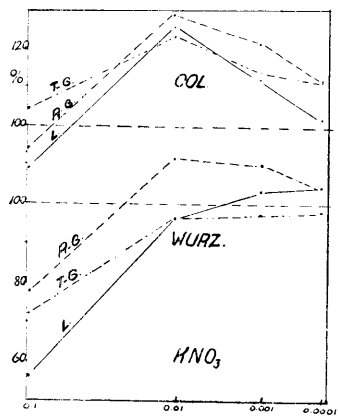


Fig. 73.

Um die Wurzel leichter und möglichst unverletzt aus dem Keimbett auspräparieren zu können, wurde von den Versuchslösungen etwas mehr (15 ccm statt 10 ccm auf je 5 Filtrierpapierscheiben) genommen. Das Rohgewicht der Koleoptile wurde unmittelbar nach dem Abschneiden bestimmt, die Wurzeln dagegen wurden zuerst mit destilliertem Wasser abgespült, in trockenem Filtrierpapier sorgfältig getrocknet und dann erst gewogen.

Weiter wurden die Koleoptile und Wurzeln im Trockenschrank bei 100—110° C 2 Stunden lang bis zum konstanten Gewicht getrocknet und dann das Trockengewicht bestimmt.

Die Versuchsresultate sind in den Tabellen 34 und 35 zusammengefasst: in der Tab. 34 nach den Anionen, in der Tab. 35 nach den Kationen (siehe auch die Figuren 1 und 73—75).

Aus diesen Tabellen sehen wir folgendes:

I. Das Koleoptilwachstum.

1) Alle Grössen (Länge, Roh- und Trockengewicht) werden mit dem Steigen der Salzkonzentrationen herabgesetzt, in niederen Konzentrationen aber meistens gesteigert. Die optimalen Salzkonzentrationen fallen, abgesehen von einem Falle bei K_2SO_4, bei allen Grössen zusammen.

Tabelle 34.

Die Wirkung der Anionen auf das Keimlingswachstum von Triticum vulgare RL. „Rubin" Jõgeva, Ernte 1929. Temp. 19—20° C. Versuchsdauer 24 St. × 6.

Salze	Konz. norm	Koleoptil				Wurzel				Bemerkungen
		Länge %	Rohg. %	Trock. %	T. 100 Rohg.	Länge %	Rohg. %	Trock. %	T. 100 Rohg.	
KCNS	0.1 *	17.4	11.9	23.2	18.6	5.4	11.7	19.6	15.0	* Wurzelwachtum nur in den ersten 3 Tagen
	0.01	58.3	72.5	82.1	11.1	51.5	50.9	69.1	12.1	
	0.001	101.9	104.6	103.3	9.8	90.5	81.7	90.8	9.8	
	0.0001	100.5	94.2	91.2	9.5	98.7	103.0	102.2	8.9	
KCl	0.1	76.9	73.1	87.7	11.8	62.7	76.8	80.0	9.3	
	0.01	103.9	111.6	101.7	8.9	94.9	114.4	107.5	8.7	
	0.001	117.8	125.5	113.5	8.8	118.9	123.2	117.5	8.4	
	0.0001	98.2	98.3	96.5	9.6	106.9	114.3	105.0	8.2	
KBr	0.1	79.8	86.5	101.7	11.5	65.0	61.5	61.9	8.9	
	0.01	110.6	118.6	115.3	9.3	98.6	90.0	91.6	9.1	
	0.001	111.6	114.3	110.9	9.6	107.1	102.7	109.8	9.4	
	0.0001	109.5	105.8	105.4	9.7	100.0	90.2	92.4	9.1	
KNO_3	0.1	89.4	94.6	105.7	10.3	57.1	77.6	72.0	9.2	
	0.01	125.7	128.9	123.4	9.2	96.5	111.7	97.2	8.7	
	0.001	112.3	121.2	116.2	8.9	103.3	110.5	97.7	8.8	
	0.0001	102.5	112.3	112.2	9.2	104.9	104.7	98.1	9.3	
K_2SO_4	0.1	84.0	77.2	79.8	10.3	51.9	51.5	61.5	11.3	
	0.01	101.8	100.7	109.8	10.6	90.5	77.7	88.5	10.8	
	0.001	112.3	103.5	100.6	9.7	117.7	105.3	110.0	10.0	
	0.0001	104.9	97.6	97.9	9.8	101.4	100.7	103.8	10.1	
KH_2PO_4	0.1	99.1	99.8	102.4	10.1	70.7	80.7	90.3	10.0	
	0.01	112.7	108.9	104.5	9.4	93.1	90.0	97.6	8.9	
	0.001	109.2	106.3	100.0	9.2	104.1	113.2	114.3	9.0	
	0.0001	107.9	101.3	95.0	9.2	100.3	98.9	105.9	9.4	
Aq. dest. (der Mittelwert aus allen Kontrollv.)		100.0 7.8 cm	100.0 908 mg	100.0 89 mg	9.8	100.0 38.7 cm	100.0 685 mg	100.0 61.2 mg	8.9	
Leitungsw.		98.2	107.6	98.1	9.0	102.8	107.8	104.3	8.6	
Knop. N. L. 1/1		118.9	127.2	109.1	8.6	78.4	91.2	85.7	8.3	
Knop. N. L. 1/2		120.7	127.0	109.2	8.6	86.6	98.6	104.4	9.5	

2) Das Rohgewicht ist in stärkeren Konzentrationen von Salzlösungen (0.1 n.) relativ etwas kleiner, in mässigen aber meistens grösser als die entsprechenden Längsmasse (eine Ausnahme bilden KBr und KNO_3 in 0.1 n. K.). Daraus muss man schliessen, dass in stärkeren Salzkonzentrationen der Wassergehalt der Koleoptilzellen etwas mehr als das Wachstum herabgesetzt, in mässigen aber gesteigert wird. Im Zusammenhang damit

Tabelle 35.

Die Wirkung der Kationen auf das Keimlingswachstum von Triticum vulgare RL. „Rubin" Jõgeva, Ernte 1929. Temp. 19—20° C. Versuchsdauer 24 St. × 6.

Salze	Konz. norm.	Koleoptil				Wurzel				Bemerkungen
		Länge %	Rohg. %	Trock. %	T. 100 R.	Länge %	Rohg. %	Trock. %	T. 100 R.	
LiCl	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	Keine Keimung
	0.01	87.2	83.4	87.9	10.3	35 5	35.4	55.9	14.1	
	0.001	103.8	112.0	100.0	8.7	97.6	102.5	110.1	9.6	
	0.0001	101.3	105.1	90.8	8.4	100.2	96.2	96.6	9.3	
NH_4Cl	0.1	67.7	54.5	63.5	11.4	40.4	44.2	70.1	14.0	
	0.01	95.8	97.3	98.3	11.1	58.9	63.9	86.0	11.9	
	0.001	103.4	108.5	106.9	9.7	107.0	96.0	116.6	10.8	
	0.0001	101.6	98.8	97.5	9.6	104.0	91.5	110.0	10.6	
KCl	0.1	76.9	73.1	87.7	11.8	62.7	76.8	80.0	9.3	
	0.01	103.9	111.6	101.7	8.9	94.9	114.4	107.5	8.7	
	0.001	117.8	125.5	113.5	8.8	118.9	123.2	117.5	8.4	
	0.0001	97.2	98.3	96.5	9.6	106.9	114.3	105.0	8.2	
$MgCl_2$	0.1	72.2	67.7	87.3	10.8	29.0	38.2	58.3	12.4	
	0.01	95.8	101.8	91.2	7.6	95.4	88.2	102.0	11.3	
	0.001	103.8	111.9	97.8	8.5	109.8	96.1	106.1	10.5	
	0.0001	99.8	98.9	97.8	9.7	105.4	98.7	104.4	9.3	
$CaCl_2$	0.1	66.6	65.5	72.4	10.8	52.7	67.1	71.2	9.5	
	0.01	96.1	100.5	91.4	8.8	92.7	99.3	108.4	9.8	
	0.001	102.5	106.7	98.8	9.0	105.1	102.7	103.4	9.0	
	0.0001	100.0	99.3	95.0	9.3	93.3	92.5	91.5	8.9	
BaI_2	0.1*	7.9	5.3	13.8	26.0	5.9	14.9	32.4	19.8	*Keimlinge sehr schwach, doch am Leben
	0.01	73.7	69.9	79.3	10.8	65.6	69.4	76.2	10.4	
	0.001	94.5	81.2	85.9	9.8	96.0	95.9	88.4	8.0	
	0.0001	98.9	96.9	95.3	9.6	101.7	106.3	94.5	7.9	
Aq. dest.		100.0	100.0	100.0	9.8	100.0	100.0	100.0	8.9	

ist das Trockengewicht im ersteren Falle relativ etwas grösser, im letzteren aber kleiner als die entsprechenden Längsmasse. In der Tat ergibt sich dies auch aus den Zahlen der fünften Spalte.

Nur in K_2SO_4-, KH_2PO_4- und $BaCl_2$-Lösungen ist das Rohgewicht (resp. der Wassergehalt) in allen Konzentrationen relativ kleiner als die entsprechenden Längsmasse.

3) In allen Fällen, wo das Koleoptilwachstum die Kontrollwerte merklich überstiegen hat, ist der Trockengewichtprozentsatz — auf das Rohgewicht berechnet (die Angaben der sechsten Spalte) — etwas kleiner als derjenige der Kontrolle (8.9), so z. B. in 0.01—0.001 norm. K. von LiCl, KCl, $MgCl_2$ und KNO_3.

Nach diesen Prozentzahlen des Trockengewichtes können wir im Zusammenhang mit den Angaben der 4. und 5. Spalte der Tabelle auf die Beeinflussung des Wassergehaltes der betreffenden Pflanzenorgane (resp. der Quellung der Plasmakolloide) durch die Salzkonzentrationen schliessen.

Nach den Trockengewichtprozentsätzen ist die Wirkung der Salzionen auf den Wassergehalt der Weizenkoleoptile folgende.

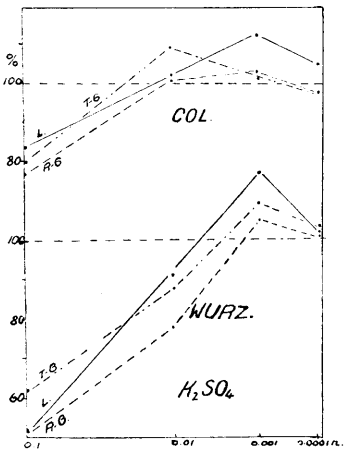


Fig. 74.

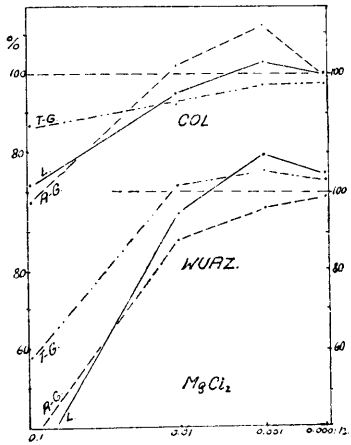


Fig. 75.

Anionenwirkung:

In 0.1 norm. K.: KCNS 18.6, KCl 11.8, KBr 11.5, KNO_3 10.3, K_2SO_4 10.3, KH_2PO_4 10.1.
Folglich wird der Wassergehalt, resp. die Quellung der Zellkolloide, nach folgender Anionenreihe beeinflusst: $H_2PO_4 > SO_4$, $NO_3 > Br > Cl > CNS$.

In 0.01 norm K.: KCNS 11.1, K_2SO_4 10.6, KH_2PO_4 9.4, KBr 9.3, KNO_3 9.2, KCl 8.9.
Die Wirkungsreihe der Anionen bei der Plasmaquellung ist also folgende: $Cl > NO_3 > Br > H_2PO_4 > SO_4 > CNS$.

In 0.001 norm. K.: K_2SO_4 10.6, KCNS 9.8, KBr 9.6, KH_2PO_4 9.2, KNO_3 8.9, KCl 8.8.
Die Anionen wirken auf die Plasmaquellung folgendermassen: $Cl > NO_3 > H_2PO_4 > Br > CNS > SO_4$.

In 0.0001 norm. K.: K_2SO_4 9.8, KBr 9.7, KCl 9.6, KCNS 9.5, KH_2PO_4 9.2, KNO_3 9.2.
Der Wassergehalt der Koleoptile wird nach der Anionenreihe NO_3, H_2PO_4 > CNS > Cl > Br > SO_4 gesteigert.

Wir sehen also, dass in 0.1 norm. K. die Neutralsalze den Wassergehalt der Koleoptile der Weizenkeimlinge nach der lyotropen Reihe der Anionen herabsetzen oder nach der umgekehrten lyotropen Reihe steigern, resp. die Quellung der Plasmakolloide fördern. In den anderen Konzentrationen wird diese Reihenfolge der Anionen aber nicht mehr beibehalten. Daraus folgt, dass bei der Beeinflussung der Zellkolloide durch die Neutralsalze die Anionenwirkung von den Salzkonzentrationen abhängt.

Kationenwirkung:

n 0.1 norm. K.: LiCl 0, $BaCl_2$ 26.0, KCl 11.8, NH_4Cl 11.4, $MgCl_2$ 10.8, $CaCl_2$ 10.8.
Die Wirkungsreihe der Kationen auf den Wassergehalt der Koleoptile: Ca, Mg > NH_4 > K > Ba > Li.

In 0.01 norm. K.: NH_4Cl 11.1, $BaCl_2$ 10.8, LiCl 10.3, KCl 8.9, $CaCl_2$ 8.8, $MgCl_2$ 7.6.
Die Quellungswassermenge der Zellkolloide wird gesteigert nach der Kationenreihe: Mg > Ca > K > Li > Ba > NH_4.

In 0.001 norm. K.: $BaCl_2$ 9.8, NH_4Cl 9.7, $CaCl_2$ 9.0, KCl 8.8, LiCl 8.7, $MgCl_2$ 8.5.
Der Wassergehalt der Koleoptile steigt nach der Kationenreihe: Mg > Li > K > Ca > NH_4 > Ba.

In 0.0001 norm. K.: $MgCl_2$ 9.7, $BaCl_2$ 9.6, KCl 9.6, NH_4Cl 9.6, $CaCl_2$ 9.3, $LiCl_2$ 8.4.
Hier sind die Unterschiede zu klein.

Aus diesen Ionenreihen ersehen wir, dass in höheren Konzentrationen Mg-, K- und Ca-Ionen den Wassergehalt der Koleoptilzellen der Weizenkeimlinge am wenigsten, $Li^{\cdot}$, $NH_4^{\cdot}$ und $Ba^{\cdot\cdot}$ dagegen am stärksten herabsetzen. Wie aus den vorigen

Versuchsanalysen hervorgeht und besonders in Fig. 47—48 und 52—54 zu sehen ist, setzen die erstgenannten Ionen ($Mg^{\cdot\cdot}$, $K^{\cdot}$ und $Ca^{\cdot\cdot}$) in höheren Konzentrationen auch das Keimlingswachstum von Avena und Triticum am wenigsten, die letztgenannte Ionengruppe ($Li^{\cdot}$, $NH_4^{\cdot}$ und $Ba^{\cdot\cdot}$) dagegen am stärksten herab. Das alles beweist nur, dass die Salzwirkung mit der Wasserversorgung resp. mit der Quellung der Zellkolloide in Zusammenhang steht. In niederen Konzentrationen verändern sich die Stellungen der Ionen in den Wirkungsreihen bei der Wachstums- und Wasserregulierung ebenfalls ziemlich ähnlich: die Li-, NH_4- und Ba-Ionen stehen in niederen Konzentrationen nicht mehr am Ende der Quellungsreihe und fördern in diesen Konzentrationen, wie wir aus den Tab. 14—16, 18—20 und 25 sehen können, auch das Koleoptilwachstum verhältnismässig stark.

Aus diesen Gegenüberstellungen geht hervor, wie stark die Kationenwirkung von der Konzentration der Salze beeinflusst wird.

4) Das Rohgewicht der Koleoptile ist im Leitungswasser etwas grösser, alle anderen Grössen aber kleiner als in destilliertem Wasser. Die Koleoptilzellen sind im Leitungswasser wasserreicher als in destilliertem Wasser.

5) In Knopscher Nährlösung ist der Wassergehalt der Koleoptile bedeutend grösser als in destilliertem Wasser, was man aus dem Rohgewicht und dem Trockengewichtprozentsatz ersehen kann. Bemerkenswert ist hier noch, dass die Konzentration der Knopschen N. L. in den Intervallen $^1/_1$ und $^1/_2$ fast keinen Einfluss auf das Koleoptilwachstum ausübt.

II. Das Wurzelwachstum.

1) Auch bei den Wurzeln wird das Längenwachstum, das Roh- und Trockengewicht durch höhere Salzkonzentrationen herabgesetzt und durch mässige (optimale) Konzentrationen gesteigert, wobei die optimalen Salzkonzentrationen für alle Grössen dieselben sind. Die optimalen Konzentrationen für das Koleoptil- und Wurzelwachstum fallen jedoch bei KCNS, KBr, KNO_3, KH_2PO_4 nicht zusammen.

2) Das Rohgewicht der Wurzeln ist in mässigen und niederen Konzentrationen nur bei einzelnen Salzen relativ grösser als die entsprechenden Längsmasse (KCl, KNO_3, KH_2PO_4 0.001 n., $CaCl_2$ 0.1—0.01 n., $BaCl_2$), in den meisten Fällen aber kleiner

oder ± ebenso gross wie die Längsmasse. Im Zusammenhang damit sind die Trockengewichtprozentsätze (zehnte Spalte) grösser als diejenigen der Kontrolle.

3) Das Trockengewicht ist in den meisten Fällen in stärkeren Konzentrationen (0.1—0.001 n.) relativ grösser, in niederen aber etwas kleiner als die entsprechenden Längsmasse (z. B. bei KCl, LiCl, $MgCl_2$, $CaCl_2$, $BaCl_2$, KNO_3, K_2SO_4), und nur bei KCNS und KH_2PO_4 in allen verwendeten Konzentrationen stets etwas grösser. Es wiederholt sich also in diesem Falle bei den Wurzeln alles das, was wir bei den Koleoptilen gesehen haben.

4) Die absoluten Prozentwerte des Trockengewichts unterscheiden sich bei den Wurzeln verhältnismässig wenig von denjenigen der Koleoptile; sie sind aber, abgesehen von ganz vereinzelten Fällen (KCl 0.01—0.0001 n., KNO_3 0.001—0.0001 n., $BaCl_2$ 0.001—0.0001 n.), stets grösser als der Kontrollwert 8.9. Der Grund dieser Erscheinung kann darin bestehen, dass die Salzionen die Bildung von organischen Verbindungen in den Wurzelzellen begünstigen, wodurch die Trockengewichtprozentsätze grösser sind als in destilliertem Wasser.

5) Die Wirkung der Ionen auf die Bildung von Trockensubstanz in den Wurzelzellen nach den Angaben der zehnten Spalte der Tabellen 34 und 35.

Anionenwirkung:

In 0.1 n. K.: KCNS 15.0, K_2SO_4 11.3, KH_2PO_4 10.0, KCl 9.3, KNO_3 9.2, KBr 8.9.
Der Wassergehalt der Wurzelzellen nimmt nach der folgenden Anionenreihe zu: $Br > NO_3 > Cl > H_2PO_4 > SO_4 > CNS$.

In 0.01 n. K.: KCNS 12.1, K_2SO_4 10.8, KBr 9.1, KH_2PO_4 8.9, KNO_3 8.7, KCl 8.7.
Die Menge des Quellungswassers der Wurzelzellen nimmt zu: $Cl, NO_3 > H_2PO_4 > Br > SO_4 > CNS$.

In 0.001 n. K.: K_2SO_4 10.0, KCNS 9.8. KBr 9.4, KH_2PO_4 9.0, KNO_3 8.8, KCl 8.4.
Die Wirkungsreihe der Anionen hinsichtlich des Wassergehalts der Wurzeln ist: $Cl > NO_3 > H_2PO_4 > Br > CNS > SO_4$.

In 0.0001 n. K.: K_2SO_4 10.0, KH_2PO_4 9.4, KNO_3 9.3, KBr 9.1, KCNS 8.9, KCl 8.2; die Plasmaquellung der Wurzelzellen wird nach folgender Anionenreihe gesteigert: $Cl > CNS > Br > NO_3 > H_2PO_4 > SO_4$.

Wir sehen aus diesen Angaben, dass der Wassergehalt der Wurzeln in allen Salzkonzentrationen durch Cl- und NO_3-Ionen weniger als durch H_2PO_4- und SO_4-Ionen herabgesetzt wird und dass die Wirkungsreihe der Anionen in dieser Hinsicht in allen Konzentrationen der lyotropen Reihe ziemlich nahe kommt. Nur die Stellung des CNS-Ions in stärkeren Konzentrationen ist eine stark abweichende; auch hat das Br-Ion keinen festen Platz in diesen Reihen.

Kationenwirkung.

In 0.1 n. K.: LiCl 0, $BaCl_2$ 19.8, NH_4Cl 14.0, $MgCl_2$ 12.4, $CaCl_2$ 9.5, KBl 9.3.
Die Wirkungsreihe der Kationen nach dem Wassergehalt der Wurzeln ist: $K > Ca > Mg > NH_4 > Ba > Li$.

In 0.01 n. K: LiCl 14.1, NH_4Cl 11.9, $MgCl_2$ 11.3, $BaCl_2$ 10.4, $CaCl_2$ 9.8, KCl 8.7
Der Wassergehalt der Wurzeln wird nach folgender Ionenreihe gesteigert: $K > Ca > Ba > Mg > NH_4 > Li$.

In 0.001 n. K.: NH_4Cl 10.8, $MgCl_2$ 10.5, LiCl 9.6, $CaCl_2$ 9.0, KCl 8.4, $BaCl_2$ 8.0; somit lautet die Wirkungsreihe der Kationen nach der Beeinflussung des Wassergehaltes der Wurzelzellen: $Ba > K > Ca > Li > Mg > NH_4$.

In 0.0001 n. K.: NH_4Cl 10.6, LiCl 9.3, $MgCl_2$ 9.3, $CaCl_2$ 8.9, KCl 8.2, $BaCl_2$ 7.9.
Nach dem Wassergehalt der Wurzeln lautet die Wirkungsreihe der Kationen: $Ba > K > Ca > Mg$, $Li > NH_4$.

Aus diesen Ionenreihen geht hervor, dass NH_4- und Li-Ionen den Wassergehalt der Wurzeln am meisten, K und Ca aber am wenigsten herabsetzen. Die Stellung der Ba- und Mg-Ionen in den Reihen hängt stark von der Konzentration der Salzlösung ab, welche Erscheinung wir auch bei Quellungsversuchen mit Linsensamen beobachtet haben (Fig. 3).

6) In Leitungswasser ist das Rohgewicht und der Wassergehalt der Wurzel etwas grösser als in destilliertem Wasser.

In Knopscher Nährlösung $^1/_1$ sind alle Masse — die Länge, das Roh- und das Trockengewicht — bedeutend kleiner als in destilliertem Wasser, welche Erscheinung mit der für das Weizenwurzelwachstum zu hohen Salzkonzentration in dieser Lösung in Zusammenhang steht; denn in der Knopschen N. L. $^1/_2$ übersteigt das Trockengewicht der Wurzel relativ das Rohgewicht und das Längsmass stark. Aus diesem Falle geht deutlich hervor, dass die zu starken Salzkonzentrationen den Wassergehalt und im Zusammenhang damit das Längenwachstum der Wurzel herabsetzen und dass die günstigen Salzkonzentrationen nicht nur eine Steigerung des Wassergehalts, sondern auch eine solche der absoluten Menge der Trockensubstanz in den Wurzeln hervorrufen.

Diskussion der Versuchsergebnisse.

I. Die Wirkung der Salzionen auf das Keimen von Samen.

Die Quellung der Reservestoffe in Samen ist ein Wasserversorgungsakt und muss demnach für das Aufkeimen der Samen von Bedeutung sein. Unsere Quellungsversuche mit Linsensamen und Getreidekörnern haben gezeigt, dass alle Salze in den verwendeten Konzentrationen (0.1—0.0001 n.) die Quellungswassermenge in den Samen herabsetzen und dass diese Wassermenge mit dem Steigen der Salzkonzentration stets abnimmt. Weiter haben wir gesehen, dass Neutralsalze die Menge des Quellungswassers in proteinhaltigen Linsensamen viel stärker als in stärkehaltigen Getreidekörnern vermindern. Danach wäre zu erwarten, dass alle Salze in den verwendeten Konzentrationen ebenfalls das Aufkeimen der Samen zurückhalten.

Unsere Spezialversuche jedoch haben in bezug auf die Aufkeimung der Samen folgendes gezeigt (als Kriterium der Aufkeimung wurde der Moment des Durchbrechens der Samenschale duch die Koleorrhiza angenommen):

Das Aufkeimen der Samen wird in 0.1 n. K. meistens schwach verlangsamt; in einzelnen Salzlösungen (hauptsächlich solchen der Li-Salze und in NH_4CNS bei Linsen) wurde das Zellplasma in den Keimlingsanlagen abgetötet, so dass ein Aufkei-

men überhaupt nicht mehr zustande kam. In den meisten Fällen sind die Samen aber auch in solchen 0.1 n. Salzlösungen, wo die Keimlinge später umgekommen sind, so z. B. in den meisten Rhodanidlösungen und in LiCl bei Avena, fast ebenso schnell wie in destilliertem Wasser aufgekeimt.

Die niederen Salzkonzentrationen haben die Geschwindigkeit des Aufkeimens kaum verändert, und das Durchbrechen der Samenschale durch die Koleorrhiza wurde ebenso in destilliertem Wasser wie in Salzlösungen zu ± gleicher Zeit beobachtet. Eine Beschleunigung des Aufkeimens von Weizenkörnern wurde nur einmal in 0.1 n. Na_2HPO_4-Lösung festgestellt. Diese schwache Wirkung der Neutralsalze auf die Keimung der Samen deutet darauf hin, dass das Aufkeimen der Samen nicht direkt von der Quellungswassermenge in den Samen abhängt.

Wie gezeigt, ist die Samenschale in der Nähe der Keimlingsanlage für das Wasser und die Salzionen leichter durchdringbar als an anderen Stellen der Samen. Wenn also die Salzionen und das Wasser die Samenschale in der Nähe der Keimlinge leicht passieren oder durch die Mikropyle ungehindert eindringen können, dann werden die Keimlingszellen direkt von ihnen beeinflusst und das Quellungswasser der Reservestoffe hat in diesem Falle für die Aufkeimung kaum eine Bedeutung.

Es ist aber von verschiedenen Forschern gezeigt worden, dass Salzionen die Aufkeimung der Samen beschleunigen (stimulieren). Eine solche Salzwirkung ist ja möglich, kann aber bei schnellkeimenden Samen, um die es sich hier handelt, kaum beobachtet werden. Andererseits ist von Niethammer, Hassebrauk und anderen festgestellt worden, dass die stimulierende Wirkung der Salze und anderer Chemikalien bei solchen Samen, welche sich im Nachruhezustande befinden oder welche ihre Keimkraft schon zum Teil verloren haben, deutlicher als bei normalkeimenden Samen zum Ausdruck kommt.

Daraus folgt:

1) Die Aufkeimung der Getreide- und Linsensamen wird nicht von der Quellungswassermenge der Reservestoffe, sondern direkt von den durch die Samenschale und die Mikropyle in die Samen eingedrungenen Lösungen beeinflusst.

2) Die Aufkeimungsgeschwindigkeit der Getreide- und Linsensamen wird von stärkeren Kon-

zentrationen der Neutralsalze herabgesetzt; von schwächeren Salzkonzentrationen werden diese schnellkeimenden Samen nicht merklich beeinflusst. Eine Stimulation der Keimung bei Getreidekörnern und Linsensamen wird durch Neutralsalze nicht hervorgerufen.

II. Die Regulierung des Quellungswassers in Keimlingszellen durch die Salzionen in bezug auf ihre Abhängigkeit von den Konzentrationen.

Nachdem die Samenschale von der Koleorrhiza durchbrochen ist, tauchen sich die Keimlingswurzeln direkt in die Salzlösungen ein. Jetzt wird das Keimlingswachstum einerseits von der Wasserversorgung der lebenden Zellen, andererseits von der Mobilisierung der Reservestoffe abhängen. Beide Prozesse werden durch die Salzionen in Abhängigkeit von deren Konzentration mehr oder weniger stark beeinflusst.

Aus den Tabellen 34 und 35 haben wir ersehen, dass die Keimlinge in optimalen Wachstumszuständen in verschiedenen Salzlösungen stets wasserreicher, in gehemmtem Zustande aber wasserärmer sind als in destilliertem Wasser. Nicht nur brauchen die lebhaft wachsenden Zellen mehr Wasser zur Bildung der neuen Plasmamassen, sondern es ist auch eine jede solche Zelle resp. Organ schon an sich wasserreicher, wie wir aus den Beziehungen zwischen dem Roh- und dem Trockengewicht bei Koleoptilen und Wurzeln des Weizens gesehen haben. In optimalem Wachstumszustande sind also die Zellkolloide wasserreicher, resp. stärker angequollen, in gehemmtem Zustande — wasserärmer, resp. weniger angequollen. Demnach muss die Quellung der Plasmakolloide, wie auch der Zellwandkolloide, von stärkeren Salzkonzentrationen herabgesetzt, von schwächeren aber gesteigert werden. Eine solche Wirkung der Neutralsalze auf das Quellen der Gelatine ist neuerdings auch von Künzel (1928) festgestellt worden.

Die die Quellung aufhebende Wirkung der Salze ist aber nicht nur von der Konzentration, sondern auch (wie von verschiedenen Autoren: Hofmeister, Pauli, Porges und Neubauer, Ruhland, Kaho u. a. gezeigt worden ist) von den spezifischen Eigenschaften der An- und Kationen abhängig, was an den Wirkungsreihen der An-

und Kationen bei Weizenkeimlingen ebenfalls zu sehen ist. Der Wassergehalt resp. die Quellung der Zellkolloide wird in Weizenkeimlingen nach der lyotropen Reihenfolge der Anionen reguliert; nach der Stärke der Herabsetzung der Quellungswassermenge ordnen sich die Anionen nach der lyotropen Reihe, wobei die Stellung des CNS- und des Br-Ions von den Salzkonzentrationen stark beeinflusst wird. In 0.1 n. K. wird die Quellungswassermenge durch $Li^{\cdot}$, $NH_4^{\cdot}$ und $Ba^{\cdot\cdot}$ am stärksten, durch $K^{\cdot}$ und $Mg^{\cdot\cdot}$ am schwächsten herabgesetzt. Hier kommt wieder ein Parallelismus in der Wirkung der Salze auf das Quellen der Linsensamen und der Zellkolloide zum Ausdruck. Parallel mit der Herabsetzung des Wassergehalts zeigt sich eine Hemmung des Längenwachstums der Keimlinge.

In mässigen und niederen Konzentrationen wird die Quellung der Zellkolloide durch die Salzionen begünstigt; am stärksten quellungfördernd wirken von den Anionen Cl und NO_3 auf die Koleoptil- und Wurzelzellen, von den Kationen — K, Mg und Li auf die Koleoptil-, K und Ba auf die Wurzelzellen. Die Wirkung des Ca-Ions auf das Quellen der Linsensamen ist hier verschieden von seiner Wirkung auf die Zellkolloide.

Mit der Quellung der Plasmakolloide sind aber auch die Veränderungen der Viskosität, Dispersität, Permeabilität und des osmotischen Druckes des Plasmas verbunden. Alle diese Eigenschaften des Plasmas, ebenso wie die Ionisation, werden durch die Salzionen in Abhängigkeit von deren Konzentration beeinflusst, so dass das Keimlingswachstum nicht nur durch die Quellung und den Wassergehalt der Plasmakolloide bedingt wird. Unsere Versuche sind jedoch keineswegs zur Klärung dieser Fragen ausgeführt worden.

Kurz gefasst:

1. Der Wassergehalt der Keimlingselemente wird von höheren Salzkonzentrationen herabgesetzt, von mässigen und niederen Konzentrationen aber gesteigert.

2. Die Förderung des Keimlingswachstums durch die Salzionen fällt mit dem grösseren Wassergehalt der Keimlingselemente, resp. mit der stärkeren Quellung, die Hemmung — mit dem Rückgang der Quellung der Zellkolloide zusammen.

3. Bei der Quellung der Zellkolloide und ihrem Rückgang spielen die Salzkonzentrationen und die An- und Kationen der Salze eine entscheidende Rolle.

III. Die Wirkung der Neutralsalze auf die H-Ionenkonzentration der Versuchslösungen.

Welche Rolle die H- und OH-Ionen im Pflanzenleben spielen, darüber ist in einem der vorigen Abschnitte schon gesprochen worden. Wir haben gesehen, dass alle die kleinen Veränderungen der pH-Werte, die durch Salzionen in Lösungen verursacht wurden, recht bald (schon nach 3—4 Tagen) durch die Ausscheidungen der Keimlingswurzeln ausgeglichen worden waren und somit für das Keimlingswachstum von keiner Bedeutung sind.

Bei der Erörterung der Frage der H-Ionenkonzentration in den Versuchslösungen muss man aber noch eine andere Erscheinung erwähnen, welche in unseren Versuchen hervorgetreten ist und mit den Befunden der anderen Autoren nicht ganz übereinstimmt. Es handelt sich um eine längst bekannte Tatsache, welche besonders von Prianischnikow und seinen Schülern, neuerdings aber von Mevius und Engel untersucht worden ist, nämlich darum, dass die NH_4-Ionen schneller als die Anionen aus den NH_4-Salzlösungen durch das Plasma in die Zellen eindringen und diese Lösungen durch die zurückgebliebenen Anionen sauer werden. Als ich die physiologische Azidität der NH_4-Salzlösungen bei meinen Versuchen feststellen wollte, fand ich stets, dass die Reaktion dieser Salzlösungen in kleineren Konzentrationen (von 0.01 n. an) ebenso wie diejenige der anderen Salzlösungen nach 3 Tagen neutral bis schwach alkalisch geworden war, also keine Anhäufung von Anionen gezeigt hatte. Nur in 0.1 n. $(NH_4)_2SO_4$-Lösung konnte eine Ansäuerung festgestellt werden.

Die folgende Tabelle 36 wird die Veränderung der pH-Werte der NH_4-Salzlösungen zeigen.

Wir ersehen aus dieser Tabelle, dass die H-Ionenkonzentration nur in 0.1 n. Lösung von $(NH_4)_2SO_4$ bei Triticum gestiegen, in den anderen NH_4-Salzlösungen aber gefallen ist. Bei Linsenkeimlingen stehen die pH-Werte in allen Fällen über 7.0.

Tabelle 36.

Veränderung der pH-Werte in NH_4-Salzlösungen.

Salzlösungen	Konz.	pH am Anfang der Versuche	pH nach 7 Tagen		Bemerkungen
			Triticum	Lens	
NH_4CNS	1.001	5.9	7.3	7.5	
NH_4NO_3	1.0	6.2	7.1*	7.2*	*Wurzelwachstum stark
	0.001	5.9	7.2	7.5	gehemmt
NH_4Cl	0.1	6.2	6.8**	7.1**	**Wurzelwachstum stark
	0.001	5.9	7.3	7.5	gehemmt
$(HH_4)_2SO_4$	0.1	6.4	5.4***	7.0***	***Wurzelwachstum ge-
	0.001	6.0	7.2	7.5	hemmt

Daraus darf man jedoch nicht schliessen, dass eine ungleiche Ionenaufnahme aus den NH_4-Salzlösungen überhaupt nicht stattfindet. Im Gegenteil — das Fallen der pH-Werte in 0.1 n. K. von $(NH_4)_2SO_4$ und die etwas kleineren pH-Werte in 0.1 n. Lösungen der anderen Salze deuten gerade darauf hin, dass am Anfang der Versuche eine schnellere Permeation des NH_4-Ions in die Wurzelzellen zustandekommt und dass diese Ungleichheit der Ionen in den Versuchslösungen erst später ausgeglichen wird. Man kann sich den Vorgang aber auch so vorstellen, dass in schwächeren Salzkonzentrationen das Eindringen der NH_4-Ionen bald zum Stillstand kommt und nach einiger Zeit von den Anionen eingeholt wird, wodurch die Reaktion der Salzlösungen wieder fast neutral oder schwach alkalisch werden kann. Nach Janse konnte zu dem gleichen Resultate auch die „Extrapermeabilität" von anderen aus den Samen oder Wurzelzellen ausdiffundierenden Kationen führen, eine Erscheinung, die von Pantanelli bestätigt worden ist. Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, dass die kleinen Lösungsmengen und die gute Aeration im gegebenen Falle irgendwie den Vorgang beeinflusst haben.

Was die pH-Werte der Monophosphate (KH_2PO_4, NaH_2PO_4, $NH_4H_2PO_4$ und $Ca(H_2PO_4)_2$) anbetrifft, so wurde eine Steigerung der H-Ionenkonzentrationen in diesen Salzlösungen nicht beobachtet; wohl aber sind die pH-Werte dieser Versuchslösungen nach 7 Tagen etwas niedriger (in 0.1 n. K. pH 6.6—7.0, in 0.01 n. K. 6.8—7.3) als in den anderen Salzlösungen gefunden worden.

IV. Die Wirkung der Neutralsalze auf die Tätigkeit der stärkespaltenden Enzyme.

Unsere Versuche im Reagenzglase haben gezeigt, dass die Neutralsalze die Tätigkeit der Diastase stark beeinflussen. Die Verflüssigung von Stärke durch die Diastase wird von Chloriden, Bromiden, Nitraten und Rhodaniden in 0.05—0.00005 n. K. begünstigt, von Sulfaten und Phosphaten in stärkeren Konzentrationen herabgesetzt. Die Salzkonzentrationen spielen dabei eine grosse Rolle, denn die Wirkungslinien verlaufen kurvenförmig. Am stärksten wird die Wirkung von Sulfaten und Phosphaten durch die Salzkonzentration beeinflusst: in schwächeren Konzentrationen wirken sie fördernd, in stärkeren aber hemmend. Bei der Förderung der Diastasetätigkeit wirken die Neutralsalze nach der Anionenreihe: Br, $Cl > NO_3 > CNS > H_2PO_4$, SO_4. Diese Ionenreihe ist sehr eigenartig und entspricht einer gebrochenen lyotropen Anionenreihe: Br, $Cl > NO_3 > CNS \leftarrow | \rightarrow H_2PO_4$, SO_4, wo merkwürdigerweise das am stärksten hydratisierend wirkende CNS-Ion neben den dehydratisierenden H_2PO_4- und SO_4-Ionen steht. Es ist ziemlich schwer, für diese eigenartige Ionenreihe eine befriedigende Erklärung zu finden. Nach Fodor sind die fermentativen Vorgänge als kolloidchemische Prozesse anzusehen, welche durch den Dispersitätsgrad des Mediums und den Hydratationsgrad der beteiligten Substanzen bestimmt werden. Damit ist für den günstigen Verlauf dieser Prozesse eine optimale Hydratation der Kolloide erforderlich. Einen solchen kolloidalen Zustand können die zu stark hydratisierend oder dehydratisierend wirkenden Ionen kaum herbeiführen. Diese Ionen können infolgedessen aber auch die Enzymtätigkeit nicht besonders günstig beeinflussen. Bei geeigneten Konzentrationen (niederen) können diese Ionen die Enzymtätigkeit allerdings begünstigen. Die Anionen aus der Mitte der lyotropen Reihe — also Br′ und Cl′ — können in obenerwähntem Sinne bedeutend besser als die Endionen dieser Reihe auf die Enzymtätigkeit wirken. Dass die Chloride die Tätigkeit der Diastase am stärksten begünstigen, ist von anderen Forschern ebenfalls festgestellt worden. In unseren Versuchen ist nur eine ebenso starke, in einigen Konzentrationen sogar eine etwas stärkere Wirkung des Bromions zutage getreten.

In der Wirkung der Neutralsalze auf den Verzuckerungsprozess von Stärke kommt die lyotrope Reihe der Anionen gut zum Ausdruck. (Die angegebenen Zeitwerte entsprechen bei den Rhodaniden, wie bei den Versuchsanalysen bemerkt wurde, nicht der Wirklichkeit, so dass die Stellung des Rhodanions in der Reihe beim Verzuckerungsvorgang unsicher bleibt.) Die Enzymtätigkeit in dieser Richtung wird auch von Sulfaten und Phosphaten der Alkalimetalle und ausserdem von allen Erdalkalisalzen in 0.05 n. K. herabgesetzt und von Chloriden, Bromiden und Nitraten der Alkalisalze begünstigt.

Die Wirkung der Neutralsalze auf die Tätigkeit der Diastase beim Abbau von Amylum tritici im Reagenzglas und von Reservestärke in Weizenkörnern stimmt aber nicht ganz überein. Wir haben in der Tabelle 13 a-b gesehen, dass alle Salze in 0.1 n. K. den Stärkeabbau in Weizenkörnern herabsetzen, und haben diese Erscheinung mit dem gehemmten Zustande der Weizenkeimlinge in diesen zu hohen Salzkonzentrationen und mit einem beschränkten Verbrauch der Spaltungsprodukte von Endospermstärke in Zusammenhang gebracht. Auch die Hemmung der Diastasetätigkeit durch $BaCl_2$ (fast in allen Konzentrationen!) lässt sich ebenso erklären, weil $BaCl_2$ in höheren Konzentrationen stark giftig wirkt und das Keimlingswachstum noch in niederen Konzentrationen hemmt. Die fördernde Wirkung der Neutralsalze in mässigen und niederen Konzentrationen sowohl im Reagenzglas als in Weizenkörnern deutet auf eine allgemeine günstige Hydratation der Stärkekolloide hin, welche hier durch die Salzionen hervorgerufen wird; hierdurch wird die Stärke leichter von der Diastase ergriffen und abgebaut. Je schneller aber die Stärke in den Körnern aufgelöst und je mehr vom Abbauprodukt den Keimlingen zugeführt wird, um so schneller können diese weiterwachsen. Wir haben gesehen, dass Chloride und Nitrate die Stärkehydrolyse am meisten beschleunigt haben; von diesen Salzen wird aber in entsprechenden Konzentrationen auch das Keimlingswachstum (besonders das Koleoptilwachstum) am stärksten gefördert. Damit kann im gegebenen Falle das optimale Wachstum der Keimlinge durch die günstige Beeinflussung einerseits der Enzymtätigkeit und andererseits der Plasmakolloide durch diese Salze in Zusammenhang gebracht werden.

Ausser der Enzymtätigkeit bei dem Abbau der Reservestoffe in den Samen haben wir es mit ähnlichen Prozessen im

Innern der lebenden Zellen zu tun. Es sind dies die enzymatischen und katalytischen Prozesse beim Auf- und Abbau des Plasmas, welche ebenfalls durch die Salzionen beschleunigt oder gehemmt werden. Da wir aber über die Einzelheiten dieser Prozesse viel zu wenig wissen und unsere Untersuchungen nicht in dieser Richtung geführt worden sind, werden wir uns dabei nicht weiter aufhalten.

V. Die Wirkung der Salzionen auf das Keimlingswachstum.

Wie wir gesehen haben, wirken Neutralsalze einerseits auf die Mobilisierung der Reservestoffe in den Samen und beeinflussen auf diese Weise ernährungsphysiologisch das Keimlingswachstum. Andererseits dringen die Salzionen aus den Lösungen in die Keimlingszellen ein und wirken kolloidchemisch und chemisch auf das Plasma. Die letztere Wirkungsweise der Salzionen ist ein sehr komplizierter Vorgang, von welchem nur einige Etappen durch wissenschaftliche Untersuchungen beleuchtet sind, der grösste Teil aber noch unbekannt ist.

Erstens wissen wir über das Plasma, seinen Aufbau, seine Struktur und seinen Chemismus noch ziemlich wenig, was ausser Zweifel stände. Bei so begrenzten Kenntnissen ist es unmöglich, über die Wirkung der Salze auf das Plasma etwas Endgültiges zu sagen. Ausserdem brauchen die im Reagenzglase festgestellten Gesetzmässigkeiten nicht mit denjenigen in einem so beschränkten Raume, wie es die Zelle ist, übereinzustimmen.

In den Hauptzügen jedoch könnte der Vorgang der Wirkung der Salze auf das Plasma etwa folgender sein:

In unseren Versuchen, bei denen die Keimlinge in schwach alkalischen Salzlösungen bei pH 7.2—7.5 gewachsen sind, haben wir es mit negativ geladenen Plasmakolloiden zu tun. Wenn nun die An- und Kationen der Neutralsalze mit dem Plasma in einen Kontakt treten, muss die negative Ladung der Kolloidteilchen des Plasmas — zuerst gewiss in den obersten Schichten — durch die Anionen vergrössert, durch die Kationen aber vermindert werden. Durch die ersteren Ionen wird also die Ionisation der negativen Plasmakolloide und im Zusammenhang damit auch die Dispersität und Quellung gesteigert, die Viskosität aber herabgesetzt; die Kationen dagegen wirken auf die negativ geladenen Plasmateilchen neutralisierend, dadurch quellunghemmend und die Viskosität steigernd.

Wenn die elektrischen Ladungen der An- und Kationen in den Neutralsalzen in allen Fällen gleich stark wären, dann brauchte eigentlich keine Veränderung in der Ionisation des Plasmas durch die Wirkung der Salze einzutreten. In der Tat aber sind die Ladungen der An- und Kationen in Neutralsalzlösungen nicht konstant und werden durch die Konzentrationen der Salze noch mehr verändert (siehe Tab. 4). Ausserdem wird die Wirkung der Neutralsalze noch von der ungleich starken Adsorption der beiden Ionen und von der chemischen Verbindung mit Plasmabestandteilen abhängen.

Bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse können wir alle diese komplizierten Vorgänge im Plasma leider nicht voraussehen.

Aller Wahrscheinlichkeit nach besteht das lebende Plasma aus einer Entmischung verschiedener (protein-, phosphatid-, lipoidhaltiger u. a.) Biokolloide, welche je nach der Pflanzenart, sogar je nach den Pflanzenorganen in Einzelheiten voneinander abweichen können. Aus diesen Entmischungen müssen die oberflächenaktiven Bestandteile sich an der Oberfläche des Plasmas ansammeln. Demnach sind die obersten Plasmaschichten anders als die inneren aufgebaut und bestehen aus Lipoiden (nach Overton), aus Phosphatiden (nach Hansteen-Cranner) oder aus einem heterogenen System von verschiedenen Kolloiden, und sind nach Ruhland aus Mizellen und Intramizellarräumen (Poren) aufgebaut. Selbstverständlich muss in diesem Falle die Wirkung der Salzionen auf die obersten Plasmaschichten eine andere sein als auf die inneren.

Auch das Eindringen der Salzionen in das Innere des Plasmas durch die semipermeablen obersten Plasmaschichten (Plasmahaut nach Pfeffer) ist ein sehr komplizierter Vorgang. Wie aus den Untersuchungen von Kaho ersichtlich ist, werden die Permeationseigenschaften des Plasmas (richtiger, die seiner obersten Schichten) durch die Salzionen stark beeinflusst. Alle Ionen, die auf die obersten Plasmaschichten dehydratisierend wirken, können auch selbst sehr schwer oder gar nicht durch diese dringen (die Kationen Mg, Ba, Sr, Ca und die Anionen SO_4, H_2PO_4), andere Ionen dagegen, welche auf die erwähnten Schichten peptisierend wirken (die Anionen CNS, J, Br, NO_3, Cl; die Kationen K, Na), können leicht

ins Plasma gelangen. Das Eindringen der Ionen ist also von ihrer Kolloidaktivität abhängig. Es treten aber auch hier weitere Komplikationen hinzu: zunächst die Abhängigkeit der Ionen vom Donnan'schen Membrangleichgewicht, nach welchem unter bestimmten Bedingungen die sonst leicht diffundierenden Salzionen zurückgehalten werden; ferner die Salzkonzentrationen, durch welche das Gleichgewicht zwischen An- und Kationen verschoben wird, so dass die Kolloide von höheren Salzkonzentrationen anders als von niederen angegriffen werden.

Die Salzionen, welche auf die Plasmakolloide hydratisierend wirken und schnell ins Plasma gelangen, können sich hier leicht im Übermass ansammeln — frei, adsorptiv oder chemisch verbunden. Infolgedessen können aber die dynamischen Prozesse im Plasma nicht mehr so wie vorher verlaufen, denn bei zu starker Akkumulation der Ionen im Plasma kann dasselbe denaturiert werden: die Plasmakolloide koagulieren, zerfallen in die einzelnen Phasen und die Zellen sterben ab.

In anderen Fällen dagegen, welche wiederum von der Konzentration der Salze abhängig sind, können die kolloiden Eigenschaften und die physiologischen Funktionen des Plasmas durch die Salzionen günstig beeinflusst werden. Es kann z. B. ein zu starres und zu wenig mobiles Plasma durch die betreffenden Salzionen günstiger hydratisiert und ionisiert werden, wodurch die physiologischen Prozesse (z. B. Stoffwechsel, Atmung, Enzymtätigkeit usw.) gesteigert werden.

Unsere Versuche haben gezeigt, dass die Salzkonzentrationen bei den Wachstumsprozessen der Keimlinge eine grosse Rolle spielen. Von stärkeren (0.1 n.) Salzkonzentrationen wird das Keimlingswachstum gehemmt, von einigen sog. „giftigen" Salzen (Li-, NH_4- und Ba-Salze) sogar verhindert. In einer bestimmten Konzentration ist die Ionenwirkung aller Salze keine gleich starke. Wie gezeigt, folgt sie in den meisten Fällen der lyotropen Reihe der Anionen: $CNS > NO_3 > Cl > Br > SO_4 > H_2PO_4$. Die Kationenwirkung dagegen hängt mehr von der Salzkonzentration ab.

Bei der Erklärung dieser Ionenwirkung müssen wir zuerst an die Geschwindigkeit des Eindringens der Salzionen durch die obersten Schichten des Plasmas denken.

Wie Kaho gefunden hat, steigt die Giftigkeit der Salzionen für das Zellplasma nach der lyotropen Reihenfolge der Anionen. Andererseits ist von vielen Autoren (Fiting, Tröndle, Kaho, Ruhland — mittels der plasmolytischen Methode, von Kaho, Port — nach der Beeinflussung der Hitzekoagulation, von Niklewski, Krause, Lemańczyk — nach der Aschenanalyse der Keimlinge) gezeigt worden, dass die Geschwindigkeit des Eindringens der Neutralsalze ins Plasma ebenfalls der lyotropen Reihe der Anionen folgt. Folglich muss die Herabsetzung des Keimlingswachstums und die Giftwirkung der Salze auf das Plasma von der Menge der eingedrungenen Salzionen abhängen. Haben sich also zu viel Salzionen im Plasma angesammelt, dann müssen sie die physiologischen Plasmafunktionen herabsetzen, in einigen Fällen sogar ganz verhindern.

Eine solche quantitative Wirkung der Ionen wäre jedoch nur dann anzunehmen, wenn alle Ionen eine gleich starke und ähnliche Veränderung der Plasmakolloide hervorriefen. Das ist aber ausgeschlossen, weil verschiedene Ionen eine spezifische Wirkung auf die Plasmakolloide ausüben und den Stoff- und Energiewechsel der Zellen verschieden beeinflussen. Eine bestimmte Menge von CNS-Ionen wird jedenfalls auf das Plasma ganz anders wirken als eine gleiche Menge von NO_3- oder SO_4-Ionen. Man muss also annehmen, dass die Ionenwirkung auf das Plasma 1) von der absoluten Menge und 2) von den spezifischen Eigenschaften der Ionen abhängt. Und da ferner beide Ionen eines Salzes gleichzeitig auf das Plasma wirken, muss man in jedem Falle mit einer Kombination von vier Grössen rechnen: mit der Menge (1) und der spezifischen Energie (2) des Anions und mit der Menge (3) und der spezifischen Energie (4) des Kations.

Es ist von mehreren Autoren gezeigt worden, dass die Aufnahme der beiden Ionen eines Salzes nicht immer in gleichem Masse vor sich geht (Pantanelli, Prianischnikow, Niklewski-Krause-Lemańczyk, Brooks u. a.). In sauren Salzlösungen werden mehr die Anionen, in alkalischen aber mehr die Kationen (Niklewski-Krause-Lemańczyk) adsorbiert; oder um dieses deutlicher ausdrücken: positiv geladene Plasmakolloide adsorbieren mehr Anionen, negativ geladene aber Kationen. Bei unseren Versuchen (pH. 7.2—7.5), bei denen wir es mit negativ

geladenen Plasmakolloiden zu tun haben, müssen die Kationen mehr adsorbiert werden und dadurch, was die Wirkung anbetrifft, eine dominierende Stellung gewinnen. Durch diese Annahme wird es verständlich, warum die Veränderung der Salzkonzentrationen mehr die Wirkungsreihen der Kationen als diejenigen der Anionen angreift.

Was des weiteren die Anhäufung der Salzionen im Plasma anbetrifft, so muss man hier ausser der kolloidchemischen Wirkung der Ionen noch ihre ernährungsphysiologischen Funktionen — die sich ja zum Teil mit den kolloidchemischen decken — im Auge behalten. Denn diejenigen Salzionen, die im Plasma für synthetische Zwecke verbraucht werden, können sich nicht in dem Masse im Zellplasma ansammeln wie die andern, sondern sie treten in den Kreislauf des Stoffwechsels und werden weitergeführt. Ihre hemmende Wirkung auf die Plasmatätigkeit muss bei höheren Salzkonzentrationen früher als bei den anderen aufhören, und in mässigen (resp. optimalen) Konzentrationen müssen sie — weil sie gerade die synthetischen Plasmaprozesse beeinflussen — das Wachstum im allgemeinen stark fördern.

Wir können diese Verhältnisse folgendermassen schematich darstellen.

I. Typus.

1) Eine starke Konzentration.

Der Zutritt der Salzionen in die Zelle stark; Verbrauch — 0; dadurch erfolgt eine Akkumulation der betr. Ionen im Plasma, was zur Herabsetzung oder Verhinderung (je nach der Stärke der Konzentration und der Aktivität der Ionen!) der Plasmatätigkeit und des Wachstums führt.

2) Eine mässige Konzentration.

Zutritt der Ionen mässig; Verbrauch — 0; die Anhäufung der Ionen führt zur Hemmung, nicht aber zur Verhinderung des Zellenwachstums.

3) Eine schwache Konzentration.

Zutritt schwach; Verbrauch — 0; Akkumulation der Ionen schwach. In dieser Konzentration können die Ionen auf die Ionisation, Quellung usw. der Plasmakolloide begünstigend wirken und dadurch eine Förderung des Wachstums hervorrufen.

II. Typus.

1) Eine starke Konzentration.

Zutritt der Ionen stark; Verbrauch > Zutritt. Es muss eine

Anhäufung der Ionen stattfinden, welche je nach der Konzentration der Lösungen und je nach der Aktivität der Ionen zur Hemmung oder zur Vernichtung des Wachstums führen kann.

2) Eine mässige Konzentration.

Zutritt der Ionen in die Zellen mässig; Verbrauch ± gleich oder etwas geringer als der Zutritt. Es findet ein völliger Verbrauch oder eine schwache Anhäufung der Ionen in den Zellen statt, welche aber den kolloiden Zustand des Plasmas (Ionisation, Hydratation, Viskosität, osmotische Eigenschaften usw.) günstig beeinflusst und ausserdem noch durch die positive ernährungsphysiologische Wirkung eine ± starke Wachstumsförderung hervorruft.

3) Eine schwache Konzentration.

Schwacher Zutritt der Salzionen; alle Ionen werden sofort verbraucht; durch den positiven ernährungsphysiologischen Effekt kommt, je nach der Konzentration, eine mehr oder weniger schwache Förderung des Wachstums zustande.

Dies sind die sogenannten idealen Fälle des Wachstums, die man bei kurz dauernden Versuchen, z. B. durch Eintauchen irgendeines wachstumsfähigen Pflanzenorgans in eine reine Salzlösung, erzielen kann. Beim Keimlingswachstum sind die Verhältnisse aber viel komplizierter.

Wir müssen beim Keimlingswachstum im Auge behalten, dass dieses auf Kosten der Reservestoffe zustandekommt, die in den Samen befindlichen Reservestoffe aber stets, obwohl in kleinen Mengen, verschiedene Salze enthalten. Zur Illustration gebe ich einige Aschenanalysen von Samen nach der „Biochemie der Pflanzen" von F. Czapek, Bd. II, S. 373 u. 377, 1920 wieder, die durch einige Angaben aus der „Keimungsphysiologie der Gräser" von Lehmann und Aichele — 1931 — vervollständigt worden sind.

Die Aschenmenge beträgt bei Avena 3.20% (König), bei Secale 2.0% (Schindler), bei Triticum 1.8% (Schindler). Wir ersehen aus dieser Tabelle, dass PO_4-, K- und Mg-Ionen in Getreide- wie in Leguminosensamen in ansehnlichen Mengen vorhanden sind. Zu diesen kommen aus den Versuchslösungen die betreffenden Salzionen in grösseren oder kleineren Mengen — je nach der Konzentration — hinzu und gewinnen eine dominierende Stellung. Diese Wirkung der Salzionen kann also

Tabelle 37.

Samen	K_2O	Na_2O	CaO	MgO	Fe_2O_3	P_2O_5	Bestimmungen von:
Avena sativa	27.96	—	7.46	10.12	1.53	47.73	Wolff
„ „	17.9	1.66	3.6	7.13	1.18	25—68	Haselhoff u. Mach
Secale cereale	30—35	0.8—2.0	2—6	10—15	0.1—1.3	43—51	Wolff
Triticum vulg.	25—35	0.3—4.0	2—5	10—16	0.5—2.0	42—50	König, Wolff, Wehmer
Lupinus angust.	31.4	—	5.0	10—6	—	40.5	Schulze u. Godet
Pisum sativum	43.10	0.98	4.81	7.99	0.85	35.90	Wolff

nur in stärkeren oder mässigen Konzentrationen gut ausgeprägt sein und wird in schwächeren von den in den Nährstoffen vorhandenen Salzionen mehr oder weniger kompensiert.

In lang dauernden Versuchen, wie es die unsrigen sind, müssen wir auch den Zeitfaktor berücksichtigen. Obwohl von verschiedenen Autoren (Borowikow, Pantanelli, Prianischnikow) angenommen wird, dass die Salzionen ziemlich schnell in die Zellen eindringen, ist von anderer Seite bekannt, dass einige Ionen, z. B. SO_4, Sr, Ca, sehr langsam durch das Plasma permeieren können. So hat Fitting vermittels der plasmolytischen Methode keine Permeabilität des Plasmas für die Erdalkalisalze in 24 Stunden wahrnehmen können. Nach Hansteen-Cranner und Kaho werden die obersten Schichten des Plasmas von Erdalkalisalzen, besonders von $CaCl_2$, so weit verdichtet, dass das Eindringen dieser Salze und auch anderer Ionen (antagonistische Ionenwirkung!) verhindert oder fast bis auf 0 herabgesetzt wird. Jedenfalls sind diese Schlüsse nur bei kurz dauernden Versuchen berechtigt; mit der Verlängerung der Zeit können aber auch schwerpermeierende Salzionen wie $CaCl_2$ (Niklewski-Krause-Lemańczyk) in das Plasma gelangen. Die Wirkung dieser Salze kann jedoch für die inneren Plasmaschichten eine ganz andere sein als für die oberen Schichten, weil, bekannten Annahmen zufolge, die inneren Plasmaschichten von einer ganz anderen chemischen Zusammensetzung sind als die obersten Schichten. Infolgedessen können die länger dauernden Versuche zu anderen Resultaten führen als die kürzer dauernden.

Eine Bestätigung dieser Annahme können wir in der vergleichenden Betrachtung von Kationenreihen, die auf Grund verschieden lang dauernder Versuche aufgestellt sind, finden.

So hat Borowikow (1915) nach seinen 3—6 Stunden dauernden Versuchen eine Hemmung des Hypokotylwachstums von Helianthus annuus nach folgender Kationenreihe festgestellt: $NH_4 < K < Na < Li < Mg < Ca < Sr < Ba$.

Das Eindringen der Neutralsalze in die Wurzelzellen von Lupinus luteus geschah bei den 1 Stunde dauernden Versuchen von Kaho (1921) nach der Kationenreihe: $K > Na > Mg > Ba > Ca$.

Für das Eindringen der Neutralsalze in die Zellen von Beggeatoa mirabilis wurde von Ruhland und Hoffmann (1925) (Dauer der Versuche bis 20 Min.) folgende Kationenreihe festgestellt: $NH_4 > K > Na > Mg$.

Bei diesen kurz dauernden Versuchen äussern nur die kolloidchemischen Eigenschaften der Salzionen ihre Wirkung auf das Plasma, und darum beobachtet man an den Ionenreihen stets, dass die Ionen der Alkalisalze schneller als die der Erdkalisalze ins Plasma eindringen, resp. giftiger sind und das Wachstum mehr herabsetzen als die Ionen der Erdalkalisalze. (Die Befunde von Borowikow stehen mit dieser Annahme in Widerspruch!)

Im Gegensatz zu den vorigen Kationenreihen konnte ich bei der Herabsetzung des Gesamtkeimlingswachstums nach 7 Tagen in 0.1 norm. Chloridlösungen folgende Kationenreihen feststellen:

bei Linsenkeimlingen: $Li >> Ba >> NH_4 > Ca > K, Na > Mg$;
bei Haferkeimlingen: $Li > NH_4 >> Ba >> Ca > Na > K > Mg$;
bei Weizenkeimlingen: NH_4, Li, $Ba > K > Ca > Mg$.

Der Hauptunterschied zwichen diesen und den vorigen Kationenreihen besteht darin, dass hier die ein- und zweiwertigen Kationen durcheinander in einer Reihe stehen und also kein prinzipieller Unterschied in der Wirkung der ein- und zweiwertigen Ionen zu konstatieren ist.

Die Veränderung der Ionenreihen bei länger dauernden Versuchen kann man dadurch erklären, dass hier die schwer eindringenden Ionen doch ins Plasma gelangen und die inneren Plasmakolloide anders beeinflussen als die obersten. Dass die Ionenadsorption sich mit der Zeit verändern kann, ist neuerdings von Loo (1931) durch chemische Analysen bewiesen worden. Ausserdem kommt die ernährungsphysiologische Funktion bei manchen Ionen bei länger dauernden Versuchen mehr als bei den kurz dauernden zur Geltung.

Was die Wirkung der Li-, Ba- und NH_4-Ionen, welche das Keimlingswachstum in höheren Konzentrationen verhindern oder am stärksten hemmen, anbetrifft, so kann man ihre Wirkung auf eine starke Akkumulation dieser Salze im Plasma und in den Zellen zurückführen, denn die Li- und Ba-Ionen gehören in dieser Beziehung zum Typus I 1; die NH_4-Ionen bei Versuchen bei Licht, wo sie zu synthetischen Prozessen verbraucht werden, zum Typus II 1, im gegebenen Falle aber — im Dunkeln — ebenfalls zum Typus I 1, wie aus den Untersuchungen von Loo hervorgeht.

Die K- und Mg-Ionen wirken nach dem Typus II und begünstigen in mässigen Konzentrationen (Typus II 2) das Keimlingswachstum am meisten, weil sie in den synthetischen Aufbauprozessen des Plasmas als Bestandteile des letzteren eine Rolle spielen.

Wir können nach dem Verlauf der Kurven einigermassen darüber urteilen, ob diese oder jene Ionen für das Wachstum eine ernährungsphysiologische Bedeutung haben oder nicht; in dieser Hinsicht muss man die graphische Methode recht hoch einschätzen. Ich verweise nur auf folgende Figuren, bei denen diese Beziehungen in dem stärkeren Ansteigen der Kurven bei den in Klammern befindlichen Salzen gut zu beobachten sind: Avena — 48 (KCl), 49 ($(NH_4)_2SO_4$), 54 (KCl); Triticum — 51 ($MgBr_2$), 52 (KNO_3), 53 (KCl), 54 (K_2SO_4), 55 (KCl, K_2SO_4); Lens — 66, 72 (K_2SO_4), 69 [$Ca(CNS)_2$ — vielleicht nur eine kolloidchemische Wirkung], 71 (KCl).

Aus dem Gesagten können wir schliessen, dass die Ionenreihen, besonders diejenigen der Kationen, unbeständig sind und nicht nur von der Kolloidaktivität der Ionen, sondern auch 1) von der Konzentration der Salzlösungen, 2) von der Dauer der Versuche und 3) von der Eigenart der Versuchsobjekte (Eigenschaften des Plasmas, Wachstumsfähigkeit der Zellen etc.), und im Zusammenhang damit 4) von den ernährungsphysiologischen Funktionen der Ionen abhängig sind.

Weiter müssen wir uns mit der Frage der ungleichen Wirkung der Salze auf das Stengel- (Koleoptil-) und Wurzelwachstum der Keimlinge befassen. Unsere Versuche haben gezeigt, dass die verschiedenen Neutralsalze das Stengel- und das Wurzelwachstum der Keimlinge nicht gleich stark beeinflussen. Der Unterschied der Salzwirkung äussert

sich 1) bei stärkeren Konzentrationen in der ungleich starken Hemmung des Wurzel- und Stengelwachstums, 2) bei mässigen und schwächeren Konzentrationen — in der ungleich starken Förderung des Stengel- und Wurzelwachstums, 3) in den abweichenden optimalen Salzkonzentrationen, die für das beste Wachstum von Stengel (Koleoptil) und Wurzel verschieden sind.

Wollen wir zuerst den ersten Punkt näher betrachten.

Wenn das Wurzelwachstum von stärkeren Salzkonzentrationen mehr herabgesetzt wird als das Stengelwachstum, wie es meistens der Fall ist, so könnte man annehmen, dass die Salzionen sich in den Wurzelzellen, mit welchen sie direkt im Kontakt stehen, in grösserer Menge als in den Stengelzellen ansammeln und dadurch das Wurzelwachstum stärker hemmen. Mit dieser Annahme kann man aber die umgekehrten Fälle nicht erklären. Solche Fälle stehen nun nicht etwa vereinzelt da, sondern kommen, z. B. bei Triticum und Lens, ziemlich oft vor: bei Triticum — NaBr, NH_4Cl, $MgCl_2$, $(NH_4)_2SO_4$, K_2SO_4, Na_2SO_4, Li_2SO_4, $MgSO_4$; bei Lens — KCl, KNO_3, K_2SO_4, NaCl, $Ca(CNS)_2$, $Ca(NO_3)_2$, $Ca(H_2PO_4)_2$. Es sind also die Sulfate und einige Chloride bei Triticum sowie die Kalium- und Kalzium-Salze bei Lens, welche in höheren Konzentrationen das Wurzelwachstum weniger als das Stengel- (Koleoptil-) Wachstum herabsetzen.

Nach der Theorie der Permeabilität könnte man die Fälle mit Sulfaten und Kalziumsalzen mit dem langsamen Eindringen dieser Salze in die Zellen in Zusammenhang bringen. Aber es bleibt dann wieder unverständlich, warum diese Salze das Stengelwachstum so stark herabgesetzt haben. Die Fälle mit K-Salzen durch die Permeationsgeschwindigkeit der Ionen zu erklären ist ebenfalls unmöglich. Man muss in diesen Fällen eine spezifische Wirkung dieser Salze auf das Stengel- und Wurzelwachstum annehmen.

Die Spezifität der Wirkung von Salzionen auf das Koleoptil- und das Wurzelwachstum tritt bei manchen Salzen so stark hervor, dass kein Zweifel übrigbleibt. Wir haben z. B. gesehen, dass die meisten Nitrate das Koleoptilwachstum der Getreidekeimlinge schon in ziemlich starken Konzentrationen fördern und in denselben Konzentrationen das Wurzelwachstum sehr stark herabsetzen. Eine ähnliche Wirkung der Nitrate kommt aber bei Lin-

senkeimlingen nicht vor. Durch die abnorme Akkumulation der NO_3-Ionen in den Wurzelzellen wäre es ja nur möglich die Herabsetzung des Wurzelwachstums, nicht aber die Förderung des Stengelwachstums zu erklären. Ferner kennen wir auch einige Fälle (NH_4Cl 0.1 n., NN_4NO_3 0.1 n. und NaCNS 0.1 n. bei Avena, NH_4CNS 0.1 n. und KCNS 0.1 n. bei Triticum, $BaCl_2$ 0.1 n. und $Ba(NO_3)_2$ 0.1 n. bei Lens), wo das Wurzelwachstum durch die betreffenden Salzionen ganz verhindert, das Stengelwachstum aber nur herabgesetzt wird. Alle diese Fälle deuten darauf hin, dass man es hier mit einer spezifischen Wirkung der Salzionen auf das Stengel- und das Wurzelwachstum zu tun hat, oder dass das Plasma der Wurzel- und der Stengelzellen ungleich empfindlich gegen die betreffenden Salzionen ist.

Die chemischen Analysen der Keimlingselemente haben gezeigt, dass manche Salze sich mehr in Koleoptil- (resp. Stengel-), andere mehr in Wurzelzellen ansammeln und im Zusammenhang damit das Wachstum der entsprechenden Keimlingselemente beeinflussen können. Ich gebe hier die Resultate von zwei Analysen, die das oben Gesagte illustrieren, in der Tabelle 38 wieder. Die Angaben sind der „Biochemie der Pflanzen" von F. Czapek, Bd. II, S. 374, 1920 entnommen.

Tabelle 38.

		K_2O	Na_2O	CaO	MgO	Fe_2O_3	P_2O_5	SO_3	SiO_2	Cl
Triticum	Radicula	43.23	12.27	0.75	4.05	0.43	29.12	0.29	8.75	0.99
	Plumula	48.38	—	0.58	5.93	0.38	41.01	—	2.35	0.15
Brassica	Radicula	36.80	—	6.13	8.13	6.13	26.53	16.27	—	—
	Plumula	15.44	—	9.24	11.54	1.30	38.67	23.81	—	—

Aus diesen Analysedaten können wir ersehen, dass in der Plumula bei Triticum K-, Mg- und P-Verbindungen, bei Brassica Ca-, Mg-, P- und S-Verbindungen sich angesammelt haben, in den Wurzeln dagegen bei beiden Pflanzenarten K- und Fe-Salze. Das beweist also, dass in der Tat bei bestimmten Pflanzenarten einige Salzionen für das Stengel-, andere für das Wurzelwachstum erforderlich sind.

Es fragt sich nun: welche Salze fördern das Stengel- (Koleoptil-) und welche das Wurzelwachstum?

Da man aus den vorigen Tabellen nicht leicht die betreffenden Fälle heraussuchen kann, habe ich in den Tabellen 39—45 die Salze nach ihrer Förderungsstärke geordnet, wobei ausser der Förderungsstärke (%) auch der Umfang der fördernden Konzentrationen berücksichtigt wurde.

Tabelle 39.

Die Förderung des Koleoptilwachstums von Avena.

Salze	Konzentrationen von positiver Wirkung (norm.)	Optim. Konz.	Max. Wachstum %
KNO_3	0.1 — 0.0001	0.01	121.8
NH_4NO_3	0.05 — 0.0001	0.01	115.4
$Mg(NO_3)_2$	0.1 — 0.0001	0.01	112.2
$NaNO_3$	0.08 — 0.0001	0.01	112.9
KCl	0.05 — 0.0001	0.01	110.0
KBr	0.01 — 0.0001	0.001	110.4
KH_2PO_4	0.1 — 0.0001	0.01	107.4
$Ca(NO_3)_2$	0.05 — 0.0001	0.01	108.7
$(NH_4)_2SO_4$	0.02 — 0.0001	0.01	107.2
K_2SO_4	0.03 — 0.0001	0.01	104.5
$LiNO_3$	0.008 — 0.0001	0.001	106.4

Tabelle 39. Aus der Tabelle 39 sehen wir, dass das Koleoptilwachstum von Avena nur von Nitraten ($KNO_3 > NH_4NO_3 > Mg(NO_3)_2 > NaNO_3 > Ca(NO_3)_2 > LiNO_3$), K-Salzen ($KNO_3 > KCl > KBr > KH_2PO_4 > K_2SO_4$) und $(NH_4)_2SO_4$ gefördert wird. Alle Ionen dieser Salze (ausser dem Li- und dem Br-Ion) sind von ernährungsphysiologischer Bedeutung und gehören ihrer Wirkung nach zum Typus II 2—3. Dass hier KNO_3, welches die beiden wirksamsten Ionen ($K^{\cdot} + NO_3'$) enthält, das Koleoptilwachstum am stärksten fördert, stimmt mit den theoretischen Betrachtungen überein.

Tabelle 40. Das Koleoptilwachstum von Triticum wird, ähnlich wie bei Avena, von Nitraten ($KNO_3 > NaNO_3 > Mg(NO_3)_2 > LiNO_3 > Ca(NO_3)_2$) und K-Salzen ($KNO_3 > KCl > K_2SO_4 > KH_2PO_4 > KBr$) gefördert. Zu diesen kommen aber noch andere Salze hinzu: $MgSO_4$, $MgBr_2$, Na_2SO_4, NaBr, NH_4Cl, $BaCl_2$. Von den letzteren sind einige (Na_2SO_4, $MgSO_4$, $MgBr_2$, NH_4Cl) von ernährungsphysiologischer Bedeutung und gehören, wie die vorigen, ihrer Wirkung nach zum Typus II 2—3, andere aber — NaBr und $BaCl_2$ — sind mehr von kolloidchemischer Wirkung und gehören zum Typus I 3. Auch hier steht KNO_3 hinsichtlich der

Förderungsstärke an erster Stelle. Zu denselben Resultaten haben uns auch die Versuche mit Salzkombinationen geführt (Tabelle 28); nur kommt bei den Kombinationen die günstige Wirkung des Ca-Ions hinzu.

Tabelle 40. Die fördernde Wirkung der Salze auf das Koleoptilwachstum von Triticum.

Salze	Konzentrationen von positiver Wirkung (norm.)	Optim. Konz.	Max. Wachstum %
KNO_3	0.05 — 0.0001	0.005	127.3
KCl	0.02 — 0.0001	0.001	126.8
K_2SO_4	0.025 — 0.0001	0.005	122.4
KH_2PO_4	0.065 — 0.0001	0.005	115.8
Na_2SO_4	0.01 — 0.0001	0.001	115.1
$NaNO_3$	0.007 — 0.0001	0.001	113.2
$Mg(NO_3)_2$	0.01 — 0.0001	0.001	111.8
$MgSO_4$	0.008 — 0.0001	0.001	111.2
$LiNO_3$	0.007 — 0.0001	0.005	111.4
KBr	0.025 — 0.0001	0.001	110.6
$MgBr_2$	0.007 — 0.0001	0.001	108.7
NaBr	0.005 — 0.0001	0.001	108.4
NH_4Cl	0.001 — 0.0001	0.0005	107.3
$BaCl_2$	0.0008 — 0.0001	0.0001	110.6
$Ca(NO_3)_2$	0.001 — 0.0001	0.0005	106.6

Tabelle 41. Bei Secale wirken schon verschiedene Salze auf das Koleoptilwachstum fördernd: K-Salze ($KNO_3 > KCl > KH_2PO_4 > KBr > K_2SO_4$), Nitrate ($KNO_3 > LiNO_3 > Mg(NO_3)_2 >$

Tabelle 41. Die fördernde Wirkung der Salze auf das Koleoptilwachstum von Secale.

Salze	Konzentrationen von positiver Wirkung (norm.)	Optim. Konz.	Max. Wachstum %
KNO_3	0.09 — 0.0001	0.05	134.0
KCl	0.06 — 0.0001	0.005	123.6
KH_2PO_4	< 0.1 — 0.0001	0.05	123.2
KBr	0.07 — 0.0001	0.01	120.4
K_2SO_4	0.075 — 0.0001	0.01	113.3
$LiNO_3$	0.05 — 0.0001	0.01	114.7
Li_2SO_4	0.01 — 0.0001	0.001	115.8
$Mg(NO_3)_2$	< 0.1 — 0.0001	0.1	112.5
$MgSO_4$	0.05 — 0.0001	0.001	113.0
$MgCl_2$	0.07 — 0.0001	0.0005	109.4
LiCl	0.005 — 0.0001	0.0005	109.9
NH_4Cl	0.005 — 0.0001	0.0005	113.1
NH_4NO_3	0.005 — 0.0001	0.0005	109.5

Tabelle 42. Die fördernde Wirkung der Salze auf das Stengelwachstum von Lens.

Salze	Konzentrationen von positiver Wirkung (norm.)	Optim. Konz.	Max. Wachstum %
$MgSO_4$	0.05 — 0.0001	0.001	128.7
$MgCl_2$	0.06 — 0.0001	0.0005	126.8
KH_2PO_4	0.025 — 0.0001	0.005	125.6
NaH_2PO_4	0.025 — 0.0001	0.001	126.6
$Ca(CNS)_2$	0.004 — 0.0001	0.001	119.0
$Mg(NO_3)_2$	0.06 — 0.0001	0.005	115.0
$CaBr_2$	0.02 — 0.0001	0.001	113.8
KBr	0.01 — 0.0001	0.005	113.4
K_2SO_4	0.01 — 0.0001	0.005	112.1
KCNS	0.003 — 0.0001	0.001	112.7
$(NH_4)_2SO_4$	0.004 — 0.0001	0.001	107.9

NH_4NO_3), Sulfate (Li_2SO_4 und $MgSO_4$) und Chloride ($MgCl_2 > LiCl > NH_4Cl$). Alle diese Salzionen (ausser dem Li-Ion) gehören ihrer Wirkung nach zum Typus II 2—3.

Wenn wir auf die Tabellen 39—41 vergleichend zurückblicken, so sehen wir: 1) dass die meisten K-Salze viel stärker fördernd auf das Koleoptilwachstum von Secale, als auf dasjenige von Triticum und Avena wirken (Secale > Triticum > Avena) und 2) dass die Förderung des Koleoptilwachstums bei Avena fast nur von Nitraten und K-Salzen, bei Triticum und Secale aber auch von anderen Salzen — Chloriden und Sulfaten — hervorgerufen wird.

Bei der Analyse der Versuchsergebnisse von Triticum wurde bemerkt, dass die stärkere Förderung des Koleoptilwachstums bei Triticum — im Vergleich mit Avena — durch die K-Salze vielleicht auf die Temperaturwirkung (Triticum 27.5° C, Avena 18.0° C) zurückzuführen ist. Jetzt aber haben wir gesehen, dass die K-Salze auf das Koleoptilwachstum von Secale bei 18.0° C noch viel stärker fördernd wirken, als bei Triticum, und dass man diese Erscheinung also nicht auf die Temperaturwirkung zurückzuführen braucht.

Alles das deutet darauf hin, dass man es bei diesen drei Getreidearten mit verschiedenen Plasmatypen zu tun hat, auf welche die Salzionen verschieden wirken.

Tabelle 42. Diese Tabelle zeigt uns, wie grundverschieden die Wirkung der Neutralsalze auf das Stengelwachstum der

Linsenkeimlinge von ihrer Wirkung auf das Koleoptilwachstum der Getreidekeimlinge ist. Es spielen hier bei der Förderung die Mg-Salze ($MgSO_4 > MgCl_2 > Mg(NO_3)_2$), Phosphate ($KH_2PO_4$ und NaH_2PO_4) und Sulfate ($MgSO_4 > K_2SO_4 > (NH_4)_2PO_4$) eine überwiegende Rolle; die Nitrate dagegen (ausser $Mg(NO_3)_2$) zeigen überhaupt keine positive Wirkung. Auch die Versuche mit Salzkombinationen (Tabellen 31—33) bestätigen dieselbe Erscheinung. In Kombinationen tritt nur die fördernde Wirkung des K-Ions etwas stärker hervor, denn das Stengelwachstum wird dort am meisten von $KCl + KH_2PO_4$, $KCl + MgSO_4$ und $KCl + CaCl_2$ begünstigt. Daraus sehen wir, dass bei Linsenkeimlingen $Mg^{\cdot\cdot}$ und $K^{\cdot}$, H_2PO_4' und SO_4'', bei Getreidekeimlingen aber $K^{\cdot}$ und NO_3' das Stengel- resp. Koleoptilwachstum am meisten begünstigen. Es tritt aber bei der Wirkung der Salze auf das Wachstum der Getreide- und Linsenkeimlinge noch ein unterscheidendes Merkmal hinzu: die fördernde Wirkung der K-Salze bei Getreidearten geht nämlich nach den Anionenreihen $NO_3 > Cl > Br > H_2PO_4 > SO_4$ (Avena) und $NO_3 > Cl > SO_4 > H_2PO_4 > Br$ (Triticum), bei Linsen — Mg-Salze — aber: $SO_4 > Cl > NO_3$. Die Stellung der Anionen in der Wirkungsreihe ist also im letzteren Falle eine umgekehrte.

Die Förderung des Wurzelwachstums.

Tabelle 43. Das Wurzelwachstum der Haferkeimlinge wird hauptsächlich von Chloriden ($KCl > MgCl_2 > NH_4Cl > BaCl_2$), Sulfaten ($(NH_4)_2SO_4 > K_2SO_4 > MgSO_4 > Li_2SO_4$) und ausserdem noch von KH_2PO_4 und $Ba(NO_3)_2$ gefördert. Von den Kationen wirken hier hauptsächlich $K^{\cdot}$, $NH_4^{\cdot}$ und $Mg^{\cdot\cdot}$.

Tabelle 44. Begünstigend auf das Wurzelwachstum von Weizenkeimlingen wirken: Sulfate ($MgSO_4 > K_2SO_4 > Na_2SO_4 > (NH_4)_2SO_4 > Li_2SO_4$), Chloride ($KCl > MgCl_2 > NaCl > BaCl_2$), ausserdem noch KH_2PO_4, NaBr, $MgBr_2$, KCNS und NaCNS. Auch hier, wie bei Avena, spielen von den Kationen $K^{\cdot}$ und $Mg^{\cdot\cdot}$ die wichtigste Rolle.

Die Versuche mit Salzkombinationen (Tabelle 30) haben uns zu denselben Resultaten geführt; zu $K^{\cdot}$, $Mg^{\cdot\cdot}$ und Cl', SO_4'' kommt dort noch $Ca^{\cdot\cdot}$ hinzu, so dass die stärkste Förderung des Wurzelwachstums in folgenden Salzkombinationen erzielt wurde: $KCl + CaCl$, $KCl + MgSO_4$ und $KCl + Ca(NO_3)_2$.

Die meisten Salze der Tabellen 43 und 44 gehören ihrer positiven Wirkung nach zum Typus II 2—3, und nur NaBr, NaCNS (in gewissem Sinne auch KCNS!) aus der Tabelle 44 — zum Typus I—3.

Tabelle 43. Die fördernde Wirkung der Salze auf das Wurzelwachstum von Avena.

Salze	Konz. von pos. Wirkung	Optim. Konz.	Max. Wachstum %
$(NH_4)_2SO_4$	0.015 —0.0001	0.001	117.5
KCl	0.008 —0.0001	0.001	113.0
$MgCl_2$	0.065 —0.0001	0.01	112.7
NH_4Cl	0.02 —0.0001	0.01	111.8
K_2SO_4	0.075 —0.0001	0.01	108.5
$MgSO_4$	0.02 —0.0001	0.01	106.3
KH_2PO_4	0.01 —0.0001	0.001	106.9
Li_2SO_4	0.0025 —0.0001	0.0001	109.2
$BaCl_2$	0.008 —0.0001	0 001	108.5
$Ba(NO_3)_2$	0.00075—0.0001	0.0001	113.6

Tabelle 44. Die fördernde Wirkung der Salze auf das Wurzelwachstum von Triticum.

Salze	Konz. von pos. Wirkung	Optim. Konz.	Max. Wachstum %
$MgSO_4$	>0.1 —0.0001	> 0.1	120.0
K_2SO_4	0.05 —0.0001	0.005	125.1
KCl	0.008 —0.0001	0.001	123.7
Na_2SO_4	0.09 —0.0001	0.001	120.1
$(NH_4)_2SO_4$	0.01 —0.0001	0.001	119.5
KH_2PO_4	0.075 —0.0001	0.005	112.3
Li_2SO_4	0.008 —0.0001	0.005	111.1
$MgCl_2$	0.006 —0.0001	0.001	109.0
NaBr	0.007 —0.0001	0.001	110.6
$MgBr_2$	0.004 —0.0001	0.001	109.6
NaCl	0.004 —0.0001	0.001	106.7
KCNS	0.001 —0.0001	0.0005	112 5
NaCNS	0.002 —0.0001	0.0005	107.8
$BaCl_2$	0.0006—0.0001	0.0001 ?	108.4

Tabelle 45. Das Wurzelwachstum von Linsenkeimlingen wird von folgenden Salzen gefördert: K-Salze ($K_2SO_4 > KCl > KH_2PO_4 > KNO_3$), Sulfate ($K_2SO_4 > (NH_4)_2SO_4 > MgSO_4$), Chloride ($KCl > NH_4Cl > BaCl_2 > LiCl > NaCl$) und Phosphate ($KH_2PO_4 > NaH_2PO_4 > Ca(H_2PO_4)_2$).

Tabelle 45. Die fördernde Wirkung der Salze auf das Wurzelwachstum von Lens.

Salze	Konzentrationen von positiver Wirkung	Optim. Konz.	Max. Wachstum %
K_2SO_4	0.025 — 0.0001	0.005	118.6
$(NH_4)_2SO_4$	0.005 — 0.0001	0.0005	114.1
KCl	0.02 — 0.0001	0.005	113.1
NH_4Cl	0.0008 — 0.0001	0.0001 ?	111.7
KH_2PO_4	0.01 — 0.0001	0.005	108.2
NaH_2PO_4	0.008 — 0.0001	0.001	110.8
$Ca(CNS)_2$	0.007 — 0.0001	0.001	112.3
$BaCl_2$	0.0009 — 0.0001	0.0005	111.6
$Ca(H_2PO_4)_2$	0.02 — 0.0001	0.0005	109.4
KNO_3	0.0025 — 0.0001	0.0005	107.5
LiCl	0.0025 — 0.0001	0.0065	110.9
$Mg(NO_3)_2$	0.001 — 0.0001	0.0001	109.3
$MgSO_4$	0.007 — 0.0001	0.0001	107.1
NaCl	0.005 — 0.0001	0.001	105.8

In den Salzkombinationen (Tabelle 31—33) wirken auf das Wurzelwachstum begünstigend: $MgSO_4 + CaCl_2$, $MgSO_4 + Ca(NO_3)_2$ und $KCl + KNO_3$. Daraus geht hervor, dass hinsichtlich der Begünstigung des Wurzelwachstums die Kationen $K^{\cdot}$ und $Mg^{\cdot\cdot}$ (in Kombinationen auch $Ca^{\cdot\cdot}$) und die Anionen SO_4'' und Cl' am stärksten wirken. Diese Ionen gehören ihrer Wirkung nach zum Typus II 2—3.

Die vergleichende Betrachtung der Salzwirkung hat gezeigt, dass die Förderung des Wurzelwachstums von Getreide- und Linsenkeimlingen fast durch die gleichen Salzionen hervorgerufen wird ($K^{\cdot}$, $Mg^{\cdot\cdot}$, Cl' und SO_4''). Dadurch wird auch die mehr oder weniger gleichartige Wirkung der Neutralsalze auf das Wurzelwachstum erklärt.

Tabelle 46. Die fördernde Wirkung der Salze auf das Gesamtwachstum von Haferkeimlingen.

Salze	Konzentrationen von positiver Wirkung	Optim. Konz.	Max. Wachstum %
$(NH_4)_2SO_4$	0.05 — 0.0001	0.001	111.1
KCl	0.05 — 0.0001	0.001	107.7
K_2SO_4	0.05 — 0.0001	0.01	106.1
$Ba(NO_3)_2$	0.005 — 0.0001	0.0001 ?	106.3
$LiNO_3$	0.0005 — 0.0001	0.0001 ?	105.5

Betrachten wir ferner die positive Wirkung der Salze auf das Gesamtwachstum der Keimlinge.

Tabelle 46. Aus dieser Tabelle ersehen wir, dass nur folgende Salze das Gesamtwachstum der Haferkeimlinge gefördert haben: $(NH_4)_2SO_4$, KCl, K_2SO_4, $Ba(NO_3)_2$ und $LiNO_3$. Alle Ionen dieser Salze (abgesehen von dem Ba- und dem Li-Ion) gehören ihrer Wirkung nach zum Typus II 2—3. Die stärkere Förderung durch die drei ersten Salze wird durch die ernährungsphysiologischen Grundsätze erklärt; bei $Ba(NO_3)_2$ und $LiNO_3$ könnte die kolloidchemische Wirkung die ernährungsphysiologische vielleicht überwiegen. Alle anderen Salze, die zur Förderung des Koleoptil- oder Wurzelwachstums geführt haben, können wegen der einseitigen Förderung des einen Keimlingselements bei gleichzeitiger Hemmung des anderen hier ihre positive Wirkung nicht zeigen, so z. B. Nitrate (+ Koleoptil- und — Wurzelwachstum) und Mg-Salze (+ Wurzel- und — Koleoptilwachstum).

Tabelle 47. Die fördernde Wirkung der Neutralsalze auf das Gesamtwachstum der Weizenkeimlinge.

Salze	Konzentrationen von positiver Wirkung	Optim. Konz.	Max. Wachstum %
KCl	0.008 — 0.0001	0.001	125.5
K_2SO_4	0.05 — 0.0001	0.005	123.6
Na_2SO_4	0.025 — 0.0001	0.001	117.2
KH_2PO_4	0.08 — 0.0001	0.005	113.1
$MgSO_4$	0.08 — 0.0001	0.001	110.5
$(NH_4)_2SO_4$	0.0025 — 0.0001	0.0005	110.3
Li_2SO_4	0.01 — 0.0001	0.005	108.2
KNO_3	0.01 — 0.0001	0.005	108.7
NaBr	0.008 — 0.0001	0.001	108.8
$MgBr_2$	0.007 — 0.0001	0.001	108.7
KBr	0.004 — 0.0001	0.001	108.0
$Mg(NO_3)_2$	0.0025 — 0.001	0.0005	106.7
$NaNO_3$	0.0025 — 0.0001	0.0005	106.1
KCNS	0.002 — 0.0001	0.0005	112.5
NaCNS	0.002 — 0.0001	0.0005	107.9

Tabelle 47. Bei Weizenkemlingen wirken auf das Gesamtwachstum fördernd: K-Salze (KCl > K_2SO_4 > KH_2PO_4 > KNO_3, KCNS), Na-Salze — (Na_2SO_4 > NaBr > $NaNO_3$ > NaCNS), Mg-Salze ($MgSO_4$ > $MgBr_2$ > $Mg(NO_3)_2$), $(NH_4)_2SO_4$ und Li_2SO_4. Abgesehen von KCl, stehen hier bei der

Förderung die Sulfate an erster Stelle und das Gesamtwachstum der Weizenkeimlinge wird nach der umgekehrten lyotropen Reihe der Anionen begünstigt. Nach dieser Reihenfolge der Anionen haben Neutralsalze auch das Wurzelwachstum von Keimlingen anderer Getreidearten und von Linsenkeimlingen gefördert. Da aber der Wassergehalt in Weizenkeimlingen, wie wir in den Tabellen 34 und 35 gesehen haben, ebenfalls nach dieser Anionenreihe steigt, so müssen wir annehmen, dass das erhöhte Wachstum der Keimlinge von der Quellung der Zellkolloide abhängt.

Tabelle 48. Die fördernde Wirkung der Salze auf das Gesamtwachstum von Linsenkeimlingen.

Salze	Konzentrationen von positiver Wirkung	Optim. Konz.	Max. Wachstum %
K_2SO_4	0.025 — 0.0001	0.005	117.4
NaH_2PO_4	0.01 — 0.0001	0.001	114.4
$Ca(CNS)_2$	0.0075 — 0.0001	0 001	113.7
KH_2PO_4	0.02 — 0.0001	0.005	112.6
$MgSO_4$	0.02 — 0.0001	0.0005	110.7
$(NH_4)_2SO_4$	0.003 — 0.0001	0.0005	112.5
$MgCl_2$	0.008 — 0.0001	0.0005	107.8
$Mg(NO_3)_2$	0.002 — 0.0001	0.0005	107.5
$NH_4H_2PO_4$	0.0025 — 0.0001	0.0005	107.2
KCl	0.008 — 0.0001	0.005	106.7
$Ca(H_2PO_4)_2$	0.01 — 0.0001	0.0005	106.6
$Ca(NO_3)_2$	0.001 — 0.0001	0.0005	106.6
$BaCl_2$	0.0008 — 0.0001	0.0005	108.3
KNO_3	0.002 — 0.0001	0.0005	105.6
NH_4Cl	0.0006 — 0.0001	0.0001 ?	109.5

Tabelle 48. Das Gesamtwachstum von Linsenkeimlingen wird gefördert durch K-Salze ($K_2SO_4 > KH_2PO_4 > KCl > KNO_3$), Mg-Salze ($MgSO_4 > MgCl_2 > Mg(NO_3)_2$), NH_4-Salze ($(NH_4)_2SO_4 > NH_4H_2PO_4 > NH_4Cl$) und Ca-Salze ($Ca(CNS)_2 > Ca(H_2PO_4)_2 > Ca(No_3)_2$). Auch hier steigt die Förderungsstärke der Anionen nach der umgekehrten lyotropen Reihe (eine Ausnahme bildet nur $Ca(CNS)_2$). Bemerkenswert ist es, dass die Zahl der fördernden Salze hier ziemlich gross ist, dreimal grösser als bei Avena.

Nun wollen wir auf die optimalen Wirkungskonzentrationen der Salze näher eingehen (Punkt 3).

Tabelle 49.

Keimlinge von:	Salze	Optimale Konzentration	
		Stengel	Wurzel
Avena	$LiNO_3$	0.001	$<$ 0.0001
"	NH_4NO_3	0.01	$<$ 0.0001
"	$NaNO_3$	0.01	$<$ 0.0001
"	KNO_3	0.01	$<$ 0.0001
"	$Mg(NO_3)_2$	0.01	$<$ 0.0001
"	$Ca(NO_3)_2$	0.01	$<$ 0.0001
"	KCl	0.1	0.001
"	$MgCl_2$	0.1	0.01
"	KBr	0.001	$<$ 0.0001
"	Li_2SO_4	0.001	$<$ 0.0001
"	$(NH_4)_2SO_4$	0.01	0.001
"	$MgSO_4$	$>$ 0.1	0.01
"	KH_2PO_4	0.01	0.001
"	NH_4Cl	$<$ 0.0001	0.01
Triticum	NH_4CNS	0.0005	$<$ 0.0001
"	KNO_3	0.005	$<$ 0.0001
"	$NaNO_3$	0.001	$<$ 0.0001
"	$LiNO_3$	0.005	$<$ 0.0001
"	$Mg(NO_3)_2$	0.001	$<$ 0.0001
"	$Ba(NO_3)_2$	0.001	$<$ 0.0001
"	$Sr(NO_3)_2$	0.0005	$<$ 0.0001
"	$Ca(NO_3)_2$	0.0005	$<$ 0.0001
"	KBr	0.001	$<$ 0.0001
"	$CaBr_2$	0.0005	$<$ 0.0001
"	NH_4Cl	0.0005	$<$ 0.0001
"	KCl	0.005	0.001
"	$(NH_4)_2SO_4$	0.0005	0.001
"	$MgSO_4$	0.001	0.025
Lens	KCNS	0.001	$<$ 0.0001
"	$Ca(CNS)_2$	0.001	0.0005
"	NH_4NO_3	0.0005	$<$ 0.0001
"	$NaNO_3$	0.001	$<$ 0.0001
"	$LiNO_3$	0.001	$<$ 0.0001
"	$Mg(NO_3)_2$	0.005	$<$ 0.0001
"	$Ba(NO_3)_2$	0.005	$<$ 0.0001
"	$CaCl_2$	0.0005	$<$ 0.0001
"	$MgSO_4$	0.001	$<$ 0.0001
"	$Ca(H_2PO_4)_2$	0.005	0.0005
"	$MgCl_2$	0.0005	0.005
"	$BaCl_2$	$<$ 0.0001	0.0005
"	$Ca(NO_3)_2$	$<$ 0.0001	0.0005

Wir haben schon früher bei der Analyse der Versuchsergebnisse beobachtet, dass die für das maximale Wachstum von Stengel (Koleoptil) oder Wurzel erforderliche Konzentration eines Salzes bei den verschiedenen Keimlingsarten nicht immer die gleiche ist und dass andererseits die optimalen Konzentrationen der

einzelnen Salze ebenfalls verschieden sind. Wir haben diese Erscheinungen auf die spezifische Wirkung der verschiedenen Salze und auf die Ungleichheit des Plasmas in Koleoptil-(Stengel-) und Wurzelzellen zurückgeführt. Meistens liegen die erforderlichen optimalen Salzkonzentrationen für das Wurzelwachstum etwas niedriger als für das Stengelwachstum. Es kommen aber auch Fälle vor, wo die optimalen Salzkonzentrationen für das Wurzelwachstum etwas höher liegen als für das Stengelwachstum, nämlich bei Salzen, in welchen beide Ionen das Wurzelwachstum fördern: NH_4Cl, $MgCl_2$, $(NH_4)_2SO_4$, $MgSO_4$. (In der Tabelle 49 sind diese Salze unterstrichen.)

Tabelle 49 zeigt uns die meisten Fälle, wo die optimalen Salzkonzentrationen für das Stengel- (Koleoptil-) und für das Wurzelwachstum verschieden sind. Wie aus diesen Angaben zu ersehen ist, kommen solche Konzentrationsabweichungen am häufigsten bei Nitraten vor. Da diese Salze das Wurzelwachstum der Getreidekeimlinge sehr stark herabsetzen, liegen ihre optimalen Konzentrationen für das Wurzelwachstum sehr tief — meistens unter 0.0001 n. Auch bei einigen Chloriden, Sulfaten und Phosphaten kommen solche Abweichungen der optimalen Konzentrationen vor: diese haben aber einen mehr spezifischen und von der Pflanzenart abhängigen Charakter.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Die Aufkeimungsgeschwindigkeit der Samen wird direkt von den durch die Samenschale und die Mikropyle eingedrungenen Salzlösungen beeinflusst. Die stärkeren (0.1 n.) Konzentrationen der Neutralsalzlösungen setzen die Aufkeimungsgeschwindigkeit etwas herab. Eine Beschleunigung der Aufkeimung durch die niederen Salzkonzentrationen wurde bei schnellkeimenden Samen von Avena, Triticum, Secale und Lens nicht beobachtet. Die Quellungswassermenge der Reservestoffe, welche durch die Salze herabgesetzt wird, scheint auf die Aufkeimungsgeschwindigkeit ohne Wirkung zu sein.

2. Der Wassergehalt der Keimlingselemente wird von höheren Salzkonzentrationen herabgesetzt, von mässigen und niederen aber meistens gesteigert. Ein gefördertes Keimlingswachstum

ist stets mit erhöhtem Wassergehalt, resp. mit der Quellung der Zellkolloide, ein gehemmtes Wachstum dagegen mit der Entquellung der Zellkolloide verbunden. Die Quellung der Zellkolloide wird durch die Salzkonzentration und die Kolloidaktivität der An- und Kationen der einzelnen Salze bestimmt.

3. Bei der Auflösung der Endospermstärke in Weizenkörnern spielt die Scutellumdiastase eine Hauptrolle. Ihre Tätigkeit wird von stärkeren (0.1 n.) Konzentrationen der Neutralsalze gehemmt, von niederen Konzentrationen der meisten Salze aber gefördert.

Die Wirkung der Diastase auf Amylum tritici ist im Reagenzglase bei Vorhandensein von Salzionen eine andere als bei Weizenkörnern. Der Hauptunterschied in der Wirkung des Salzes besteht in beiden Fällen darin, dass die Tätigkeit der Diastase im Reagenzglase von 0.1 n. Salzkonzentrationen (ausser Sulfaten und Phosphaten) noch gefördert wird, was mit der kolloidchemischen Wirkung der Salze auf die leblose Stärke im Zusammenhang steht.

4. Die elektrische Ladung der Plasmakolloide wird durch die H- und OH-Ionenkonzentrationen der Lösungen bestimmt. Der isoelektrische Punkt der Plasmakolloide von Haferkeimlingen liegt in destilliertem Wasser bei pH 5.85, in Knopscher Nährlösung bei pH 5.65 und im Leitungswasser bei 5.55. Das Keimlingswachstum von Avena hat in Abhängigkeit von den H-Ionenkonzentrationen der Lösungen zwei Wachstumsoptima gezeigt: ein kleines Optimum liegt in destilliertem Wasser bei pH 4.5—5.25, ein grosses bei pH 6.25—8.0. Diese Wachstumsoptima werden durch die Ionisation der Plasmakolloide bedingt und ebenso wie der isoelektrische Punkt des Plasmas durch die Salzionen beeinflusst. In Versuchslösungen — 10 oder 15 ccm Lösungen auf 5 Filtrierpapierscheiben — verschiebt sich die Reaktion der Lösungen bald — schon nach 3 Tagen — nach der alkalischen Seite hin (pH 7.2—7.5), also in den Reaktionsbereich des grossen Wachstumsoptimums. Eine Versäuerung der Versuchslösungen — abgesehen von 0.1 n. $(NH_4)_2SO_4$ — wurde unter den gegebenen Versuchsbedingungen im Laufe von 7 Tagen nicht beobachtet.

5. In 0.1 n. Konzentration der Neutralsalzlösungen wird das Keimlingswachstum von Avena, Triticum, Secale und Lens herabgesetzt, durch Li-, NH_4- und Ba-Salze sogar ganz verhindert. Die hemmende Wirkung der Salzionen steigt in 0.1 n. Konzentration nach der lyotropen Reihe der Anionen: CNS>

$NO_3 > Cl > Br > H_2PO_4$, SO_4 und nach folgender Reihe der Kationen: $Li > NH_4 > Ba >> Ca > K > Na > Mg$.

6. In 0.01—0.001 n. Konzentrationen ist die Wirkung einiger Salzionen auf das Wurzel- und Stengel- (Koleoptil-) wachstum der Keimlinge eine spezifische. Das Koleoptilwachstum der Getreidekeimlinge wird von K- und NO_3-Ionen am meisten begünstigt, das Stengelwachstum der Linsenkeimlinge aber von Mg-, SO_4- und H_2PO_4-Ionen. Das Wurzelwachstum aller Keimlingsarten wird von K-, Mg-, SO_4- und Cl-Ionen gefördert, wobei das Ca-Ion zusammen mit anderen Ionen ebenfalls günstig wirkt. Die fördernde Wirkung der Anionen auf das Wurzelwachstum steigt nach der umgekehrten lyotropen Reihe. Die Wirkung der Kationen auf negativ geladene Plasmakolloide ist stärker ausgeprägt und wird von den Salzkonzentrationen mehr als die Anionenwirkung beeinflusst.

7. In 0.0001 n. Konzentration wirken Li-, NH_4- und Ba-Ionen, welche in stärkeren Konzentrationen das Keimlingswachstum am meisten gehemmt haben, stärker fördernd auf das Wachstum der Keimlingselemente als die anderen Ionen. Da aber diese Ionen keinen ernährungsphysiologischen Wert haben, muss ihre Wirkung in dieser Konzentration als eine kolloidchemische (resp. quellungsfördernde) angesehen werden.

8. Die Konzentrationen von optimaler Wirkung sind bei den meisten Neutralsalzen für das Stengel- (Koleoptil-) und Wurzelwachstum die gleichen; es kommen aber auch viele Fälle vor, in denen sie verschieden sind. So liegen sie z. B. bei Nitraten für das Koleoptilwachstum viel höher als für das Wurzelwachstum.

9. Bei der Wirkung der Salzionen auf das Keimlingswachstum spielen die Salzkonzentrationen eine grosse Rolle; ausserdem wird diese Wirkung einerseits durch die Gestaltung des Plasmas in artverschiedenen Keimlingen und Keimlingselementen und andrerseits durch die spezifischen kolloidchemischen und ernährungsphysiologischen Eigenschaften der Salzionen bedingt. Auch die Dauer der Versuche und die Ungleichheit der Reservestoffe in den Samen, besonders deren Salzgehalt, wirken dabei mit.

Es werden zwei Wirkungstypen der Salzionen in drei verschiedenen Konzentrationen aufgestellt.

Literatur.

Aaltonen, V. T. Metsat. Koel. Julk. **9,** 1925.

Abderhalden u. Fodor, A. Fermentf. **1,** 533, 1916; **4,** 191, 1920; **5,** 138, 1921.

Addoms, R. M. Am. Journ. Bot. **10,** 211, 1923.

Adler, L. Bioch. Zeitschr. **77,** 146, 1916.

Aichele, F. u. Lehmann, E. Keimungsphysiologie der Gräser. Stuttgart 1931.

Arndt, C. H. Soil Science **21,** 1, 1926.

Arrhenius, O. Ökologische Studien in den Stockholmer Schären, 1920.

— Bodenreaktion und Pflanzenleben, Leipzig 1922.

— Journ. Gener. Phys. **5,** 81, 1922.

— Zeitschr. f. Pflanzenernähr. u. Düng. **3,** 129, 1928; **4,** 348, 1925; **5,** 195, 1926.

— Kalkfrage, Bodenreaktion u. Pflanzenwachstum, Leipzig 1926.

Atkins, W. R. G. Nature **108,** 80, 485, 1921.

— Notes of the Bot. School Trinity College **3,** 135, Dublin 1922.

— Sci. Proc. R. Soc. Dublin 1924.

Bach, A. Ber. Deutsch. Chem. Ges. **37,** 3755, 1905.

— Bioch. Zeitschr. **31,** 443, 1911.

Bach, A. et Chodat, R. Ber. Deutsch. Chem. Ges. **35,** 1275, 2466, 3943, 1902.

— Bot. Zentralbl. **96,** 452, 1903.

— Bot. Ztg. **63,** 141, 1903.

Bechhold, H. Kolloide in Biologie und Medizin, Dresden-Leipzig 1929.

Becker, A. Landw. Jahrb. **63,** 501, 1926.

Bessenich, F. Jahrb. f. wiss. Bot. **63,** 231, 1924.

Biedermann, W. Fermentf. **4,** 133, 1921.

— Bioch. Zeitschr. **129,** 582, 1922; **135,** 282, 1923; **137,** 35, 1923.

Bierry, H. Recherches sur les diastases etc., Maloine 1911.

— C. R. Ac. Sc. **152,** 443, 465, 1911.

Boas, F. Bioch. Zeitschr. **176,** 349, 1926.

— Die Pflanze als kolloides System, Naturw. u. Landw., München 1928.

Boas, F. u. Merkenschlager, F. Centrbl. Bakt. **55,** 508, 1922.

Bokorny, Th. Pfl. Arch. **111,** 341, 1906.

— Bioch. Zeitschr. **43,** 453, 1912; **50,** 1, 1913.

Borowikow, G. Über die Einwirkung von salzartigen Stoffen auf die Wachstumsgeschwindigkeit der Pflanzen, Odessa 1915 (russisch).

Brauner, L. Jahrb. wiss. Bot. **73,** 513, 1930.

Bredemann, G. Landw. Jahrb. **63,** 369, 1926.

Brenner, W. Öfversigt af Finska Vetensk.-Soc. förhandl. **60,** 19, 1918.

— Ber. Deutsch. Bot. Ges. **38,** 277, 1920.

Brooks, S. C. Proc. Soc. Exp. Biol. and Medic. **22,** 409, 1930.
— Protoplasma **8,** 389, 1929.
Brown, A. J. Proc. Royal Soc. London **81,** 82, 1909.
— Ann. of Bot. **21,** 79, 1906.
Brown, H. T. and Morris, G. H. Journ. Chem. Soc. **57,** 375, London 1890.
Bryan, O. C. Soil Sc. **13,** 271, 1922; **15,** 23, 1923; **15,** 375, 1925.
Chodat, F. La concentration des ions hydrogène du sol etc., Genève 1924.
Cole, S. W. Journ. of Physiol. **30,** 202, 1903.
Collander, R. Soc. Sc. Fenn. Comm. Biol. **2,** 1, 1926.
— Acta Bot. Fenn. **6,** 1, 1930.
Czapek, F. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **28,** 161, 1910.
— Int. Zeitschr. phys.-chem. Biol. **1,** 108, 1914.
— Biochemie der Pflanzen, Bd. I — 1913, II — 1920, III — 1921, Jena.
Dahm, P. Jahrb. wiss. Bot. **63,** 273, 1924.
Dixon, H. Nature **64,** 256, 1901.
Dokan, Th. Kolloid-Zeitschr. **34,** 155, 1924.
Domontowitsch, M. K. Journ. wiss. Landw. Moskau **1,** 191, 521, 1924 (russ.).
Dubrunfaut et Cuisinier. Mémoire sur la saccharif. des fécules, Paris 1882 (zitiert nach Lehmann-Aichele).
Effront. C. R. Ac. Sc. **115,** 1324, 1892.
Eidam. Jahresber. Schles. Ges. f. vaterl. Cultur, Bot. Sect. 1877.
Eisenmenger, W. S. Bull. Torrey Bot. Club **55,** 261, 1928.
Ernström, E. Zeitschr. physiol. Chemie **119,** 190, 1922.
— Bioch. Zeitschr. **141,** 40, 1924.
Euler, H. Chemie der Enzyme I — 1920, II 1 — 1922, II 2 — 1927, München.
Euler, H., Hedelius, Svanberg. Zeitschr. physiol. Chem. **110,** 190, 1920.
Farr, C. H. Bull. Torrey Bot. Club **55,** 223, 529, 1928.
Filter, P. Über die Wasseraufnahme und Keimung der Samen etc., Berlin 1914.
Fischer, A. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **25,** 22, 1907.
Fischer, M. H. Ödem, Moskau 1913 (russ.); Seifen und Eiweissstoffe, Dresden 1922.
Fitting, H. Jahrb. wiss. Bot. **56,** 1, 1915; **59,** 1, 1919.
Fleischer. Beiträge zur Lehre von dem Keimen der Samen der Gewächse, 1851 (zitiert nach Nobbe, 1876).
Fodor, A. Das Fermentproblem, Dresden 1929.
Gassner, G. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **44,** 341, 1926.
— Jahrb. wiss. Bot. **55,** 259, 1915.
Gellhorn, E. Das Permeabilitätsproblem, Berlin 1929.
Groh. Landw. Jahrb. **63,** 483, 1926.
Gurewitsch, A. Jahrb. wiss. Bot. **70,** 657, 1929.
Haberlandt, G. Landw. Centr. 1874, S. 353.
— Ber. Deutsch. Bot. Ges. **8,** 1890.
— Physiologische Pflanzenanatomie, Leipzig 1918.
Haffner. Pfl. Arch. **196,** 15, 1922.
Hansteen, B. Flora **78,** 1894, S. 418.
Hansteen-Cranner, B. Jahrb. wiss. Bot. **47,** 368, 1910.
— Planta **2,** 438, 1926.
Hardy, W. B. Journ. of Physiol. **24,** 301, 1899.

Hardy, W. B. Zeitschr. physik. Chemie **33,** 385, 1900.
Hartig, Th. Bot. Zeitg. **24,** 49, 1866 (zitiert nach Nobbe, 1876).
Harvey, N. Ann. of Bot. **23,** 181, 1901.
— Am. Journ. Physiol. **31,** 335, 1913.
— Intern. Zeitschr. phys. Chemie u. Biol. **1,** 463, 1914.
Hassebrauk, K. Angew. Bot. **10,** 407, 1928.
Herčík, F. Publ. Fac. Sci. de l'Univ. Massaryk **45,** Brünn 1925.
— Planta **6,** 679, 1929.
— Ber. wiss. Biol. 1929.
Hixon, R. M. Medd. Vetenskapsk. Nobel-Inst. **4,** 1, 1920 (zitiert nach Mevius, 1927).
Höber, R. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe, Leipzig 1926.
Hofmeister, Fr. Arch. exp. Pathol. u. Pharm. **24,** 247, 1888; **25,** 3, 1889.
— Arch. exp. Physiol. u. Pathol. **27,** 395, 1890.
Humboldt, A. Aphorismen. Anhang, S. 156, 1793.
Iljin, W. S. Protoplasma **3,** 558, 1928.
Jacobi, B. Flora **86,** 289, 1899.
Janse. Versl. en Med. Kon. Ak. Wet. **4,** 332, Amsterdam 1888 (zitiert nach Pantanelli).
Joffe, I. S. Soil Sc. **10,** 301, 1911.
Kahlenberg u. True. Journ. Am. Med. A. S. **27,** 138, 1896.
— Bot. Gaz. **22,** 81, 1896.
Kaho, H. Acta et Comm. univ. Tartuensis **A V 4,** 1924.
— Biochem. Zeitschr. **117,** 87, 1921; **120,** 125, 1921; **144,** 104, 1924; **151,** 104, 1924.
— Ergebnisse der Biologie **1,** 380, 1926.
Karrer, P. Einführung in die Chemie der polymeren Kohlenhydrate, Leipzig 1925.
Kellner, O. Landw. Versuchsst. **17,** 408, 1874.
Kerner, A. Sitzungsb. d. Nat.-med. Vereins zu Innsbruck 1873.
— Bot. Ztg. **31,** 437, 1873.
Kisch, Br. Int. Zeitschr. phys. Chemie u. Biol. **1,** 60, 1914.
— Naturwiss. **2,** 533, 1914.
Knop, W. Landw. Versuchsst. **2,** 65, 1860; **6,** 81, 259, 265, 1864.
Konsuloff, St. Zellstim.-Forsch. **2,** 113, 1927.
Körnicke, F. Landw. Samenkunde, Berlin 1922.
Körnicke u. Werner. Handbuch des Getreidebaues, Berlin 1923.
Kostytschew, S. Zeitschr. phys. Chemie **85,** 493, 1913.
— Ber. Deutsch. Bot. Ges. **31,** 125, 422, 1913.
Krabbe, G. Jahrb. wiss. Bot. **18,** 346, 1887.
Kuhn, R. Liebigs Ann. Chem. Pharm. **443,** 1, 1925.
— Ber. Deutsch. Chem. Ges. **57,** 1895, 1924.
Kühn, J. Amtsbl. landw. Ver. Kgr. Sachsen 1872.
— Bot. Ztg. **31,** 502, 1873.
Künzel, A. Bioch. Zeitschr. **209,** 326, 1928.
Kurbatow, V. u. Glückmann, S. Protoplasma **8,** 34, 1930.
Lehmann, E. u. Aichele, F. Keimungsphysiologie der Gräser, Stuttgart 1931.
Lepeschkin, W. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **28,** 81, 1910; **29,** 247, 1911; **30,** 528, 1912.

Lepeschkin, W. Kolloid-Zeitschr. **13,** 181, 1913.
— Kolloidchemie des Protoplasmas, Berlin 1924.
Lillie, R. S. Am. Journ. Physiol. **17,** 89, 1907.
Lintner. J. Pr. Chem. **34,** 378, 1886; **36,** 481, 1887.
Loeb, J. Pfl.-Arch. **73,** 422, 1898.
— Bioch. Zeitschr. **66,** 277, 1914.
— Journ. Biol. Chem. **23,** 423, 1915.
— Eiweisskörper, Berlin 1924.
Loo, Th. Bull. Dep. Biol. **10,** 1, Canton 1931.
— Journ. Fac. Agric. **30,** 1, Sapporro 1931.
Loew, O. Ann. Bot. **16,** 590, 1902.
— Flora **91,** 264, 1902; **102,** 96, 1911.
— Bull. Coll. Agric. Tokyo **5,** 461, 1903.
Lundegärdh, H. Bioch. Zeitschr. **146,** 564, 1924.
— Kungl. Sv. Vetensk. handl. **47,** 3, 24, 1911.
Lundegärdh, H. u. Morávek, V. Bioch. Zeitschr. **149,** 151, 291, 1924.
Merkenschlager, F. Keimungsphysiologische Probleme, Naturw. u. Landw., München 1924.
Mevius, W. Zeitschr. f. Bot. **16,** 641, 1924.
— Reaktion des Bodens u. Pflanzenwachstum, Naturw. u. Landw., München 1927.
— Jahrb. wiss. Bot., **66,** 183, 1927; **69,** 119, 1928.
Mevius, W. u. Engel, H. Planta **9,** 1, 1929.
Michaelis, L. Die Wasserstoffionenkonzentrationen, Berlin 1922.
Michaelis, L. u. Davidson, H. Bioch. Zeitschr. **35,** 386, 1911.
Michaelis, L. u. Pechstein, H. Bioch. Zeitschr. **59,** 79, 1914.
Micheels, H. Bull. Soc. Chim. Belg. **21,** 198, 1907.
— Arch. Intern. Physiol. **4,** 410, 1907.
— Bull. Acad. R. Belg., Cl. Sci. 1909, S. 1076; 1913, S. 831.
— Int. Zeitschr. f. phys. Chemie u. Biol. **4,** 1916.
Moraczewski u. Hamerski. Bioch. Zeitschr. **208,** 299, 1929.
Nabokich, A. J. Zur Frage der Reizagenzien des Wachstums, Odessa 1908 (russisch).
Neuberg, C, Bioch. Zeitschr. **83,** 244, 1917; **88,** 432, 1918.
Niethammer, A. Zellstim.-Forsch. **1,** 257, 1925.
— Jahrb. wiss. Bot. **67,** 223, 1927.
— Bioch. Zeitschr. **185,** 205, 1925.
Niklewski, B., Krause, A. u. Lemańczyk, K. Jahrb. wiss. Bot. **69,** 101, 1928.
Nobbe, F. Handbuch der Samenkunde, Berlin 1876.
— Landw. Versuchsst. **7,** 371, 1865; **8,** 392, 1866; **9,** 71, 228, 1867.
Nobbe, Schroeder u. Erdmann. Über die organische Leistung des Kaliums in der Pflanze, Chemnitz 1871.
Noll. Flora **81,** 36, 1895.
Nõmmik, A. Acta et Comm. Univ. Tartuensis **A XV 1,** 1928.
— Agronoomia 1928, Anhang (estnisch).
Olsen, G. Studies in the hydrogenion concentr. etc., Kopenhagen 1923.
— Compt. Rend. Lab. Carlsborg **15, 1,** 1923; **16,** 2, 1925.
Osborne, Th. B. The proteins of the wheat kernels, Washington 1907.

Osborne, Th. B. Am. Journ. Physiol. **22,** 423, 1908.
Osborne, Th. B. and Harris, J. F. Am. Journ. Physiol. **17,** 223, 231, 1906.
Osterhout, W. J. V. Science **39,** 544, 1914.
— Bot. Gaz. **59,** 61, 1919.
— Journ. Gener. Physiol. **1,** 299, 1919; **8,** 131, 1925.
Ostwald, Wo. Koll.-Zeitschrift **38,** 356, 1923.
— Pfl. Arch. **108,** 111, 1905.
Otto. Allg. Gartenz. 1849, S. 263 (zitiert nach Nobbe, 1876).
Overton, E. Vierteljahrsschr. Naturf.-Ges. Zürich **40,** 1, 1895; **44,** 88, 1899.
— Studien über Narkose, Jena 1901.
— Pfl. Arch. **92,** 115, 1902; **105,** 76, 1904.
Palladin, W. Ber. d. Bot. Ges. **23,** 240, 1905; **26,** 378, 1908; **26,** 389, 1908.
— Bioch. Zeitschr. **44,** 318, 1912; **128,** 491, 1922.
Palladin, W. u. Kostytschew, S. Zeitschr. physiol. Chemie **48,** 214, 1906.
Pantanelli, E. Jahrb. wiss. Bot. **56,** 689, 1915.
— Protoplasma **7,** 129, 1929.
Pauli, W. Ber. chem. Physiol. u. Pathol. **3,** 225, 1902; **5,** 27, 1903; **7,** 531, 1905.
— Pfl. Arch. **136,** 483, 1910.
Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie, Leipzig 1881.
— Unters. Bot. Inst. Tübingen **2,** 179, 1886.
— Studien zur Energetik der Pflanzen, Leipzig 1892.
— Druck und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen, Leipzig 1893.
Popoff, M. Zellstim.-Forsch. **1,** 257, 265, 1925; **2,** 105, 1927.
Popoff u. Paspaleff. Zellstim.-Forsch. **1,** 39, 1925.
Popoff, Paspaleff u. Dobreff. Zellstim.-Forsch. **2,** 131, 153, 1927; **3,** 1, 1927.
Popoff u. Seisoff. Bioch. Zeitschr. **159,** 79, 1925.
Porges, A. und Neubauer, E. Bioch. Zeitschr. **7,** 167, 1907.
Porodko, Th. M. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **44,** 7, 80, 1926.
Port, J. Bioch. Zeitschr. **166,** 105, 1925; **170,** 377, 1926.
— Protoplasma **1,** 566, 1927; **2,** 401, 1927.
— Acta et Comm. Univ. Tartuensis **A VIII 5,** 1928.
— Landw. Jahrb., Sonderband — Wiss. Anstalten, 1929, S. 25.
Prianischnikow, D. N. Ergebnisse der Biologie **1,** 407, 1926.
Pringsheim, E. G. Planta **11,** 528, 1930.
Puriewitsch, K. Jahrb. wiss. Bot. **31,** 1, 1898.
Reed, G. M. and Haas, A. R. C. Am. Journ. Bot. **11,** 78, 1924.
— Hilgardia **2,** 67, 1926.
Remond. Courrier de l'Ain 1828 (zitiert nach Nobbe, 1876).
Rippel, A. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **36,** 202, 1918.
Risse, O. Pfl. Arch. **212,** 375, 1926; **213,** 685, 1926.
Robbins, W. J. Am. Journ. Bot. **10,** 412, 1923.
Rona, P. u. and. Bioch. Zeitschr. **160,** 490, 1924.
Rona und Kleinmann. Bioch. Zeitschr. **150,** 444, 1924.
Rona und Mislowitzer. Bioch. Zeitschr. **140,** 517, 1923; **146,** 1, 1924.
Rudolfs, W. Soil Sc. **11,** 277, 1921; **20,** 15, 1925.
Ruhland, W. Bioch. Zeitschr. **54,** 59, 1913.
Kolloid-Zeitschr. **14,** 48, 1914.

Ruhland, W. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **31,** 304, 553, 578, 1913.
— Zeitschr. f. Bot. **1,** 747, 1909.
Ruhland, W. und Hoffmann, C. Planta **1,** 1, 1925.
Sabalitschka-Schulze. Fermentforsch. **8,** 428, 1925.
Sachs, J. Physiologische Untersuchungen über die Keimung der Schminkbohne, Leipzig 1859. Landw. Versuchsst. **2,** 1860.
— Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Leipzig 1882.
Salter, R. M. and Mc Ilvaine, T. C. Journ. Agr. Res. **19,** 73, 1920.
Saussure. Recherches chimiques sur la végétation, Paris 1804 (zitiert nach Czapek).
Schäfer, A. Untersuchungen über die Keimungsbedingungen der Samen von Rotklee, Jena 1907.
Schaffnit, E. Mitt. Deutsch. Landw. Ges. **42,** 1925.
Schroeder, H. Flora **2 (102),** 186, 1911.
Schwendener, A. u. Krabbe, G. Jahrb. wiss. Bot. **25,** 323, 1893.
Spiro, K. Bioch. Zeitschr. **93,** 384, 1919.
— Hofm. Beitr. **4,** 300, 1903; **5,** 276, 1904.
— Centralbl. f. allg. Pathol. **33,** 1, 1923.
Stoklasa, J. u. and. Bioch. Zeitschr. **88,** 292, 1918; **91,** 37, 1918; **128,** 35, 1922.
Tröndle, A. Arch. Sc. phys. et nat. **45,** 38, 167, 1918.
— Jahrb. wiss. Bot. **48,** 171, 1910.
Úlehla, V. Protoplasma **3,** 469, 1928.
Vonhausen. Heyer's Forst- und Jagdzeitg. 1858, S. 461 (zit. nach Nobbe, 1876).
Warburg, O. Pfl. Arch. **158,** 1914.
— Bioch. Zeitschr. **153,** 479, 1924.
Wherry, E. T. Ecology **1,** 42, 1920.
— Ann. Rep. Sm. 1922.
Wieland, H. Ber. Chem. Ges. **47,** 2085, 1914; **54,** 2353, 1921.
— Arch. exp. Pathol. u. Pharm. **86,** 92, 1920; **87,** 1921.
Willstätter, R. u. Steibelt, W. Zeitschr. f. physiol. Chemie **111,** 168, 1920.
Willstätter, Kuhn u. Sobotka. Zeitschr. f. physiol. Chemie **129,** 33, 1923.
Wittmack, K. Landwirtschafliche Samenkunde, Berlin 1922.
Wohlgemuth, J. Bioch. Zeitschr. **9,** 10, 1908.
Wolfe, H. S. Bot. Gaz. **82,** 89, 1926.
Wortmann. Bot. Zeitg. **47,** 229, 1889.
Zaleski, W. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **24,** 285, 1906; **32,** 87, 1914.
Zollitsch, L. Flora **22 (122),** 93, 1927.

Inhalt.

I. Teil.

1. Einführung 3
2. Methodisches 6
3. Vorversuche 10
   1) Die Wirkung der Wassermenge des Keimbettes auf das Keimlingswachstum 10
   2) Die Wirkung der Salze in verschiedenen Konzentrationen auf die Quellung der Samen 13
   3) Die Wirkung der H-Ionenkonzentrationen auf das Keimlingswachstum 19
   4) Die Wirkung der Salzionen auf die Enzymtätigkeit 35

II. Teil.

Spezialversuche.

1) Versuche mit *Avena sativa* 53
2) „ „ *Triticum vulgare* 67
3) „ „ *Secale cereale* 81
4) Die Wirkung der Salzionen auf das Gesamtwachstum der Getreidekeimlinge 90
5) Die Wirkung der Salzionen auf das Wachstum der Linsenkeimlinge 97
6) Die Wirkung einiger Salzkombinationen auf das Keimlingswachstum von *Triticum vulgare* und *Lens esculenta* 114
7) Die Wirkung der Salzionen auf das Längenwachstum, Roh- und Trockengewicht von *Triticum vulgare* 122

III. Teil.

Diskussion der Versuchsergebnisse 130
Literatur 161

CHOROGENESE UND GRENZVERSCHIEBUNG

VON

E. MARKUS

TARTU 1932

K. Mattiesens Buchdruckerei Ant.-Ges., Tartu 1932.

1. Chorogenese.

Vor dem Naturforscher liegt ein Hochmoor, ein See, ein Fluss, eine Höhle, eine Steppe, ein Meer, eine Stadt, eine Landschaft oder überhaupt ein Naturkomplex. Der Naturforscher fragt: wie ist dieser Naturkomplex entstanden, welches ist seine Entwicklungsgeschichte und welche Veränderungen macht dieser Naturkomplex in der Gegenwart durch?

Es verändern sich einzelne *Elemente des Naturkomplexes.* Der geologische Untergrund der Chibinä-Gebirge besteht aus Nephelin-Syenit. Die Lufttemperatur schwankt auf der Halbinsel Kola oft um 0° und der Spaltenfrost spielt hier eine grosse Rolle: in die Spalten des Syenits dringt Wasser und bildet Eis, infolgedessen zerfällt der Nephelin-Syenit in grosse Felsblöcke. Die Blockfelder des Syenits bedecken oft mehrere Hektare und beherbergen gewöhnlich keine Vegetation. Diese Blöcke, die $^1/_2$ — 2 m im Durchmesser betragen und aus grossen Mineralien (Ramsay-Hackman 1894) bestehen, zerfallen allmählich in ihre Bestandteile, weshalb ihre nächste Umgebung fast immer mit Kies bedeckt ist. Besonders intensiv zerfällt der Nephelin-Syenit in den höherer Teilen der Gebirge, so dass die Blöcke auf den Gipfeln von Chibinä endgültig zerfallen sind. Gewaltige Trümmerfelder werden auch in Nordschweden (Högbom 1925—1927), in arktischen Ländern (Högbom 1913) usw. beobachtet.

In ähnlicher Weise verändern sich die Böden des Podsolmoores in Jätasoo (Markus 1925 b), die Vegetation der Mangroveküste (Freyberg 1930, S. 110), das Relief von Nordestland (Ramsay 1931) usw.

Es wird auch die Veränderung *eines Naturkomplexes als Ganzen* beobachtet. Schon vor 16 Jahren lieferte Post ein klassisches Bild von dem Entwicklungsgang eines Quellmoores. Im Untergrunde des Quellmoores von Alvastra (Post 1916) liegt

Kalktuff, der einen Abschnitt von Moosdy enthält und mit Seekalk bedeckt ist (Abb. I). Dann folgt Cladium-Phragmitestorf und noch höher Magnocaricetumtorf, zwischen denen Wiesenkalk konstatiert wird. Der Kalktuff wurde aus Quellwasser in trockener borealer Zeit abgelagert, als das Niveau des Tåkern-Sees tief lag. Nach der Bildung des Kalktuffes begann die feuchte atlantische Zeit; die Umgebung der Quelle wurde sehr feucht;

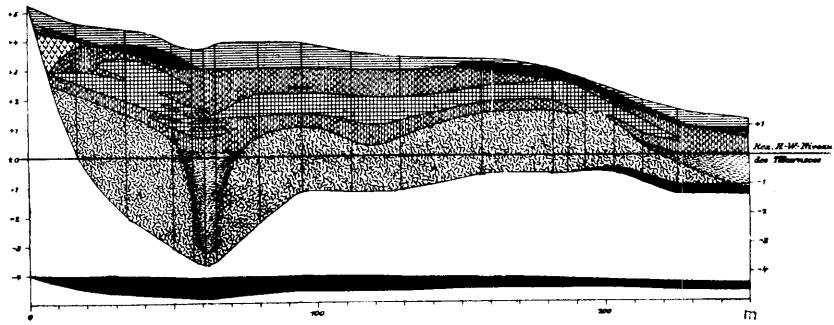
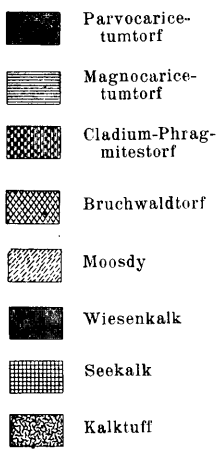


Abb. I. Profil durch das Alvastraer Quellmoor (nach Post 1916).



infolgedessen lagerte sich hier Seekalk ab. In der trockenen subborealen Zeit entstand Cladium-Phragmitestorf. Der Magnocaricetumtorf gehört zu dem Subatlanticum.

Unter der *Chorogenese* verstehen wir die Entstehung eines Naturkomplexes, seine Veränderungen und seine ganze Entwicklungsgeschichte.

Das Wort „Chorogenese" stammt von den griechischen Wörtern *χώρα* — Örtlichkeit, Landstrich, Land, Gebiet, Landschaft und *γένεσις* — Entstehung und bedeutet so die Entwicklung einer Örtlichkeit, einer Landschaft, eines Naturkomplexes. Vom Worte *χώρα* stammen die Bezeichnungen vieler anderer geographischer Begriffe. Hettner (Hettner 1927) betrachtet die Geographie als eine chorologische Wissenschaft. Teile der Geographie sind die Chorologie, die Chorographie u. a. Sölch (Sölch 1924, S. 27) und Penck (Penck 1928, S. 41) bezeichnen bestimmte Landschaften als Choren. In der Pflanzengeographie werden die Ausdrücke Synchorologie — Gesell-

schaftsverteilung, chorologie sélective, unités chorologiques (Jaccard 1922, Pavillard 1923, Braun-Blanquet u. Pavillard 1925, S. 10) angewendet.

Dem Begriffe „Chorogenese" sind die Begriffe der Morphogenese, der Sukzession u. a. verwandt. Die Morphogenie (von μορφή — Form, Gestalt und γίγνομαι — ich entstehe) hat die Form der geographischen Objekte im Auge, während die Chorogenie den Entwicklungsgang einer Landschaft als Ganzes behandelt. Unter der Sukzession (von succedere — nachfolgen) versteht man in der Pflanzengeographie eine Reihe von Pflanzengesellschaften, die in einer Lokalität aufeinanderfolgen (Rübel 1913, S. 903—906). So untersucht die Sukzessionslehre die Veränderungen nur eines bestimmten Elementes des Naturkomplexes (Furrer 1922) und bildet demnach einen Teil der Chorogenie. Doch ist es nicht zweckmässig, diesen Begriff auf die Landschaft auszudehnen: die Landschaft verändert sich sehr langsam, und es wird bei der Chorogenese gewöhnlich kein Aufeinanderfolgen verschiedener Landschaften an ein und demselben Ort beobachtet.

Die Chorogenie befindet sich heute im Entstehungsstadium. Doch gibt es schon Wissenschaften, die die Veränderungen einzelner Elemente der Naturkomplexe betrachten. Mit besonderer Aufmerksamkeit wird die Entstehung der Oberflächenformen behandelt (Passarge 1920). Die Sukzessionslehre widmet sich der Untersuchung der Vegetation (Clements 1928 u. a., Cowles 1911, Shantz 1917, Lüdi 1920), die Klimatologie — der Veränderung des Klimas. Grosse Fortschritte hat die Pedologie in der Untersuchung der Entstehung von Böden gemacht (Dokučajev 1883, Glinka 1908) usw. Anderseits gibt es Wissenschaften, die die Entwicklung spezieller Naturkomplexe behandeln. Wichtige Unterschungen werden der Entstehung der Moore gewidmet. Die Speläogenie — eine Abteilung der Speläologie — behandelt speziell die Entwicklung von Höhlen. Die Entwicklungsweise der Seen wird sogar der Klassifikation der genannten Naturkomplexe zugrunde gelegt. Es verdienen unsere Aufmerksamkeit die Untersuchungen der Entstehung von Steppen und von Städten. Die Paläogeographie beschäftigt sich mit der Entwicklungsgeschichte grosser geographischer Einheiten (Kontinente, Meeresbecken).

Die Chorogenie entlehnt den erwähnten Wissenschaften die ihr passenden Methoden, stellt spezielle Prinzipien auf, nach denen

sie diese Methoden einrichtet, schafft neue Untersuchungsmethoden und wendet alle aufgestellten Prinzipien und Methoden auf die verschiedenen Naturkomplexe und ihre Elemente an. Ihrerseits bietet die Chorogenie ihre Hilfe anderen Wissenschaften an: die Sukzessionslehre benutzt die pedologischen (Markus 1925 d), die Klimatologie die geologischen Methoden (Arldt 1920, Köppen-Wegener 1924), usw.

2. Elementare Veränderungen.

Der Entwicklungsgang eines Naturkomplexes ist aus einer Anzahl elementarer Veränderungen zusammengesetzt.

Es kann eine Veränderung der *Form* des Naturkomplexes vor sich gehen. So wachsen die Palsat, d. h. die Riesenbulten der lappländischen Moore in die Höhe (Auer 1927, Kap. VI) und bilden eine gewölbte Oberfläche. Bei der Veränderung der Form von Höhlen (Czoernig-Czernhausen 1926) entstehen wunderliche Gänge, Hallen, Eispaläste, Labyrinthe.

Weiter betrachten wir an den Naturkomplexen Veränderungen der *Dimensionen*. Diese Dimensionen wachsen oder nehmen ab sowohl in vertikaler als auch in horizontaler Richtung. Bekannt ist das Höhenwachstum der Hochmoore (Du Rietz-Nannfeldt 1925, S. 4) und der Kjökkenmöddinger (Schürmann 1931, S. 917—918), weiter die Abnahme der Tiefe von Seen, das Eindringen eines Kohlenbergwerkes in die Tiefe, das Bauen von Bahntunneln in Grossstädten, die Vergrösserung des Durchmessers des Moores von Moorisoo (Markus 1929) usw.

Ebenso können sich die Fläche und der Kubikinhalt der Naturkomplexe verändern. Nach Berg (Berg 1922) geht in Afrika, Turkestan usw. eine Verkleinerung der Trockenzone vor sich. Die alten Karten von Tallinn zeigen, dass diese Stadt sich allmählich erweitert. Im Anschluss an die grossen Grotten der Karstlandschaften entstehen kleinere Höhlen.

Wichtig sind die *Grenzverschiebungen* der Naturkomplexe. Im Valgesoo von Alatskivi verschiebt sich die Grenzlinie des Moores in der Richtung des Waldes (Markus 1929). Die Stadtpläne von Tartu (Tartu 1927, Plan 3) zeugen von einer starken Erweiterung dieser Stadt in südwestlicher Richtung. In Nord-

europa wird eine Verschiebung der Grenzlinie des Waldes und der Tundra konstatiert (Wigge 1927, S. 231—241, Tanfiljev 1911). In den Höhlen können wir Verschiebungen der Grenzflächen beobachten. Die untere Grenzfläche von London dringt beim Bauen der Untergrundbahnen und ihrer Stationen in die Tiefe vor.

Endlich gehören zu den elementaren Veränderungen eines Naturkomplexes seine *Gliederveränderungen*. In einem Naturkomplex kann ein neues Glied erscheinen. In Hochmooren z. B. bilden sich Schlenken (Bogdanowskaya-Guihéneuf 1928), in Seen Gyttja, in skandinavischen Mooren Bäche (Osvald 1923, Taf. I), in Karstlandschaften Höhlen. Oft verschwinden bestimmte Glieder der Naturkomplexe. In Podsolmooren zerfällt der Ortstein (Markus 1925), in Wüsten trocknen Flüsse aus. Oft kommt eine Veränderung der Glieder des Naturkomplexes vor. Im Podsolmoore von Jätasoo verwandelt sich der schwarzbraune Bodenhorizont allmählich in eine dunkle Schicht (Markus 1925 b); in einem drainierten Bruchwaldmoor wird die Vegetation des Moores von Waldpflanzen verdrängt (Markus 1929).

Die elementaren Veränderungen können sowohl gemeinschaftlich als auch getrennt auftreten. In Hochmooren wird bei ihrem Wachstum in die Höhe gleichzeitig die Vergrösserung ihrer Fläche und ihres Kubikinhalts beobachtet, die Verschiebung ihrer Grenzfläche in vertikaler Richtung konstatiert, das Erscheinen von Schlenken und anderen neuen Gliedern in ihnen festgestellt. In einem schwach versumpften Podsolmoor aber findet oft nur eine Veränderung seines schwarzbraunen Bodenhorizonts statt, während die Dimensionen dieses Naturkomplexes unverändert bleiben.

Die Grenzverschiebung stellt eine spezielle Erscheinung der Chorogenese dar und ist mit der letzteren nicht ohne weiteres identisch. Im Hochmoore von Laukasoo (20 km nach NO von Tartu) wird eine Gruppe von Veränderungen festgestellt, die allen Hochmooren eigen sind (Höhenwachstum, Erscheinen von Schlenken u. drgl.). Doch ist dieses Moor von einer stark geneigten Erdfläche umgeben; infolgedessen bleibt die Grenzlinie des Laukasoo fast unverändert. In Städten werden zuweilen innere Stadtteile umgebaut, während die Grenzen der Stadt unverändert bleiben können. Die Bildung neuer Sedimente in den Seen ruft nicht immer eine Verschiebung ihrer Grenzen hervor.

Ebenso decken sich die Grenzverschiebung und die Sukzession keineswegs. Der Chorogenese ist ein Naturkomplex als Ganzes, der Sukzession nur eines seiner Elemente — die Vegetation — unterworfen. Anderseits können sich verschieben sowohl pflanzengeographische Grenzen als auch Grenzlinien ganzer Landschaften. Kurz gesagt, „Grenzverschiebung" und „Sukzession" können sich kreuzen (Sigwart 1921, S. 376); doch stellen sie keine identischen Begriffe dar, wie der Botaniker H. Gams meint (Peterm. Mitteil. 1928, S. 242).

3. Chronologische Reihenfolge.

Bei der Untersuchung der Entwicklungsgeschichte eines Naturkomplexes muss man oft feststellen, welches von zweien ihrer Glieder früher und welches später entstanden ist.

Ein entstehendes Glied des Naturkomplexes *setzt sich auf ein früher gebildetes Glied.* In chronologischer Reihenfolge sind abgelagert Sedimente in Meeren (Devon, Karbon usw.), Seeablagerungen (Gyttja u. a.), Schichten von Torf in Mooren usw. Es wird untersucht, welche Glieder des Naturkomplexes in ähnlicher Weise abgelagert werden, welche von zwei einander deckenden Gliedern gleichzeitig gebildet sind und in welchen Fällen die normale Reihenfolge der Glieder gestört ist. Bei der Untersuchung der Steppen z. B. finden wir oft Lösshorizonte, die eine relikte Schwarzerde bedecken (Krokos 1916): der Humusboden und der Löss sind in Steppen in chronologischer Reihenfolge abgelagert. Die drei Horizonte (A_1, A_2, B) eines podsolierten Sandbodens, die sich decken, können im Gegenteil gleichzeitig entstehen. Eine normale Reihenfolge der Glieder von Naturkomplexen stören Erdkräfte (Faltenüberschiebungen, vulkanische Tätigkeit), Tiere (Tierlöcher), Pflanzen (Wurzelröhren), der Mensch (Gruben, Gräben, Bergwerke) u. drgl. In ähnlichen Fällen wird ein anderes Prinzip angewendet.

Ein neues Glied wird zwischen den früher gebildeten Gliedern abgelagert. Doch kann *ein früher vorhandenes Ganzes* erkannt und aus ihm ein in dieses Ganze eingedrungenes Glied ausgesondert werden. Verbreitet sind die hohlen Glieder der Naturkomplexe, die durch Erosion entstehen. Den nördlichen

Teil von Estland charakterisieren unterirdische Bäche, deren Betten im Kalkstein verborgen sind (Jõelähtme). Im Kreuzungsgebiet estländischer Oser und Drumlins werden oft langgestreckte, ovale, in NW-SO Richtung verlaufende Drumlins beobachtet, die mit Moränenlehm bedeckt sind, in ihrem inneren Teil fluvioglaziales Material enthalten und eine gewölbte ruhige Oberfläche haben. In diesen Drumlins finden wir tiefe Schüsseln, die $^1/_2$—1 km im Durchmesser betragen (Rakke). Andere Drumlins sind von schmalen Tälern durchquert (Edro). In vielen Fällen werden ganze Abschnitte von den Drumlins abgeteilt. In allen diesen Fällen kann das Vorhandensein eines Drumlins als früher vorhandenes Ganzes festgestellt werden. Die Schüsseln, Täler u. a. sind Glieder, die mit einem Drumlin nicht harmonieren und erst nach seiner Ablagerung entstanden sind.

Neben hohlen Gliedern lenken auf sich unsere Aufmerksamkeit volle Glieder des Naturkomplexes, worin abgetragenes Material durch neues Material ersetzt ist. In die Schwarzerde der osteuropäschen Steppen wurden vor Jahrtausenden tiefe Gruben gelegt und in ihnen Kurgane aufgeschüttet. Die weggetragenen Teile von estländischen Drumlins sind oft durch Hügellandschaften ersetzt (Kärde).

Ein neues Glied verdrängt zuweilen bestimmte früher entstandene Glieder und besetzt die zwischen den letzteren gebildete Hohlform (Intrusionen).

Es muss aber erwähnt werden, dass, wenn in einer normalen Gruppe bestimmter Glieder sich ein dieser Gruppe fremdes Glied befindet, man nicht immer feststellen kann, ob das fremde Glied später oder früher entstanden ist, als die anderen Glieder der Gruppe. Es wurde früher gezeigt (Markus 1929, S. 107), dass das blosse Vorhandensein einiger fremder Pflanzenarten in einem Abschnitt der Pflanzendecke nichts über die Entstehungsweise der entsprechenden Assoziation sagt.

4. Gliederveränderung.

Bei der Entwicklung eines Naturkomplexes entsteht in ihm ein bestimmtes Glied. Es wächst allmählich und erreicht einen Zustand, in dem seine typischen Eigenschaften (Mächtigkeit, Festigkeit, Intensität der Farbe usw.) am meisten entwickelt sind.

Später beginnen die typischen Eigenschaften dieses Gliedes abzunehmen, und zuletzt verschwindet das Glied. So werden in einem Naturkomplex entstehende, reife und atrophische Glieder beobachtet (Abb. II).

Nicht immer machen die Glieder eines Naturkomplexes den beschriebenen Entwicklungsgang durch. Zuweilen dringen plötzlich in eine Landschaft neue Glieder ein (Erscheinen von Laven in vulkanischen Landschaften), oder die vorhandenen Glieder verschwinden in kurzer Zeit (Verschwinden von Quellen bei Erd-

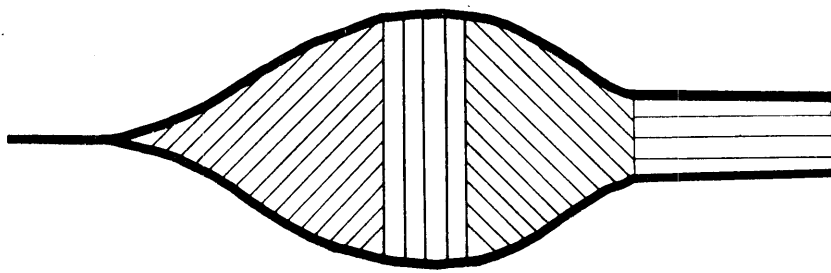


Abb. II. Typischer Entwicklungsgang der Glieder eines Naturkomplexes.

beben). Besonders interessieren uns die Reliktglieder der Naturkomplexe, die sich in letzteren erhalten und sich dabei fast gar nicht verändern (Baumstubben im Torf).

Unsere Aufmerksamkeit lenken diejenigen Glieder auf sich, die die *Richtung ihrer Veränderung* leicht erkennen lassen. Wenn Ackerfelder estländischer Kameslandschaften verlassen werden und das Ackerland sich mit Wald bedeckt, so entsteht in der Kulturschicht des Bodens eine grauweisse Abteilung, und der Boden besteht dann aus vier Horizonten: dem Humus-, dem grauweissen, dem dunklen und dem rostbraunen Horizont (Markus 1930, S. 7). Das Vorhandensein eines solchen Sandbodens in den Kameslandschaften zeigt deutlich, dass die Kames früher von Äckern eingenommen waren, die durch Wald verdrängt wurden.

Die Podsolmoorböden werden charakterisiert, wie bekannt, durch einen Humus-, einen mächtigen grauweissen Podsol- und einen schwarzbraunen Horizont, wobei der letztere an Humusstoffen und Aluminium stark angereichert ist (Frosterus 1913—1914). Bei dem Vordringen des Moores in den Wald bildet sich zwischen dem grauweissen und dem schwarzbraunen Horizont eine dunkle

Schicht, die den schwarzbraunen Horizont allmählich verdrängt (Markus 1925 b), und an Stelle des grauweissen und schwarzbraunen Horizonts bildet sich eine schmutzig graubraune Schicht, worin der Prozentsatz des kolloiden Humus mit der Tiefe rasch abnimmt (Tamm 1931, S. 212 u. 369). So zeigt die dunkle Schicht eines Podsolmoorbodens, die zwischen dem Podsol- und dem schwarzbraunen Horizont liegt, dass im Gebiet des entsprechenden Podsolmoores eine Vergrösserung des Feuchtigkeitsgehalts vor sich geht (Markus 1926).

Beim Vordringen des Waldes in die Steppe erscheint im oberen Horizont der Schwarzerde eine graue Farbe, wobei in den tieferen Teilen des Bodens sich ein dunkler Horizont erhält (Vityn 1924) Beim Vorrücken der Steppe in den Wald dagegen entsteht ein Boden, worin der frühere rostbraune Horizont des Podsolbodens sich mit einer humusreichen Schicht bedeckt (Florov 1927, S. 219). So zeugt eine aus dem Humus-, dem grauen und dem dunklen Horizont bestehende Schwarzerde von einer Grenzverschiebung zwischen Wald und Steppe in der Richtung der letzteren. Böden mit einem humusreichen und einem rostbraunen Horizont aber sind Merkmale einer Grenzverschiebung in der entgegengesetzten Richtung.

Bei der Brandung bildet sich in einer Steilküste eine Hohlkehle (Passarge 1920, S. 385), d. h. eine glatte, flach gewölbte Einbuchtung, die sich allmählich in eine Strandstufe verwandelt. Solche Strandstufen werden von uns als Zeugen der Wirkung des Wasser benutzt.

5. Konnexion.

Vor dem Forscher liegen zwei Naturkomplexe. Er untersucht ein Glied des einen und ein Glied des anderen und stellt fest, ob diese Glieder sich gleichzeitig oder zu verschiedenen Zeiten gebildet haben.

Man benutzt dabei Dinge, die in verschiedenen Gliedern der Naturkomplexe vorkommen und sich dem Gesetze der *Evolution* unterordnen: wenn die zu untersuchenden Glieder zweier Naturkomplexe identische Dinge enthalten, so sind sie gleichzeitig entstanden. So wird die Synchronität geologischer Ablagerungen durch Untersuchungen von Leitfossilien, Artefakten u. a. festgestellt.

Weiter zieht man diejenigen Dinge in Betracht, die sich bei den Schwankungen der *Existenzbedingungen* der Naturkomplexe verändern. In den Quellmooren von Alwastra und Kärna (Post 1916) wurde folgendes Bild beobachtet:

Alwastra		Zeit		Kärna	
Schichten	Existenzbedingungen	Merkmale	Bezeichnung	Existenzbedingungen	Schichten
Kalktuff (unterste Schicht)	Bestimmte Existenzbedingungen	trocken	Ancylus-Maximum		
Seekalk	Die Zeit war feuchter als früher	feucht	atlantische Zeit	Bestimmte Existenzbedingungen	Kalktuff
Gladium-Phragmitestorf	Die Zeit war trockener als bei der Bildung von Seekalk	trocken	subboreale Zeit	Die Zeit war trockener als früher	Sumpftorf
		feucht	subatlantische Zeit	Die Zeit war feuchter als bei der Bildung des Sumptorfes	Kalktuff

Bei der Parallelisierung der Existenzbedingungen der genannten Quellmoore stellen wir fest, dass der Seekalk von Alvastra und der unterste Kalktuff von Kärna synchrone Bildungen darstellen. In ähnlicher Weise behandelt man die Synchronität glazialer und interglazialer Ablagerungen usw.

Bedeutende Fortschritte werden durch Untersuchungen der Eigenschaften solcher Dinge gemacht, die sich bei der Veränderung der Existenzbedingungen der Naturkomplexe verändern. Zur Zeit der Bildung des Bändertones lagerte sich im Sommer Sand, im Winter Ton ab, wobei in wärmeren Zeiten mächtigere und in kälteren schmälere Bänder entstanden. Auf Grund der Reihung und Mächtigkeit der Schichten des Bänder-

tones konstruiert man nach der Methode De Geers Diagramme, die die Jahresschichten verschiedener Orte verbinden lassen. Ebenso ermöglicht die pollenanalytische Methode von Post synchrone Glieder verschiedener Moore festzustellen.

In ähnlicher Weise können vielleicht viele andere Eigenschaften der Naturkomplexe in Betracht gezogen werden: man kann nämlich diejenigen vom Klima abhängigen Eigenschaften parallelisieren, die sich in verschiedenen Naturkomplexen von unten nach oben regelmässig verändern, wie z. B. der Prozentsatz von kohlensaurem Kalk in den Schwarzerde- und Lössschichten der Steppen (Florov 1927, S. 213) usw.

Bei der Anwendung der historischen Methode verwenden wir Aufzeichnungen des Menschen, Urkunden u. drgl., die die Entstehungszeit verschiedener Naturkomplexe und ihrer Glieder feststellen lassen.

Die geologische Zeit wird mit der historischen durch Untersuchungen von Artefakten verbunden, die in bestimmten geologischen Ablagerungen gefunden werden (Ramström 1927, S. 9, Hofmann 1928, Beck 1930, S. 42—54).

6. Grenzverschiebung.

Begriffe.

Vor uns liegen zwei Naturkomplexe A und B (Abb. III). Im Gebiete von K existierte früher der Naturkomplex B. Heute befindet sich in diesem Gebiete der Naturkomplex A. Man sagt dann, dass die Grenze zwischen A und B sich in der Richtung des B verschiebt. Wenn z. B. das Grenzgebiet (K) des Waldes (B) und der Tundra (A) in der Vergangenheit mit Wald bedeckt war und in der Gegenwart von einer Tundra eingenommen wird, so rückt die Tundra in den Wald vor.

Das Vorrücken eines Naturkomplexes kann als Transgression, sein Zurückweichen als Regression bezeichnet werden.

Die Grenzverschiebung kann sowohl in den topographischen, als auch in den klimatischen, anthropogenen u. a. Komplexreihen (Markus 1925 e) vorkommen. In Alatskivi rückt das junge Moor ins Podsolmoor vor und das letztere in den flachen

Wald (Markus 1929). Die genannten Naturkomplexe bilden eine topographische Reihe. Beim Vordringen des Ackerlandes in den Wald haben wir es mit einer anthropogenen Reihe zu tun. Die tropischen Regenwälder am Kongo, die Savannen im Sudan und die Wüste Sahara bilden eine klimatische Reihe von Naturkomplexen, und in dieser Reihe verschiebt sich die Trockengrenze (Penck 1913).

Wenn ein Naturkomplex des Festlandes in der hydrologischen oder einer ihr äquivalenten Reihe vorrückt, so wird dieses Vorrücken als positiv oder negativ bezeichnet. Wenn der Naturkomplex B mehr Feuchtigkeit fordert als A, so ist die

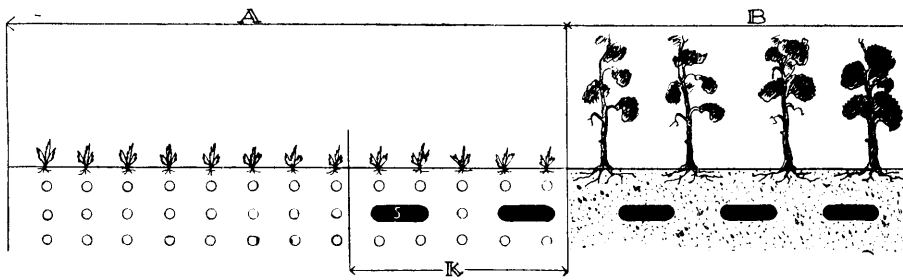


Abb. III. Fremdes Glied (s).

Grenzverschiebung zwischen A und B in der Richtung von A eine positive, die Verschiebung in entgegengesetzter Richtung eine negative. Das Vordringen des Moores in den Wald ist eine positive, das Vorrücken des Waldes ins Moor eine negative Verschiebung.

Verschiebungprinzip.

In Finnland befindet sich der See Puulavesi (Hellaakoski 1929), in welchem bei Herräsniemi, in einer Entfernung von 100 m von dem Ufer, in einer Tiefe von 6 m Torf liegt (Abb. IV). Es ist klar, dass dieser Torf nicht am Boden des Sees entstanden ist, dass er zu einem Moore gehört, dass der Torf bei seiner Ablagerung ausserhalb der Grenzen des Sees lag, dass in Herräsniemi erst der Torf abgelagert wurde und dieser Torf sich später mit Wasser bedeckte: der See rückt in der Richtung des Moores vor.

Der Naturkomplex A enthält im Gebiete von K ein ihm fremdes Glied s (Abb. III). Dieses Glied gehört zum Komplex B. Es ist früher entstanden, als die Glieder des A im Gebiete von

K. Das zeigt, dass B zurückgewichen ist, wobei in K ein Glied von B erhalten ist. A rückt in der Richtung von B vor.

Vor uns liegt ein bestimmtes Glied eines Naturkomplexes. Bei der Untersuchung eines vorliegenden Naturkomplexes wurde dieses Glied nicht gefunden und es wurde sogar festgestellt, dass das uns interessierende Glied sich im vorliegenden Komplex nicht bilden kann, dass dieses Glied unter ganz anderen Bedingungen entsteht. Wir nennen es ein *fremdes Glied.* Der Torf in Herräsniemi bildet ein fremdes Glied des Sees von Puulavesi. Die 20 m hohe Strandterrasse, die in Aapsipää auf

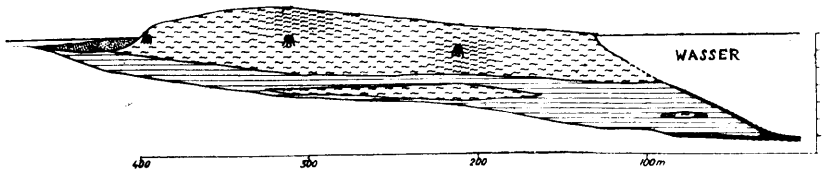


Abb. IV. Puulavesi bei Herräsniemi (nach Hellaakoski 1929).

Sphagnumtorf
Carextorf
Limnische Ablagerungen
Mudde
Stubben

der früheren Küstenlinie des Peipus liegt, erscheint als ein fremdes Glied der Drumlinlandschaft. Haselnüsse bilden fremde Glieder vieler skandinavischer Moore (Anderson 1902).

Das Verschiebungsprinzip lautet wie folgt:

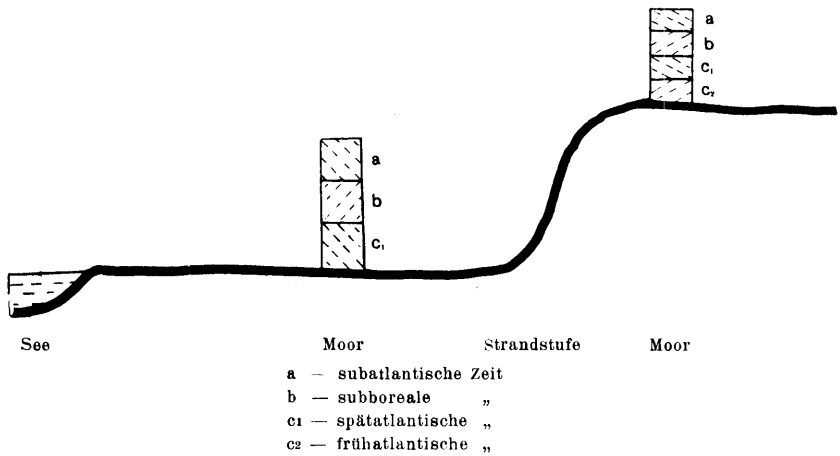
Wenn innerhalb eines Naturkomplexes sich ein ihm fremdes, zu einem anderen Komplex oder seiner Grenzlinie gehörendes Glied befindet, so rückt der erstere vor oder weicht zurück.

Zwei Naturkomplexe, deren Grenze sich verschiebt, können dreierlei fremde Glieder enthalten. In einem zurückweichenden Komplex finden wir vorgedrungene Glieder des vorrückenden Komplexes (Sphagnumdecke im Alatskivischen flachen Walde) (Markus 1929). Ein vordringender Naturkomplex enthält sich langsam verändernde Glieder des zurückweichenden Komplexes (verwester Torf in einem drainierten Bruchwaldmoor) (Markus 1929). Ausserdem werden in einem vordringenden Naturkomplex solche Glieder gefunden, die zu seiner Grenzlinie gehören (subaquatische Strandterrassen) (Auer 1924, S. 24).

Untersuchungsmethoden.

Bei der Untersuchung der Grenzverschiebung werden alle Methoden angewendet, die die Chorogenie aufgestellt hat. Das Vorhandensein einer dunklen Schicht zwischen dem grauweissen und dem schwarzbraunen Horizont des Podsolmoorbodens im Grenzgebiet von Tundra und Wald wird z. B. als Zeuge des Vorrückens der Tundra in den Wald betrachtet (Markus 1926). Mit besonderem Erfolge aber verwendet man kombinierte Methoden der Chorogenie. Wir erläutern sie durch folgendes Beispiel.

Auf der Abb. V ist eine Strandstufe und ein Moor dargestellt, das unterhalb der Strandstufe liegt. Bei der Anwendung des Verschiebungsprinzips sehen wir, dass die Strandstufe ein



Die Strandlinie des Sees reichte bis zur dargestellten Strandstufe während des Überganges von der frühatlantischen zur spätatlantischen Zeit.

Abb. V. Untersuchung der Grenzverschiebung.

fremdes Glied der auf der Abbildung dargestellten Landschaft ist und dass der See von der Strandstufe zurückgewichen ist. Der chronologischen Reihenfolge gemäss wurden die Torfschichten unterhalb der Strandstufe nach der Regression des Sees abgelagert. Bei der Konnexion mittels der pollenanalytischen Methode ersieht man, dass schon in spätatlantischer Zeit unterhalb der Strandstufe kein See vorhanden war; da aber hier Ablagerungen der frühatlantischen Zeit fehlen, so war dieses Gebiet in genannter Zeit mit Wasser bedeckt. Kürzer: die Grenzverschiebung des Sees hat während des Überganges von der frühatlan-

tischen zur spätatlantischen Zeit stattgefunden. In ähnlicher Weise stellen wir fest, dass das Litorina-Maximum mit der atlantischen Zeit zusammenfällt (Ahlmann, Caldenius u. Sandegren 1924), usw.

Grenzsaum.

Die Grenze zweier Naturkomplexe stellt gewöhnlich keine mathematische Linie dar, sondern erscheint als Übergangsgebiet zwischen diesen Naturkomplexen. Die Grenze zwischen Wald und Steppen z. B. bilden breite Waldsteppen. Den Grenzsaum des Waldes und des Moores nehmen Waldmoore ein. Nur selten werden deutliche Grenzlinien beobachtet (Strandlinien), obgleich auch die letzteren oft in mehr oder weniger breite Grenzsäume übergehen (Mangrovebusch und Grassaum an einer Mangroveküste) (Freiburg 1930, S. 110). Entsprechend ihrer Form, Grösse usw. spricht man von einer Grenzzone (Däniker 1928, S. 470), einem Grenzgürtel (Sieger 1925), einem Grenzstreifen (Sorge 1930, S. 278), einem Grenzgebiet u. a.

Es ist wichtig, die Grenzsäume verschiedener Naturkomplexe genauer zu untersuchen und die hierbei festgestellten Tatsachen bei der Untersuchung der Verschiebung der entsprechenden Grenzen zu verwenden. Beschreiben wir hier kurz die Podsolmoore der Waldtundra, die wir bei der Untersuchung der Grenzverschiebung zwischen Wald und Tundra in Betracht ziehen wollen.

Im Gebiete eines 5—7 m hohen Waldes (Markus 1922, S. 27—50), wo *Pinus silvestris* und *Betula pubescens* mit *Betula nana*, *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium vitis idaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium uliginosum*, *Cornus suecica*, *Rubus chamaemorus* wachsen und Sphagnen vorkommen, ist der Podsolmoorboden fast immer mit Torf bedeckt und hat einen grauweissen und einen mächtigen schwarzbraunen Horizont. Dabei kommen in Podsolmooren gewöhnlich geneigte Erdflächen vor.

Auf Bergen, oberhalb der Waldgrenze, wo nur eine $^1/_2$ m hohe Birke *Betula Kusmitscheffii* mit *Empetrum nigrum*, *Vaccinium vitis idaea*, *Arctostaphylos alpina*, *Ledum palustre*, *Rubus chamaemorus* wächst, ist der Podsolmoorboden nur 40 cm mächtig. Doch hat er einen ausgeprägten schwarzbraunen Horizont, wogegen sein grauweisser Horizont schwach entwickelt und der Boden mit Torf bedeckt ist (Markus 1922, S. 56—59).

Kartierung früherer Grenzen.

Bei der Kartierung einer früheren Grenze zweier Naturkomplexe untersucht man genau das Grenzgebiet dieser Naturkomplexe. Man zieht dabei diejenigen Glieder in Betracht, die zu dem zurückweichenden Naturkomplex gehören und heute im Gebiete des vordringenden Komplexes beobachtet werden. Ihr Verbreitungsgebiet bildet das Areal, das von dem vorrückenden Komplex transgrediert ist. Dieses Gebiet ist einerseits von der früheren und andererseits von der gegenwärtigen Grenze der zu untersuchenden Naturkomplexe umgeben. Besonders deutlich zeigen die Lage einer früheren Grenze diejenigen Gegenstände, die auf der entsprechenden Grenzlinie entstanden sind (Strandterrassen usw.).

Durch die Konnexion verschiedener früherer Grenzen und ihrer einzelner Teile stellt man die Lage der Grenzen eines Naturkomplexes zu verschiedenen Zeiten fest. Post z. B. hat die Verbreitungsgebiete des Quellmoores von Alvastra in früheren Zeiten kartiert (Post 1916, Pl. XI). Ebenso hat Sandegren (Sandegren 1916) 6 Karten zusammengestellt, die die frühere Verbreitung des Hornborgasees zeigen.

Lokale und allgemeine Verschiebungen.

Wir betrachten Naturkomplexe, die zu denselben oder äquivalenten Komplexreihen gehören. Wenn dabei die Grenzen dieser Naturkomplexe sich in derselben Richtung verschieben, so können diese Verschiebungen als übereinstimmend betrachtet werden. Das Vordringen eines jungen Moores in das Bruchwaldmoor stimmt mit dem Vorrücken des Podsolmoores in einen flachen Wald überein, denn alle genannten Naturkomplexe gehören zu einer topographischen Komplexreihe. Auf die Transgression eines Sees über das Moor und das Vorrücken des Ackerbodens in den Wald kann der Begriff der Übereinstimmung nicht angewendet werden.

Die Grenzen zwischen denselben Komplexindividuen werden als identisch betrachtet. Das niedere Bruchwaldmoor von Moorisoo (Markus 1919, Abb. VII) grenzt einerseits an das junge Moor und anderseits an das höhere Bruchwaldmoor, das Podsolmoor und den flachen Wald. Dabei sind identisch z. B. diejenigen Abschnitte seiner Grenze, wo das niedere Bruchwaldmoor höheres

Bruchwaldmoor berührt. Die Grenze zwischen einem niederen und einem höheren Bruchwaldmoor aber ist nicht identisch mit der Grenze des niederen Bruchwaldmoores und des flachen Waldes.

Vor uns liegt ein bestimmtes Untersuchungsgebiet, in dem wir bestimmte identische Grenzen betrachten. Wenn dabei diese Grenzen überall und zwar in derselben Richtung vorrücken, so sprechen wir von einer *allgemeinen Grenzverschiebung*. Wenn aber die Verschiebung nur an einem bestimmten Teile einer Grenze beobachtet wird oder mit den anderen Verschiebungen nicht übereinstimmt, so haben wir es mit einer *lokalen* Grenzverschiebung zu tun. In Moorisoo dringt junges Moor an seiner ganzen Grenze in das niedere Bruchwaldmoor. In Kurgesoo von Alatskivi geht ebenfalls ein allgemeines Vorrücken des Moores in den Wald vor sich (Markus 1929), wobei an bestimmten Stellen des Kurgesoo ein lokales Vordringen des Waldes ins Moor stattfindet.

Verschiebung der Landschaft.

Bei der Behandlung der Verschiebung von Landschaften können wir reale und ideale Naturkomplexe und das Verhältnis zwischen landschaftlichen Komplexen verschiedener Grössenordnung untersuchen.

Neben seiner Transgression und Regression kann ein *realer Naturkomplex* sich auch als Ganzes verschieben. Im Norden weicht der Wald vor der Tundra zurück, im Süden rückt er in die Steppe vor: die Waldzone verschiebt sich in Europa von Norden nach Süden.

Bei der Behandlung eines *idealen Naturkomplexes* untersuchen wir eine Anzahl ihm entsprechender realer Naturkomplexe. Wenn ihre identischen Grenzen sich an allen Stellen und dabei in ein und derselben Richtung verschieben, so sprechen wir von einem allgemeinen Vorrücken, einem allgemeinen Zurückweichen oder einer allgemeinen Verschiebung eines idealen Naturkomplexes. In Alatskivi z. B. beobachten wir eine positive Verschiebung des Podsolmoores: seine untere Grenze weicht zurück, seine obere Grenze dringt vor.

Bei der Betrachtung *landschaftlicher Komplexe verschiedener Grössenordnung* kann man sich drei Fälle vorstellen.

Die Grenzverschiebung wird sowohl in einem grossen Komplex als auch in seinen Gliedern, d. h. in den kleineren Komplexen beobachtet. In Moorisoo verschieben sich die Grenzen des jungen Moores, des Bruchwaldmoores u. a. und das ganze Moor dringt in den Wald ein. In Kodasmaa bei Laiva bleibt die Grenze des ganzen Moorkomplexes fast unverändert, während seine einzelnen Glieder (Schlenken, Kiefernwälder auf den geneigten Abhängen des Moores u. a.) der Verschiebung unterworfen sind. Ob die Grenze eines landschaftlichen Komplexes sich verschieben kann, wenn seine einzelnen Glieder unverändert bleiben, gelang mir nicht zu beobachten.

Grenzschranken.

Hindernisse der Grenzerweiterung heissen Grenzschranken. Die Stadt Tartu wächst, wie oben erwähnt, stark nach SW und erweitert sich nicht in südöstlicher Richtung (Tartu 1927, Karte 3): im Urstromtale des Emajõgi (Embach) befinden sich nasse Wiesen, die nur wenige Meter über dem Niveau des Flusses liegen und im Frühling vom Emajõgi fast immer überflutet werden. Als Grenzschranken von Seen erscheinen Hügel und Berge, die z. B. bei der Landhebung von Fenno-Skandien das Vordringen von Seen verhindern und bei starken Transgressionen vom Seewasser umgeben werden. Ebenso umgeben das Hochmoor von Laukasoo (20 km nach NO von Tartu), wie oben erwähnt, stark geneigte Erdflächen, die die Grenzerweiterung dieses Moores verhindern. Mit Sölch (Sölch 1924, S. 34 f.) können wir sogar schrankentreue und schrankenfreie Grenzen unterscheiden. Eine schrankentreue Grenze einer Karsthöhle z. B. bildet der Granit, der an Kalkstein grenzt und keinen Auslaugungsprozessen unterworfen wird. Als Beispiele schrankenfreier Grenzen erscheinen schwach geneigte Erdflächen, die Moore umgeben usw.

Vordringende und zurückweichende Glieder.

Als *zurückweichende* werden diejenigen Glieder eines Naturkomplexes betrachtet, die bei seiner Regression verschwinden. Sie sterben aus, ihre Zahl nimmt ab, ihr Bedeckungs- und Konstanzgrad verringert sich (Markus 1929). Infolge der Verschlechterung ihrer Existenzbedingungen bilden

sich in einem zurückweichenden Naturkomplex verkümmerte Glieder. Die Birke *Betula nana* z. B., die im mittleren Teil von Kola prächtig und $1^1/_4$ m hoch ist (Markus 1922), drückt sich infolge austrocknender Wirkung des Windes (Samuelson 1925—27, S. 158) an der nördlichen Baumgrenze an die Erdfläche an und versteckt sich zwischen Moosen (Markus 1922). Reste zurückweichender Glieder werden oft lange in einem Naturkomplex beobachtet (Relikte).

Die in einen Naturkomplex *vordringenden Glieder* nehmen an Zahl zu, ihr Bedeckungs- und Konstanzgrad wächst und sie werden gewöhnlich durch ihren gesunden Zustand charakterisiert (Markus 1929).

Interessant sind die Vorposten, die in einen Naturkomplex eingedrungen sind. Das *Sphagnum* z. B., das in einen flachen Wald vordringt, bildet im Walde kleine verstreute Polster, die allmählich wachsen und über den ganzen Waldboden transgredieren, während der Wald ausstirbt.

Gleichgültig sind diejenigen Glieder, die bei einer bestimmten Grenzverschiebung keiner regelmässigen Veränderung unterworfen werden (Markus 1929 S. 116).

Grenzfläche.

Bei der Untersuchung der Verschiebung einer Grenzfläche werden dieselben Methoden angewendet, die für die Behandlung von Grenzlinien aufgestellt worden sind. Beim Vordringen einer Stadt in die Tiefe entstehen im geologischen Untergrunde Tunnel, die hier als fremde Glieder erscheinen und die Verschiebung der Grenzfläche der Stadt zu untersuchen ermöglichen. Durch die Erweiterung einer Höhle bilden sich neue Hallen, Gänge usw., in ihnen werden verschiedene Artefakte u. a. abgelagert, die bei der Untersuchung des Vorrückens oder Zurückweichens der Höhle wichtig sind.

7. Entwicklungszyklen.

Vor uns, im gemässigten Klima liegt ein Niedermoor, dem wasserdichter Lehm unterlagert ist, wobei das wasserdichte Gestein eine konvexe Oberfläche hat. Dieses Niedermoor macht einen bestimmten Entwicklungsgang durch: in ihm bilden sich

allmählich neue Torfschichten; bestimmte Pflanzenassoziationen werden durch andere ersetzt usw. Wir sagen, dass das Niedermoor sich im gegebenen Moment in einem bestimmten *Entwicklungsstadium* befindet. Bei seiner Entwicklung macht das Moor eine Reihe von Stadien durch. Diese Stadien bilden einen *Entwicklungszyklus* des Niedermoores. Wenn aber im Niedermoor tiefe Gräben gezogen werden, so rufen die letzteren in ihm eine Veränderung der Grundbedingungen hervor, die auf seinen Entwicklungsgang Einfluss haben, und im Niedermoor beginnt ein neuer Entwicklungszyklus: in diesem Moor wird sich kein Grundwasser ansammeln, das Moor bedeckt sich mit einem Walde usw. Einen Entwicklungszyklus bilden diejenigen Entwicklungsstadien, die ein Naturkomplex durchmacht, wenn die seinen Entwicklungsgang bestimmenden Grundbedingungen dieselben bleiben.

Anstatt der Wörter „Stadium" und „Zyklus" werden auch „Phase" (Hellaakoski 1929), „Stufe" (Passarge 1920, S. 102), „Serie" (Furrer 1922), „Reihe" u. a. gebraucht.

Wir können einen autogenen und einen ökogenen Entwicklungsgang unterscheiden. Bei einem *autogenen* (Sukačev 1926, S. 209) Entwicklungsgang eines Naturkomplexes bleiben die Grundelemente des letzteren unverändert: es verändern sich nur die von den Grundelementen abhängigen Elemente, die sich diesen anzupassen streben. Dabei können sie die Grundelemente nur wenig beeinflussen (lokales Klima in einem Hochmoor). Die Veränderung der letzteren aber bildet keine Grundursache des Komplexwechsels. Einen autogenen Entwicklungsgang beobachten wir in einem oligohumosen See, der ohne Veränderung seiner Grundbedingungen aus einem oligohumosen See (Tanytarsus-See) allmählich in einen eutrophen See (Plumosus-See) übergeht (Lundbeck 1926, Decksbach 1929, S. 76). Ein autogener Entwicklungsgang geht auch in den Blockkomplexen von Chibinä vor sich, wo die Blöcke des Nephelin-Syenits allmählich zerfallen und sich bei unverändertem Klima in Kiesfelder verwandeln.

Ein *ökogener* Entwicklungsgang (Sukačev 1926, S. 208) wird durch Veränderung der Grundelemente hervorgerufen. In der Umgebung von Puulavesi steigt die Erdoberfläche, der See weicht an den gestiegenen Stellen zurück und überflutet neue Abschnitte der Erdoberfläche (Hellaakoski 1929). So geht in Puulavesi eine Veränderung eines Grundelements — des Bodenreliefs — vor

sich, wodurch ein ökogener Entwicklungsgang dieses Sees hervorgerufen wird.

Bei der Unterscheidung ökogener Entwicklungszyklen werden diejenigen Grundelemente in Betracht gezogen, die der Veränderung unterworfen sind. In Puulavesi verändert sich das Relief des Seebodens, und hier wird ein topogener Entwicklungsgang festgestellt. Ebenso machen einen topogenen Entwicklungsgang einige Flüsse in Polen durch (Lencewicz 1926). Von einem klimatischen Entwicklungsgang zeugen die abwechselnden Schichten von Löss und Schwarzerde in Südrussland (Laskarev 1914, Krokos 1916), die subboreale Austrocknung einiger Moore (Lüdi 1930, S. 33) usw. Wenn in eine Wiese eine Düne vordringt, so beginnt in der Wiese ein lithogener Entwicklungszyklus. Wenn ein Fluss sein Bett verändert und dabei einen Wald überflutet, so können wir den überfluteten Wald als ein abgrenzbares Ganzes betrachten, wo neue hydrologische Bedingungen ein bestimmtes Grundelement bilden: bei der Transgression beginnt im Walde sein hydrogener Entwicklungsgang. Als hydrogen erscheint auch die durch eine Transgression hervorgerufene Versumpfung der Ufer von Seen (Auer 1924, S. 100). Ein biogener Entwicklungsgang wird da beobachtet, wo Termiten ihre Bauten errichten (Savannen von Afrika) oder wo die Kiefernwälder durch die vordringende Fichte verdrängt werden (Süd-Skandinavien) usw. Anthropogene Entwicklungszyklen entstehen in entwässerten Mooren, künstlich bewässerten Wüsten u. drgl.

Bei der Untersuchung der Entwicklungszyklen von *Kulturlandschaften* ziehen wir die Grundelemente der letzteren in Betracht. Die Stadt Essen z. B. macht heute einen industriellen Entwicklungsgang durch (Ziegler 1929). In der Entwicklung von Tallinn spielen eine wichtige Rolle Verkehrsbedingungen usw.

Wenn man ein sich veränderndes Grundelement im Auge hat, so kann man das Erscheinen (Vordringen des Gletschers in den gegebenen Naturkomplex, Aufpflügen des Waldbodens Vordringen der Düne, Lawinen, Bewegung von Laven) (Tanakadate 1924), das Aufhören (Befreiung der Erdfläche vom Gletscher, Verlassen des Ackerlandes, Zurückweichen des Meeres), eine allmähliche (allmähliche Veränderung des Klimas) und eine schroffe Veränderung (Steigen oder Fallen des Grundwasserniveaus) sei-

nes Einflusses betrachten. Bei der allmählichen Veränderung eines Grundelements vollzieht sich ein normaler (Gams 1918) ökogener Entwicklungsgang; in allen anderen Fällen wird ein katastrophaler ökogener Entwicklungsgang konstatiert, dem gewöhnlich ein autogener Gang nachfolgt (autogener Entwicklungsgang eines Naturkomplexes, der eine mit Lava bedeckte Erdfläche einnimmt). Bei dem katastrophalen ökogenen Entwicklungsgang muss jedesmal festgestellt werden, ob er durch den Anfang oder das Aufhören des Einflusses eines bestimmten Elements oder durch seine schroffe Veränderung hervorgerufen wurde.

Der ökogene Entwicklungsgang kann nicht nur durch Änderung eines einzigen Grundelements, sondern auch durch gleichzeitige Wirkung vieler Elemente bedingt sein. Deswegen kann man z. B. von einem klimatisch-topogenen (Hebung von Fenno-Skandien und subatlantische Klimaverschlechterung), einem topo-lithogenen (topographische Sukzessionen von Cowles: Cowles 1911) usw. Entwicklungsgange sprechen.

Betrachten wir jetzt Moore, Höhlen u. a. Naturkomplexe, die Gesamtheiten von kausal miteinander verbundenen Erscheinungen und Dingen darstellen.

In der Abhandlung „Naturkomplexe" (Markus 1925 a) haben wir gezeigt, dass die einen Naturkomplex bildenden abhängigen Erscheinungen Veränderungen der Dinge darstellen und dass durch dauernde Wirkungen und Gegenwirkungen der Dinge zwischen ihnen ein gewisser Gleichgewichtszustand herbeigeführt werden und der Begriff der kausalen Wechselwirkung auf einen ruhenden Zustand der Dinge übertragen werden kann. Die Brandungswelle z. B. bearbeitet, wie oden erwähnt, den Felsen, reisst Stücke los und bildet so eine Hohlkehle und später eine Strandstufe. „Wenn die Strandstufe so breit geworden ist, dass selbst bei Sturmflut das Wasser von dem Kliff nichts mehr losreissen kann, sich vielmehr infolge von Reibung und Steigung totläuft, so ist der Gleichgewichtszustand erreicht" (Passarge 1920, S. 386). „Die Faktoren der Bodenbildung führen schliesslich auf gesetzmässige Weise zu einem Endwert des Bodens, der von dem Einfluss des Grundgesteins nur wenig abhängig ist und für eine ganze Klimaprovinz der gleiche bleibt" (Lüdi 1920, S. 46). In der Pflanzengeographie nimmt man an, dass eine Pflanzengesellschaft bei ihrer Entwicklung zu einem

Endzustand strebt, wo sie bei unveränderlichen Grundelementen stabil bleibt, und bezeichnet ihn als Schlussverein (Furrer 1922, S. 151). Man muss annehmen, dass es auch Schlussstadien der Naturkomplexe gibt, worin bei unveränderlichen Grundelementen die Naturkomplexe sich nicht ändern. Ein solches Schlussstadium, so muss man annehmen, bildet das Hochmoor, das eine konkave Oberfläche hat, mit *Sphagnum fuscum* besiedelt ist, unter Torfschichten Seeablagerungen enthält (Abolin 1914) usw.

Ebenso haben ihr Schlussstadium die meisten Kiefernwälder erreicht, die estländische Kameslandschaften beherbergen (Markus 1930 a, 1930 b). Schlussstadien ihrer Entwicklung werden weiter in Sandwüsten der Trockenzone beobachtet usw.

8. Moore.

In den folgenden Kapiteln wollen wir diejenigen Naturkomplexe kurz besprechen, die einige typische Entwicklungserscheinungen und Untersuchungsmethoden genauer zu charakterisieren ermöglichen.

Bei der Untersuchung der Moore lenkt unsere Aufmerksamkeit auf sich die Möglichkeit die *Grundelemente* der Moore deutlich zu erkennen.

Im Quellmoore von Alvastra z. B. (Post 1916) können wir folgende Grundelemente unterscheiden.

Das ganze Moor hängt von der Quelle ab, die grosse Mengen Grundwasser ins Gebiet des Moores bringt und die Entstehung des Quellmoores hervorruft. Unter dem Einfluss kräftiger Verdampfung wurde aus dem Quellwasser Kalktuff abgelagert. Bei der Vergrösserung der Wassermenge bildete sich Seekalk. In der Bachrinne der Quelle wurde Moosdy abgesetzt.

Der geologische Untergrund des Moores besteht aus Moränenlehm, der einen wasserdichten Boden des Moores bildet. Der geologische Untergrund enthält kohlensauren Kalk, der vom Quellwasser ausgelaugt und im Gebiet des Moores abgelagert wird.

Das Relief des Untergrundes erscheint als Halbkuppe, deren Abhänge flach nach N, NW, W und SW fallen. Das Relief bestimmt den Charakter der Bewegung des Wassers, bedingt die Bildung der Bachrinne und das Bedecktwerden des Moorgebietes mit Wasser.

Das zu untersuchende Quellmoor liegt am Rande des Tåkern-Beckens. Dieser See berührte früher das Quellmoor. Bei der Bildung von Kalktuff lag das Niveau des Tåkern-Sees ungefähr 4 m unter der rezenten Hochwasserlinie und das Quellmoor befand sich ausserhalb der Grenzen des Sees. Später erfolgte das Steigen des Seeniveaus, eine beträchtliche Verfeuchtung des Quellgebiets und die Ablagerung des Seekalkes. Dann begann ein neues Fallen des Seeniveaus und der See wich weit vom Moore zurück.

Einen besonders starken Einfluss auf das Quellmoor übt das Klima aus. Bei der Entstehung des Quellmoores herrschte eine trockene (boreale) Zeit, das Niveau des Tåkern-Sees lag tief, die Quelle wurde vom See nicht beeinflusst und aus dem Quellwasser wurde Kalktuff abgelagert. Dann begann eine feuchte (atlantische) Zeit, das Seeniveau von Tåkern stieg, das Quellmoor entwickelte sich unter dem Einfluss des Sees, im Moore bildete sich Seekalk und die aus reichlichem Quellwasser abgelagerte Moosdy bedeckte weite Gebiete. In trockener subborealer Zeit fällt das Niveau des Tåkern-Sees, die Wasserzufuhr beschränkt sich auf kleine Flecken und im Moore bildet sich Cladium-Phragmitestorf. In subatlantischer Zeit bekleidet sich die ganze Moorfläche mit Magnocariceta und um die Austrittstellen der subborealen Quellen bildet sich Wiesenkalk. So hat das Klima die Vegetation und den Boden des Quellmoores und sogar seine Grundelemente (Schwankungen des Seeniveaus und der Wassermenge der Quelle) beeinflusst.

Der Mensch gründete im Quellmoor von Alvastra in atlantischer Zeit ein Steinzeitdorf mit Feuerherden, erbaute in subatlantischer Zeit zwei eiszeitliche Wege und in rezenter Zeit entwässerte er das Quellmoor.

So haben den Charakter des Quellmoores von Alvastra sein topographisches (Halbkuppe), sein lithologisches (wasserdichter Moränenlehm, kohlensaurer Kalk), sein hydrologisches (Quelle, See), sein klimatisches (Schwankungen des Klimas) und sein anthropologisches Element (Entwässerung) bestimmt.

Von grossem Interesse sind die *Entwicklungszyklen* des Quellmoores.

Die Veränderungen der Existenzbedingungen des Quellmoores wurden fast immer durch Veränderungen des Klimas hervorge-

rufen; zu allen Zeiten existierten im Gebiet des Quellmoores ein Moränenhügel, eine Halbkuppe und eine Quelle. Schwankungen hydrologischer Bedingungen wurden durch den Wechsel trockener und feuchter Klimata verursacht. Infolgedessen werden wir in der Entwicklungsgeschichte des Moores von Alvastra hauptsächlich klimatische Entwicklungszyklen unterscheiden. In atlantischer Zeit z. B. durchlebte das Quellmoor eine Reihe von Stadien, die einen einer feuchten Zeit entsprechenden Entwicklungszyklus bilden. Dieser Zyklus charakterisiert sich durch Ablagerung des Seekalkes, durch eine starke Verfeuchtung des Quellgebiets, durch ein hohes Niveau des Tåkern-Sees und durch reichliches Quellwasser. Neben dem Klima hat auch der Mensch die Existenzbedingungen des Quellmoores stark beeinflusst: er hat das Moor entwässert; infolgedessen durchlebt das Quellmoor in rezenter Zeit Stadien eines anthropogenen Entwicklungszyklus.

Neben den Faktoren, die das ganze Quellmoor beeinflusst haben, gibt es auch solche Faktoren, die nur bestimmte Glieder des Moores beeinflusst und lokale Veränderungen dieser Glieder hervorgerufen haben. Der Mensch z. B. gründete, wie oben erwähnt, im zentralen Teil des Quellmoores ein Steinzeitdorf und baute durch das Moor zwei eiszeitliche Wege. Die Moosdy wurde nur in der Bachrinne abgelagert. Ebenso breitet sich der Wiesenkalk um die subborealen „Quellenfenster“ aus.

Aus der Moorkunde interessieren uns ferner verschiedene Glieder des Moores (Torf, Kalke, Bäche, Schlenken u. a.), deren Entstehungsweise genau untersucht ist, sowie die Bildung grosser Moorkomplexe durch Sukzession (Oswald 1923, S. 276 u. a.) usw. Mit besonderem Erfolge wird in der Moorkunde die pollenanalytische Methode angewandt, die die Profile verschiedener Moore konnektieren, die Verbreitung der Moore in früheren Zeiten kartieren und sogar die Zusammensetzung der Wälder in der Vergangenheit feststellen lässt (Anufrijev 1931, Firbas 1927, Keller 1929, Budde 1929, Travis 1929). Nach dem Vorbild dieser Methode versucht man andere Methoden aufzustellen, die die Konnexion von Profilen solcher Naturkomplexe ermöglichen, die die Klimaschwankungen derselben Zeiten durchgemacht haben.

9. Seen.

Die Grenze eines Sees erscheint als eine *wirkliche Linie.* Es können deshalb bei der Untersuchung von Seegrenzen dreierlei Erscheinungen in Betracht gezogen werden. Dabei sind für uns von besonderem Interesse diejenigen fremden Glieder, die auf der Grenzlinie des Sees entstehen und als Zeugen der Transgression und der Regression verwendet werden können.

Die ehemalige Strandlinie des Peipus beginnt zwischen Kallaste und Torila, wo sie in einer Entfernung von $1^1/_2$ km von der heutigen Strandlinie liegt. Nach Süden entfernt sich die ehemalige Strandlinie vom See, geht durch Aapsipää, Alatskivi, Naelavere, Metsakivi, Koosa, Tähemaa und befindet sich bei Kastre in einer Entfernung von 10—11 km westlich vom Peipus. Südlich von Aapsipää liegt eine 20 m hohe, ziemlich steile Strandterrasse. Zwischen Koosa und Tähemaa liegt ein deutlicher Strandwall, der 200 m breit und bis 120 cm hoch ist, aus geschichtetem Sand und Kies besteht und Moränenlehm bedeckt. An den östlichen Rand des Strandwalles grenzen Felder erratischer Blöcke, die vom Seeeis hierher gebracht worden sind. In Kastre und in Alatskivi münden Urstromtäler. Die Mündung des Urstromtales von Alatskivi ist von breiten Deltabildungen umgeben. Alle beschriebenen fremden Glieder der heutigen Landschaft sind auf der früheren Grenzlinie des Sees entstanden, liegen heute entfernt vom Peipus und zeugen davon, dass das Niveau des Sees früher bis 20 m höher lag als heute und dass die Strandlinie des Peipus stark nach Osten zurückgewichen ist.

In Vanajavesi (Auer 1924, Prof I—XXIII) liegen Strandterrassen u. a. unter dem Wasser, in einer Tiefe von 2 m, 4 m, 5 m und zeugen von der Transgression des Sees.

Ausser Strandbildungen werden bei der Untersuchung von Seengrenzen in weitem Umfang kontinentale und limnische Bildungen benutzt. Torfschichten, Reste von Dörfern und Städten, Stubbenschichten (Auer 1924, S. 67), ertrunkene Täler der Flüsse (Deecke 1929, S. 36, Stromer 1920, S. 292) u. a., die mit Seewasser bedeckt sind, stellen Merkmale des Vorrückens des Sees dar. Das Bedecktwerden der Seesedimente mit Torf, das Vorkommen von

limnischen Ablagerungen ausserhalb eines Sees zeugen von dem Zurückweichen dieses Sees.

Die genau untersuchten Strandbildungen liefern Beispiele dafür, wie die im Grenzgebiet zweier Naturkomplexe entstandenen Gegenstände bei der Untersuchung der Verschiebung mit Erfolg verwendet werden können. Nach diesem Vorbild benutzen wir Podsolmoore bei der Untersuchung der Grenzverschiebung zwischen Wald und Tundra usw.

Die Strandlinie charakterisiert sich durch ihre *Horizontalität.* Infolgedessen genügt es, nur wenige Punkte einer ehemaligen Grenzlinie des Sees aufzusuchen und dann die ganze Strandlinie nach den Isohypsen auf der Karte zu verzeichnen. In den Gebieten, wo die Erdoberfläche unregelmässig steigt, verbiegen sich die ehemaligen Strandlinien, welche Erscheinung der Aufstellung einer speziellen Methode — der Verwertung von Diagrammen deformierter Strandflächen — zugrunde gelegt worden ist (Sandegren 1916, Karte der Niveauveränderungen des Hornborgasees; Ramsay 1931, S. 13, Diagramme der deformierten Strandlinien in Estland).

Bei der Klassifikation der Seen betont man ihren *Entwicklungsgang* (Thienemann 1926, Lundquist 1927). Ausgehend von dem produktionsbiologischen oder bodenfaunistischen Gesichtspunkt, unterscheidet man einen oligotrophen und einen eutrophen Seetypus. Der erstere charakterisiert sich durch die Geringproduktion an Phytoplankton und geht bei Verlandung in den eutrophen Typus über. Die eutrophen Seen sind im Gegenteil reich an Phytoplankton und werden bei Verlandung von Weiher, Sumpf oder Wiesenmoor verdrängt. Bei der Untersuchung der Entwicklung von Seen wird auch die Bedeutung ihrer *Grundelemente* in Betracht gezogen. So behandelt Naumann (Naumann 1929, S. 1923) einen alkalitrophen Seetypus, der in Kalkgebirgen vorkommt, sich durch Geringproduktion an Phytoplankton charakterisiert, klares Wasser enthält und dessen höhere Vegetation reichlich entwickelt ist, während seine Bodenablagerungen kalkreich sind. Der oligotrophe Typus Naumanns dagegen kommt in kalkarmen Urgebirgen vor, ist arm sowohl an Phytoplankton als auch an höherer Vegetation und enthält am Boden Detritusgyttja. Auch bei den anderen Seetypen wird von Naumann die Wichtigkeit des Charakters des geologischen Untergrundes betont. In dem Gedanken Decksbach's (Decksbach 1929,

S. 80): „Das Tempo der Reifung oligo- und eutropher Seen hängt auch von der nächsten Umgebung ab" wird sogar die Wichtigkeit der klimatischen Einflüsse in dem Entwicklungsgange der Seen unterstrichen. Die Bedeutung des Klimas in der Entwicklung der Seen tritt deutlich hervor beim Vergleich von Seen verschiedener Klimagebiete (Salzseen in Wüsten, Alpenseen u. a.).

Neben der Genese der Seen, die ohne Veränderung ihrer Grundbedingungen vor sich geht (Decksbach 1929, S. 77), werden in der Limnologie auch solche Entwicklungsgänge behandelt, die von der Veränderung der Grundelemente begleitet werden. Viele Arbeiten werden dem *topogenen Entwicklungsgang* fennoskandischer Seen gewidmet (Ailio 1915, Hellaakoski 1922, Tolvanen 1922). Zuerst stellt man die ehemaligen Strandlinien eines Sees fest. Dabei benutzt man Strandterrassen, Palle-Höhen, den unter dem Wasser liegenden Torf, die alle die Lage von Strandlinien konstatieren lassen. Die pollenanalytische u. a. Methoden ermöglichen synchrone Strandlinien aufzustellen. Diese Strandlinien werden kartiert. Dann bestimmt man die absolute Höhe verschiedener Teile der Strandlinien und kontrolliert die Resultate der Nivellierung mit Hilfe von Diagrammen deformierter Strandflächen. Dabei stellt sich oft heraus, dass eine Seite der Strandlinie mehr gehoben ist, als die andere (Flückiger 1930), wobei der See auf der ersteren Seite zurückgewichen ist, während er auf der anderen Seite Moore u. a. überflutet hat.

Von Interesse ist die Bestimmungsweise topogener *Entwicklungsphasen*. Man betrachtet eine bestimmte Strandlinie, wie sie z. B. damals aussah, als das Ausströmen der Puula-Seengruppe durch das Bett II stattfand (Hellaakoski 1929). Zu jener Zeit durchlebte die genannte Seengruppe eine lange Entwicklungsreihe, die Hellaakoski als Vannipuula-Phase bezeichnet. Die dieser Entwicklungsphase vorangehenden und ihr nachfolgenden Phasen werden durch ganz andere Ausflussbetten charakterisiert. Die Vannipuula-Phase gehört der Zeit von 4800—3100 v. Chr. an. Kurz gesagt: die Entwicklungsphasen der Seen werden unabhängig von den Entwicklungszyklen anderer Naturkomplexe aufgestellt und erst nach ihrer Aufstellung mit den letzteren konnektiert.

Neben dem Steigen der Erdoberfläche wurde die Entwicklung der fennoskandischen Seen auch durch das Klima beeinflusst. Viele Seen zeigen ausser dem Steigen ihrer ehemaligen Strand-

linien auch bedeutende Schwankungen des Seeniveaus, die durch den Wechsel trockener und feuchter Zeiten hervorgerufen wurden (Sandegren 1916, Taf. 2).

10. Steppen.

In einem Steppenprofil können wir den *Bau einer grossen Landschaft* kennen lernen. Unter der Schwarzerde werden oft Lösse und begrabene Böden gefunden, die gewöhnlich abwechselnd erscheinen. In den unvergletscherten Gebieten von Kiew und Poltawa besteht ein typisches Profil der Steppe aus Schwarzerde, vier Horizonten begrabener Böden und vier Lössetagen, die zwischen den Böden liegen (Abb. VI) (Florov 1927). Dem untersten begrabenen Boden ist Tertiärlehm unterlagert. In den vergletscherten Gebieten befindet sich in einer Tiefe von 10 m, zwischen Lössen und begrabenen Böden, Moränenlehm. Dabei ist es interessant, dass in den Steppenprofilen Lösse und Böden abwechselnd vorkommen, zusammen eine beträchtliche Mächtigkeit — bis 20 m — erreichen und dass das Leben der ukrainischen Steppen schon nach der Tertiärzeit begonnen hat. Alle Glieder der Profile wurden in chronologischer Reihenfolge abgelagert. In der Eiszeit drang in die Steppen das Inlandeis ein, wobei Lösse wie vor so auch nach dem Vordringen des Eises gebildet wurden. Wenn man die Steppen mit den 2—4 m tiefen Seen, die in den Steppen vorkommen, vergleicht, so sieht man, dass grössere landschaftliche Komplexe nicht nur ihrem Durchmesser nach, sondern auch in vertikaler Richtung kleinere landschaftliche Komplexe überragen.

Bei der Untersuchung der Steppenprofile verwendet man das Prinzip der *Gliederveränderung*. Ein vorzügliches Material in dieser Beziehung stellen begrabene Böden dar. Jeder Bodentypus entspricht einem Komplex klimatischer Bedingungen, die durch die Untersuchung gegenwärtiger Böden festgestellt werden. Oft weisen die begrabenen Böden Merkmale ihrer Veränderung auf, die die Faktoren dieser Veränderung erkennen lassen.

In Mironowka (Gouv. Kiew) und vielen anderen Teilen des vergletscherten Gebietes liegt auf der Moräne eine Lössschicht mit einem Boden auf ihrer Oberfläche. Dieser begrabene Boden

ist stark degradiert oder enthält sogar typische Merkmale hellgrauer podsolierter Lehme. Das zeigt, dass die Steppen nach dem Rückzug des Inlandeises von Waldsteppen eingenommen waren. Ebenso bedeckt grauer podsolierter Lehm auch den Tertiärlehm von Mironowka. Andere begrabene Böden sind tschernosjomartig.

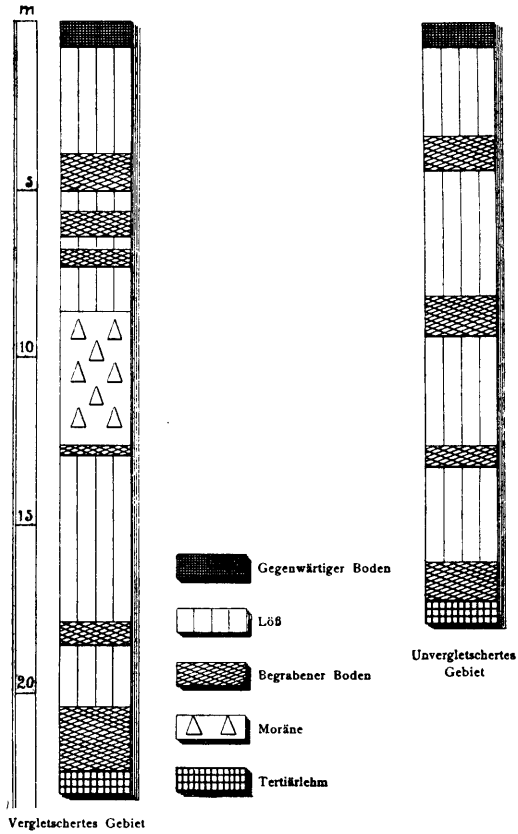


Abb. VI. Lössprofile (nach Florov 1927).

Verschiedene Entwicklungszyklen der Steppen wurden durch Veränderungen des Klimas hervorgerufen. Nach der Bildung der ältesten Schichten des Steppenprofils und dem Rückzug des Inlandeises herrschte im Gebiet der gegenwärtigen ukrainischen Steppen ein ziemlich feuchtes Klima und die Erdoberfläche war mit Waldsteppen bedeckt. Die Waldsteppen wechselten mit Steppen ab, die in trockenen Zeiten existierten und auch heute

das zu untersuchende Gebiet einnehmen. In noch trockeneren Zeiten entstand kein Humus und lagerte sich Löss ab.

Die infolge der Klimaschwankungen gebildeten Glieder der Steppenprofile werden mit Ablagerungen entsprechender Zeiten in anderen Ländern verglichen. Florov (Florov 1927) untersucht den Wechsel von Lössen, tschernosjomartigen und ausgelaugten Böden und Moräne und versucht ihn mit den Gletscherbildungen der Alpen zu konnektieren. Funde von Artefakten und Leitfossilien erlauben die Entstehungszeit entsprechender Glieder der Steppenprofile zu bestimmen. Unsere Aufmerksamkeit lenkt auch der Prozentsatz von CO_2 auf sich, der beim Übergang von einer Schicht zu einer anderen sich regelmässig verändert.

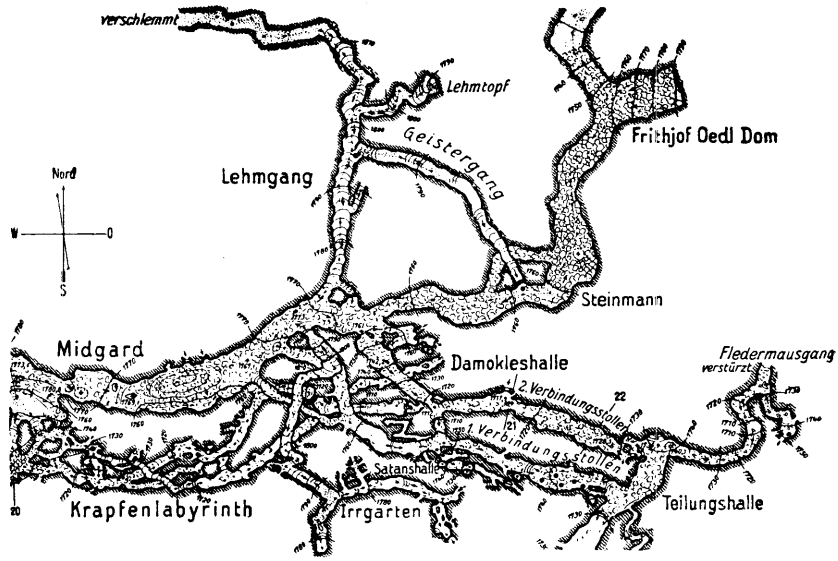
11. Höhlen.

Unterirdische Hohlräume betrachtet man gewöhnlich nicht als Landschaften und zieht sie nur insoweit in Betracht, als ihre Wirkungen sich auf der Erdoberfläche äussern (Schultze 1931, S. 262). Doch können die Höhlen als *Naturkomplexe* behandelt werden. So bedingt die Lage der Höhlen tief in der Erde eine gleichmässige Temperatur ihrer Luft. Hier herrschen spezielle Lichtbedingungen. Die Vegetation der Höhlen ist bestrebt sich diesem besonderen Klima anzupassen (Morton-Gams 1921). Infolge des Lichtmangels degenerieren die Sehorgane der Tiere. Spezielle hydrologische Bedingungen und Temperaturverhältnisse rufen die Bildung von Höhleneis hervor. Kurz gesagt: in jeder Höhle sehen wir eine Gruppe von Dingen und Erscheinungen, die kausal miteinander verbunden sind und so einen typischen Naturkomplex (Markus 1925 c u. 1930 d) darstellen.

Die Speläologie untersucht mit grosser Aufmerksamkeit die *Form* der Naturkomplexe (Kyrle 1923). Viele Arbeiten werden der Untersuchung von Höhlenräumen, d. h. von denjenigen Hohlformen gewidmet, die mit gasförmigem Höhleninhalt erfüllt sind. Die Speläologie behandelt Veränderungen der Hohlräume, d. h. die Raumentstehung (Zerklüftungshöhle), die Raumerweiterung (Evakuationserweiterung durch Erosion) und den Raumverfall (Einstürze). Es werden dabei die Höhlenräume genau

aufgenommen und die Entstehung und Veränderungen ihrer einzelnen Teile — Hallen, Labyrinthe, Dome, Gärten, Gefängnisse u. a. — festgestellt (Abb. VII).

Die Höhlenkunde lässt die Wichtigkeit der *Entwicklungsgeschichte* der Höhlen stark hervortreten: es gibt, wie oben erwähnt, sogar einen Teil der Speläologie, der sich speziell mit der Entwicklung von Höhlen beschäftigt (Speläogenie). Der Klassifikation von Höhlen legt man ihre Entstehungsweise zugrunde: Klufthöhlen sind aus Bruchfugen entstanden; Ufer-



1710, 1720, 1730 . . . Höhenziffern (in m).

Abb. VII. Grundriss einer Höhle (Eisriesenwelt im Tennengebirge) (nach Czoering-Czernhausen 1926).

höhlen bilden sich infolge der Erosion; durch Korrosion entstehen Karsthöhlen usw.

Ebenso richtet die Speläologie ihre Aufmerksamkeit auf die Entstehung und Entwicklung derjenigen *Glieder* einer Höhle, die den Höhleninhalt bilden: interessant ist das Höhleneis, das als Sohleneis erscheint, oder Eissäulen, Eistore, Eistische und andere wunderliche Formen bildet; menschliche Ablagerungen enthalten Artefakte, die die Entstehungszeiten verschiedener Glieder von Höhlen zu konnektieren ermöglichen.

12. Städte.

Die Städtekunde verwendet mit Erfolg neben anderen die *historischen Untersuchungsmethoden.* Die Städte sind grösstenteils in jüngster Zeit entstanden, wo die Menschheit schon eine ziemlich hohe Kulturstufe erreicht hatte. Vom Menschen zusammengestellte Pläne zeigen den Verlauf früherer Grenzen der Städte (Plan von Tartu aus dem Jahre 1636) (Tartu 1927). Bildliche Darstellungen sprechen vom Bau von Städten in der Vergangenheit (Tartu im Jahre 1553) (Tartu 1927, S. 2, Vue générale de Tartu en 1553). Verschiedene geschichtliche Urkunden lassen die Daten der Entwicklungstadien von Städten feststellen (grosser Brand in Tartu im Jahre 1775 und eine dem Brande folgende Neugründung der Stadt) (Freymuth 1927). Die Geschichtsforschung untersucht die Zuverlässigkeit der Urkunden, weshalb die historischen Methoden für die Chorogenie von grosser Wichtigkeit sind.

Bei der Untersuchung von Städten lernen wir die *Grundelemente einer Kulturlandschaft* kennen und stellen diesen Grundelementen entsprechende *Entwicklungszyklen* der Städte auf.

In Mailand (Milano) bilden ein wichtiges Element der Stadt die Verkehrsbedingungen der dortigen Landschaft. Mailand „verdankt seine gewaltige Entwicklung seiner Lage am Verknotungspunkt der grossen westöstlich verlaufenden Verkehrsader der nördlichen Poebene mit einer grossen Anzahl im wesentlichen nordsüdlich gerichteter, meist von jenseits der Alpen kommender Strassen" (Frenzel, S. 355). Schon zu römischer Zeit lag die westliche Lombardei in einem Brennpunkte des Alpenverkehrs zwischen Germanien und Italien. „Mailand macht die westliche Lombardei zum Eingangsgebiet für den Waren- und Menschenzustrom von den nördlich der Alpen gelegenen Ländern her" (Frenzel, S. 357). Infolge seiner günstigen Weltverkehrslage ist Mailand zu einer Weltstadt geworden.

Einen vom Verkehr bedingten Entwicklungszyklus hat Tartu in der Hansazeit durchgemacht (Freymuth 1927, S. 16—30). Durch Tartu ging der Transithandel von Lübeck und Wisby nach Pleskau und Nowgorod, wobei Tartu mit Gewandtheit seine Zwischenlage zwischen Nowgorod und den anderen Hansastädten

ausnutzte. Tartu wurde sehr reich. In dieser Zeit wurde die grosse Domkirche erbaut; die Einwohnerzahl der Stadt erreichte 6000 usw. Nach der Eroberung von Nowgorod durch Iwan III. hörte der Transithandel von Tartu auf und die Stadt wurde arm.

Geopolitische Bedingungen haben die Rolle eines Grundelements im Entwicklungsgange von Innsbruck (Bobek 1928) gespielt. Maximilian I. errichtete hier eine prächtige Residenz; in Innsbruck wurden glänzende Feste gefeiert; in der Stadt versammelte sich der Generallandtag der Erbländer; hier lebte der Adel; in Innsbruck entwickelte sich das Kunstgewerbe usw. Ihrer politisch-geographischen Lage verdanken ihre Blüte viele Hauptstädte europäischer Staaten usw.

Ein industrieller Entwicklungszyklus geht in Essen vor sich (Ziegler 1929). Die Umgebung von Essen ist reich an Kohle. Die Erfindung der Dampfmaschine und andere Fortschritte der Technik riefen einen ungeahnten Aufschwung der Industrie hervor. Die Bevölkerungszahl begann rasch zu wachsen, und Essen wurde im Laufe eines Jahrhunderts aus einer kleinen mittelalterlichen Gewerbestadt zu einer Halbmillionenstadt. Hier findet eine Massenverhüttung der Erze statt; hier befinden sich die grossen Kruppschen Werke usw.

Die Industrie hat den ganzen Bau der Stadt beeinflusst. Die überwiegend südwestlichen Winde treiben den Qualm der Fabriken von Südwesten nach Nordosten. Es wurde deshalb im südwestlichen Teil von Essen eine Wohnstadt errichtet, die aus Wohnhäusern und Gärten besteht und der die Winde nur selten den Qualm der Fabriken zuführen. Die Industriestadt bildet dagegen den nordöstlichen Teil von Essen. Im zentralen Teil von Essen liegt die Geschäftsstadt.

Weiter lenkt die Entstehungsweise der Glieder von Kulturlandschaften unsere Aufmerksamkeit auf sich. Behandeln wir hier kurz die *Citybildung* der Städte.

Die Glieder grosser Städte beginnen entsprechend ihren Funktionen sich allmählich zu spezialisieren. In den peripherischen Teilen einer Stadt mit gesunder Luft entstehen Wohnstädte. Die industriellen Stadtteile werden an solche Orte verlegt, von wo ihr Qualm die Wohnstadt nicht erreichen kann. Im zentralen Teil der Stadt entsteht eine City. Die zu der letzteren nicht gehörenden Elemente beginnen zu degenerieren: die Wohnungen werden in Geschäftshäuser umgewandelt;

die Bewohner verlassen die Geschäftsstadt; die Zahl der Gärten nimmt ab. Die Merkmale der City prägen sich allmählich zu einer bestimmten Form aus: in die City konzentriert sich das Geschäftsleben. Es werden hier gewaltige Geschäftshäuser gebaut. In der City finden wir hauptsächlich Kontore und Geschäfte. In Grossstädten gibt es Geschäftsstädte, die ihr Reifestadium erreicht haben: der letzte Bewohner verliess die City von Essen im Sommer 1928 (Ziegler 1929).

Es gibt viele Städte, wo wir verschiedene Stadien der entstehenden City untersuchen können. Eine verhältnismässig unbedeutende City ist für Kiel charakteristisch (Hädicke 1931). In einigen kleinen Städten befindet sich die City noch in statu nascendi.

13. Verschiebung geographischer Grenzen.

Kleine Landschaften.

Charakterisieren wir die Grenzverschiebung kleiner Landschaften durch folgendes Bild.

In der südöstlichen Ecke des Moorisoo (Markus 1929) befindet sich eine muldenförmige Vertiefung, die 30—40 m breit ist und eine beinahe horizontale Achse hat. Die Mitte der Einsenkung ist von Kiefern, Fichten und Birken eingenommen. Die Kiefer *Pinus silvestris* ist 15—20 m hoch und hat 15—20 cm im Durchmesser. Ihre Krone nimmt das oberste Sechstel des Baumes ein und enthält viele vertrocknete Zweige. Die 10—16 m hohe Birke *Betula pubescens* hat einen Durchmesser von 7—15 cm und besitzt vertrocknete Äste, die mit herabhängenden Flechten bedeckt sind. Die Fichte *Picea excelsa* erreicht in der Mitte der Vertiefung nur 2—8 m Höhe. Sie ist stark von hängenden Flechten bedeckt. Sogar die Fichten von 1 m Höhe haben keine gesunden Zweige.

Der krankhafte Zustand des Waldes lenkt unsere Aufmerksamkeit auf sich. Wir sehen in der Vertiefung eine Fichte, die 18 m hoch ist und deren Durchmesser 25 cm beträgt, die dabei aber endgültig vertrocknet ist: ihre Krone beginnt in einer Höhe von 3 m und weist keinen lebenden Zweig auf; allen Zweigen fehlen die grünen Nadeln und sie alle sind mit hängenden Flechten bedeckt. Das ist ein Leichnam eines Baumes im buch-

stäblichen Sinne dieses Wortes. In seiner Nähe befindet sich eine tote Birke, die 24 cm im Durchmesser hat und deren Wipfel abgebrochen ist. Derartiger toter Bäume gibt es hier noch viele. Unter ihnen finden sich viele Kiefern, die bis 15 m hoch sind. Es scheint, als wäre eine Epidemie durch den Wald gegangen.

Die Moosdecke dagegen ist üppig und lückenlos und erreicht 15—20 cm Höhe. Sie besteht aus *Sphagnum recurvum* 5 [1]) und *Sph. medium* 2.

In der Feldschicht gibt es nur wenige Pflanzen: *Carex filiformis* 3, *Calamagrostis lanceolata* 1, *Melampyrum pratense* 1, *Oxycoccus palustris* 1.

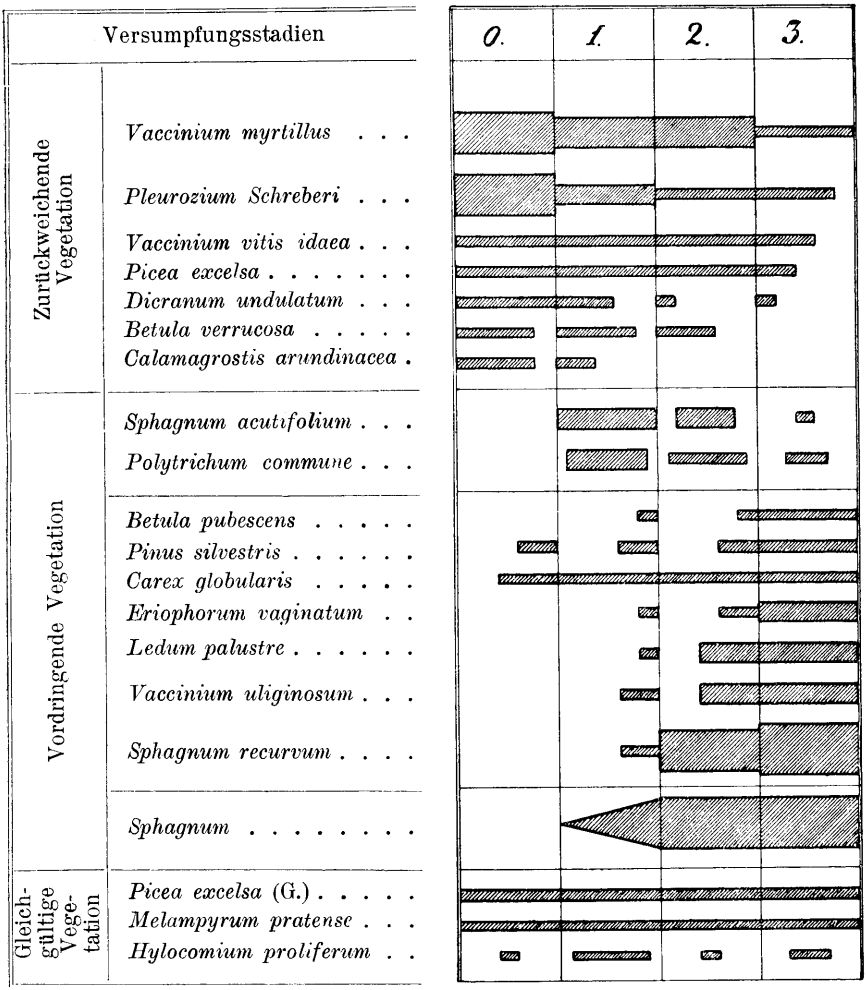
Der Boden besteht aus den folgenden Horizonten: 1) Sphagnumtorf 30 cm [2]); 2) Humushorizont 1—2 cm; 3) grauweisser Sand 15 cm; 4) dunkler Sand 10 cm; 5) schwarzbrauner Sand, der Ortsteinkörnchen enthält (Durchmesser 1—2 cm) und in einer Tiefe von 70 cm in lückenlosen und festen Ortstein übergeht (Mächtigkeit des Horizonts 25 cm); 6) gelbbrauner Sand 10 cm; 7) Gleyhorizont (Tiefe 90—100 cm).

So haben wir in der südöstlichen Ecke von Moorisoo ein Podsolmoor, dessen Boden mit Sphagnumtorf bedeckt ist und der zwischen dem schwarzbraunen und dem grauweissen Horizont eine dunkle Schicht enthält. Das zeigt, dass das Moor hier in den Wald vordringt, infolgedessen sterben die Bäume aus und der Waldboden bedeckt sich mit einer üppigen Sphagnumdecke.

Bei der Feststellung der Grenzverschiebung zwischen Wald und Moor werden diejenigen ihrer Glieder in Betracht gezogen, die sich in chronologischer Reihenfolge ablagern. Besonders wichtig sind für uns die Bodenhorizonte, die sich bei der Grenzverschiebung auf oberste Glieder der zurückweichenden Komplexe ansetzen. So bedeckt sich der Bruchwaldmoorboden in Moorisoo (Markus 1929, S. 92, Abb. I) bei der Transgression des Moores mit Sphagnumtorf. Beim Vordringen des Waldes ins Moor in Kodasmaa (Markus 1929, S. 110) wird auf der Sphagnumtorfschicht mächtiger Rohhumus abgelagert. Ebenso wird bei der Untersuchung der Grenzverschiebung zwischen Wald und

1) 5 = Bedeckungsgrad.
2) 30 cm = Mächtigkeit des Torfes.

Moor das Prinzip der Gliederveränderung angewandt, wie dies bei der Behandlung des südöstlichen Teiles von Moorisoo geschah.



0 — ruhendes Podsolmoor, 1 — erstes Versumpfungsstadium usw. G.-Gebüschschicht. Die Breite der einzelnen Figuren ist proportional dem Bedeckungsgrad, die Länge derselben — dem Konstanzgrad der Pflanzenarten.

Abb. VIII. Versumpfung eines Podsolmoores (nach Markus 1929).

Die Grenzverschiebung zwischen Wald und Moor geht in Alatskivi in einer topographischen Reihe vor sich, d. h.

das junge Moor dringt ins Bruchwaldmoor ein, das Podsolmoor rückt in einen flachen Wald vor usw. Infolgedessen kann die Grenzverschiebung des Waldes und des Moores positiv (Transgression des Moores) oder negativ (Vorrücken des Waldes ins Moor) sein.

Bei der Grenzverschiebung beobachten wir eine Verschlechterung der Existenzbedingungen der zurückweichenden Naturkomplexe. In den versumpften Wäldern finden wir verkümmerte Bäume, die krumme Stämme und vertrocknete Zweige haben und mit Flechten bedeckt sind. Infolge der Grenzverschiebung zweier Naturkomplexe verschwinden allmählich die Glieder des zurückweichenden Komplexes: beim Vorrücken des Moores ins Podsolmoor verringert sich der Konstanzgrad der zurückweichenden Pflanzenarten (Markus 1929) (Abb. VIII) und ihr Bedeckungsgrad nimmt ab. Der Boden ist bestrebt sich den neuen Existenzbedingungen anzupassen: im Podsolmoorboden z. B. bildet sich ein dunkler Horizont, der für den eine grössere Feuchtigkeit liebenden Naturkomplex charakteristisch ist (dunkler Horizont der Bruchwaldmoorböden).

Die Glieder vordringender Naturkomplexe sind gesund und frisch. Der Konstanz- und Bedeckungsgrad der vordringenden Pflanzenarten nimmt zu (Markus 1929) (Abb. VIII). Bestimmte Pflanzenarten bilden im Walde Vorposten: in den Wald dringen z. B., wie oben erwähnt, verstreute Sphagnen ein, die kleine Polster bilden und allmählich den ganzen Waldboden transgredieren.

Die Grenze zwischen Wald und Moor stellt keine mathemathische Linie dar, sondern erscheint, wie erwähnt, als Grenzsaum, der aus bestimmten kleineren Naturkomplexen besteht (Podsolmoor, Bruchwaldmoor, junges Moor). Die Untersuchung der letzteren erlaubt uns die Grenzverschiebung des Waldes und des Moores genau kennen zu lernen (Entstehung der Vegetation versumpfter Podsolmoore, Entwicklung von Böden drainierter Bruchwaldmoore, Veränderung hydrologischer Bedingungen junger Moore u. drgl.) und die Resultate dieser Untersuchung bei der Erforschung der Grenzen grösserer landschaftlicher Einheiten anzuwenden.

Grosse Landschaften.

Bei der Untersuchung der Grenzverschiebung von Landschaftsgürteln richten wir unsere Aufmerksamkeit auf die vordringenden Glieder der vorrückenden Naturkomplexe, die Reliktglieder und die Gliederveränderung der zurückweichenden Naturkomplexe.

An der südlichen Grenze der Sahara befindet sich der Tschadsee, der süsses Wasser enthält und in dessen Becken parallele Dünen liegen. Nach dem Prinzip der chorologischen Reihenfolge sind die Dünen früher entstanden als der See. Der See mit süssem Wasser stellt ein fremdes Glied der Trockenzone dar und erscheint so als ins Wüstengebiet vordringendes Glied. Nach Penck (Penck 1913) geht im Sudan die Verschiebung „der äquatorialen Trockengrenze in jüngster geologischer Vergangenheit" nach Norden vor sich.

Im Tundratorfe in Europa und Asien findet man nicht selten Baumstubben und Stämme von Fichten, Birken, Lärchen usw., die zuweilen 100 und 150 km nördlich von der gegenwärtigen Baumgrenze liegen (Berg 1930, S. 62). Sie stellen Relikte dar, die zeigen, dass an der Stelle der jetzigen Tundra Wald existiert hat.

Tabelle I.

Bodenquerschnitte	I	II	III
Oberster Horizont	Torf 6—7 cm	Torf 17—18 cm	Torf 62 cm
Humushorizont .	von	geringer	Mächtigkeit
Podsolhorizont .	grauweiss 3—8 cm	Podsol-Fleckchen (Durchmesser bis 3 cm)	dunkel-grauweisse Streifen ($^1/_2$ cm)
Dunkler Horizont	—	dunkel-schwarzbrauner Sand 10 cm	dunkler Sand 30 cm
Schwarzbrauner Horizont . . .	15 cm	intensiv-schwarzbraun (12 cm); enthält Ortsteinstückchen (Durchmesser 1—7 cm)	In einer Tiefe von 85 bis 115 cm finden sich kleine rostbraune Fleckchen und verstreute Ortsteinstückchen, deren Zahl im oberen Teile des Horizonts B ziemlich gross ist
Rostbrauner Horizont . . .	13 cm	25 cm	
Untergrund . .	bläulicher	Sand	

Im Grenzgebiet der Tundra und des Waldes auf der Halbinsel Kola werden oft Reihen von Bodenquerschnitten konstatiert, die den umstehenden, aus der Umgebung von Pulajärv entnommenen ähnlich sind (Markus 1922, S. 43 u. a.) (Tab. I).

Der dritte Querschnitt befindet sich in der Mitte einer flachen muldenförmigen Vertiefung, der zweite liegt auf dem Abhange derselben, der erste nimmt die höchste Stelle ein.

Im ersten Bodenquerschnitt sehen wir einen typischen Podsolmoorboden; im zweiten Querschnitt erscheint zwischen dem grauweissen und dem schwarzbraunen Horizont eine dunkle Schicht; im dritten Querschnitt ist die dunkle Schicht ausgeprägt und der Boden weist nur Spuren des Podsol- und des schwarzbraunen Horizonts auf.

So haben wir es hier mit einer Gliederveränderung des Podsolmoores zu tun: das Vorhandensein einer dunklen Schicht zwischen dem grauweissen und dem schwarzbraunen Horizont der Kolaer Podsolmoorböden zeigt, dass im Grenzgebiete der Tundra und des Waldes eine Vergrösserung der Torffläche und eine Abnahme des Waldareals vor sich geht.

Im Grenzgebiet der Schwarzerde und der Podsolzone werden degradierte Schwarzerden beobachtet (Enculescu 1924, Karte V), die verschiedene Degradierungsstadien der Schwarzerde darstellen. Bei ihrer allmählichen Podsolierung enthält die Schwarzerde in ihrem tieferen Teile lange eine dunkle Schicht (Dranicyn 1914). Dabei stellen die degradierten Schwarzerden und die grauen Walderden, die in einer Tiefe von 50—100 cm eine dunkle Schicht beherbergen, deutliche Merkmale des Vordringens des Waldes in die Steppe dar.

Andere geographische Gebiete.

Neben Verschiebungen landschaftlicher Grenzen sind für uns von grossem Interesse auch Grenzverschiebungen anderer geographischer Gebiete. Bei der Untersuchung solcher Grenzen werden die Methoden der Chorogenie angewendet. Nördlich von dem gegenwärtigen Verbreitungsgebiet der Hasel findet man oft Haselnüsse, die in Torfablagerungen skandinavischer Moore zum Vorschein kommen (Samuelson 1915). Diese Haselnüsse werden als Relikte behandelt, die zeigen, dass die nördliche Haselgrenze in Skandinavien sich nach Süden verschoben hat. Durch

Untersuchungen von Fichtenpollen stellt man in Skandinavien eine allmähliche Abwanderung der Fichte nach Süden fest.

Anderseits können die Methoden anderer Wissenschaften bei der Untersuchung der Verschiebung landschaftlicher Grenzen verwendet werden.

Mittels geologischer Untersuchungsmethoden wird festgestellt, dass auf Åland eine Landhebung vor sich geht (Witting 1918), die sich gegenwärtig auf einen $^1/_2$ m in 100 Jahren beläuft, und dass Åland in spätglazialer Zeit mindestens 124 m tiefer lag als heute. So hat Åland im Laufe der Jahrhunderte der Vegetation sukzessiv neues Land dargeboten und bietet ein umfangreiches Arbeitsfeld für Studien über die Einwanderung der Pflanzenarten. Bei der Untersuchung der Flora von Åland hat Palmgren (Palmgren, 1927, S. 42) Arten gefunden, die eine westliche Verbreitung oder eine gegen Osten abnehmende Frequenz aufweisen. Infolge dieser Tatsache kam er zu der Schlussfolgerung, dass bestimmte Arten (*Botrychium simplex*, *Carex livida* u. a.) von Westen, d. h. aus Schweden nach Åland eingewandert sind. Das Palmgrensche Gesetz kann bei der Untersuchung langsam sich fortbewegender Naturkomplexe (Dünen u. drgl.) mit Erfolg angewendet werden.

Ebenso können wir bei der Untersuchung anderer geographischer Grenzen den Einfluss der Veränderung der Existenzbedingungen studieren, die durch Grenzverschiebungen hervorgerufen wird. Infolge der Verschiebung der Rassengrenze in Nordamerika werden die Indianer in Berge, Wüstengebiete usw. zurückgedrängt. Die Verschlechterung ihrer Lebensverhältnisse bedingt ein rasches Aussterben des genannten Volkes: nur Reste der Rasse werden sich in den ihnen überlassenen Reservationen erhalten. Die Buschmänner bilden Reste der ältesten Bevölkerungsschicht Afrikas. Durch das Vordringen von Kaffern u. a. sind sie in die an trinkbarem Wasser ungemein arme Kalahari zurückgedrängt worden. Sie haben sich sogar ihren neuen Lebensbedingungen angepasst: infolge der Verringerung der einst reichen Wildbestände sind sie von der Wirtschaftsstufe der Jäger auf die der Sammler hinabgesunken. Diese kümmerlichen Reste einer früher sehr verbreiteten Rasse erreichen nur 140—145 cm Durchschnittsgrösse (Lautensach 1926, Jäger 1928).

Die Bedeutung von Grenzschranken wird in der Rassengeographie, der Staatenkunde u. a. Wissenschaften hervorgehoben. Ringgebirge und Hochplateaus wirken bei Menschenrassen schützend und helfen Dauergrenzen festzuhalten (Haushofer 1927, S. 199). Im Leben der Staaten spielt eine grosse Rolle der Drang nach schrankentreuen Grenzen (Pyrenäen als Rassen- und Staatengrenze, Schwankungen der schrankenfreien deutsch französischen Grenze).

Literatur.

Abolin, R. Opyt epigenologičeskoj klassifikacii bolot. Bolotovedenije 1914.

Ahlmann-Caldenius-Sandegren. Ragundasjön. Sver. Geol. Unders. Ser. Ca. H. 12. 1924.

Ailio, J. Die geographische Entwicklung des Ladogasees in postglazialer Zeit. Fennia 38. 1915.

Anderson, G. Hasseln i Sverige fordom och nu. Sver. Geol. Unders. Ser. Ca. H. 3. 1902.

Anufrijev, G. Strojenije bolot Leningradskogo rajona. Trudy Naučno-issledov. Instituta. Bd. 9. 1931.

Arldt, Th. Handbuch der Palaeogeographie. Bd. II. T. I u. II. Leipzig 1917 u. 1922.

Auer, V. Die postglaziale Geschichte des Vanajavesisees. Bull. Comm. Géol. Finl. Nr. 69. 1924.

— Untersuchungen über die Waldgrenzen und Torfböden in Lappland. Comm. Instit. Quaest. Forest. Finl. Ed. 12. 1927.

Beck-Rytz-Stehlin-Tschumi. Der neolithische Pfahlbau Thun. Mitteil. Naturf.-Ges. Bern. 1930.

Berg, L. Klimat i žiznj. Moskau 1922.

— Geographical zones of the U. S. S. R. Part I. Leningrad 1930.

Bobek, H. Innsbruck. Forschungen zur Deutschen Landes- und Volkskunde. Bd. 25. H. 3. 1928.

Bogdanowskaya-Guiheneuf. Die Vegetation der Hochmoore des russischen Ostbaltikums. Travaux Instit. sc. nat. Peterhof. H. 5. 1928.

Braun-Blanquet-Pavillard. Vocabulaire de sociologie végétale. Montpellier 1925.

Budde, H. Die Waldgeschichte des Sauerlandes. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XLVII. 1929.

Clements, Fr. E. Plant succession and indicators. New York 1928.

— Climatic cycles and changes of vegetation. Rep. Confer. Cycl. Carnegie Inst. Wash. June 1929.

— Experimental methods in adaptation and morphogeny. Journal of Ecology. Vol. XVII. № 2. 1929.

Cowles, H. The causes of vegetative cycles. Bot. Gaz. Bd. 51. 1911.

Czoernig-Czernhausen. Die Höhlen Salzburgs. Spelaelogische Monographien. Bd. X. 1926.

Däniker, A. Die Grundlagen zur ökologischen Untersuchung der Pflanzengesellschaften. Vierteljahrsschr. Naturf.-Ges. Zürich. Bd. 73. 1928.

Decksbach, N. Über verschiedene Typenfolgen der Seen. Archiv f. Hydrobiol. Bd. XX. 1929.

Deecke, W. Beiträge zur Paläopotamologie. Zeitschr. f. Geomorphologie. 1929.

Dokučajev, V. Russkij černozem. Petersburg 1883.
Dranic'yn, W. Vtoričnyje podzoly i peremeščenije podzolistoj oblasti. Izv. Dokuč. počv. komit. II. 1914.
Du Rietz-Nannfeldt. Ryggmossen. Svensk. Växtsoc. Sällsk. Handl. III. 1925.
Enculescu, P. Zonele de vegetație lemnoasă din România. Memor. Instit. Geolog. Român. Vol. I. 1924.
Firbas, F. Die Geschichte der nordböhmischen Wälder und Moore seit der letzten Eiszeit. Beih. Bot. Centralbl. Bd. XLIII. Abt. II. 1927.
Florov, N. Über Lössprofile in den Steppen am Schwarzen Meer. Zeitschr. f. Gletscherkunde. Bd. XV. 1927.
Flückiger, O. Landhebung und Haushalt der Gewässer. Vierteljahrschr. Naturf.-Ges. Zürich. Jg. 75. 1930.
Frenzel, K. Beiträge zur Landschaftskunde der westlichen Lombardei. Mitteil. Geogr. Ges. Hamburg. Bd. 38.
Freyberg, B. Zerstörung und Sedimentation an der Mangroveküste Brasiliens. Leopoldiana. Bd. 6. 1930.
Freymuth, O. Tartu välisilme kujunemine. Koguteos „Tartu". 1927.
Frosterus, B. Versuch einer Einteilung der Böden des finländischen Moränengebietes. Fennia 35. 1913—1915.
Furrer, E. Begriff und System der Pflanzensukzession. Vierteljahrschr. Naturf.-Ges. Zürich. Jg. 67. 1922.
Gams, H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahrschr. Naturf.-Ges. Zürich. Jg. 63. 1918.
Glinka, K. Počvovedenije. Petersburg 1908.
Hädicke, E. Kiel. Mitteil. Ges. Kiel. Stadtgeschichte. № 36. 1931.
Haushofer, K. Grenzen in ihrer geographischen und politischen Bedeutung. Berlin 1927.
Hellaakoski, A. Suursaima. Fennia 43. 1922.
— Puulan järviryhmän kehityshistoria. Fennia 51. 1929.
Hettner, A. Die Geographie, ihre Geschichte, ihr Wesen und ihre Methoden. Breslau 1927.
Hofmann, E. Urgeschichtliche Pflanzenreste aus niederösterreichischen Höhlen. Österr. Botan. Zeitschr. Bd. 77. 1928.
Högbom, B. Über die geologische Bedeutung des Frostes. Bull. Geol. Inst. Univ. Upsal. Vol. XV. 1913.
— Beobachtungen aus Nordschweden über den Frost als geographischen Faktor. Bull. Geol. Inst. Univ. Upsal. Vol. XX. 1925—1927.
— Über den Verlauf der Frostvorgänge im Felsboden. Bull. Geol. Inst. Univ. Upsal. XX. 1925—1927.
Jaccard, P. La chorologie sélective et sa signification pour la sociologie végétale. Mém. Soc. Vaud. sc. nat. № 2. Lausanne 1922.
Jaeger, Fr. Afrika. Leipzig 1928.
Keller, P. Analyse pollinique de la tourbiére de Pinet. Arch. de Botan. T. III. № 4. 1929.
Köppen-Wegener. Die Klimate der geologischen Vorzeit. Berlin 1924.
Krokos, V. Nekotoryje dannyje po geologii Tiraspol. ujezda. Geol. Vestnik II, 2. 1916.

Kyrle, G. Grundriss der theoretischen Spelaelogie. Spelaelogische Monographien. Bd. I. 1923.

Laskarev, V. Obščaja geologičeskaja karta Jevropejskoj Rossii. List 17. Trudy Geologič. Komit. Bd. 77. 1914.

Lautensach, H. Länderkunde. Gotha 1926.

Lencewicz, St. Czwartorzędowe ruchy epirogeniczne i zmiany sieci rzecznej w Polsce środkowej. Travaux exéc. Instit. Géograph. Univ. Varsovie. № 8. 1926.

Lüdi, W. Die Sukzession der Pflanzenvereine. Mitteil. Naturf.-Ges. Bern. 1919 (1920).

— Das Siehenmoos bei Eggiwil im Emmental und seine Geschichte. Mitteil. Naturf.-Ges. Bern. 1929 (1930).

Lundbeck. Die Bodentierwelt norddeutscher Seen. Arch. f. Hydrobiol. Suppl.-Bd. VII. Liefg. 1—3. 1926.

Lundquist, G. Bodenablagerungen und Entwicklungstypen der Seen. Die Binnengewässer 2. Stuttgart 1927.

Markus, E. Podzolisto-bolotnyje počvy srednej časti Koljskogo poluostrova. Arbeiten der Kolaer Expedition des Petersburger Geographischen Instituts. Bd. 2. 1922.

— Die Transgression des Moores über den Sandwall bei Laiva. Sitzungsber. Naturf.-Ges. Univ. Tartu. Bd. 32, H. 1—2. 1925 (1925 a).

— Das Komplexprofil von Jätasoo. Sitzungsber. Naturf.-Ges. Univ. Tartu. Bd. 32, H. 1—2. 1925 (1925 b).

— Naturkomplexe. Sitzungsber. Naturf.-Ges. Univ. Tartu. Bd. 32, H. 3—4. 1925 (1925 c).

— Metsa ja soo piiri nihkumise sihi määramine. Eesti Mets. 1925. № 8. (1925 d).

— Verschiebung der Naturkomplexe in Europa. Geographische Zeitschrift. Jg. 33. H. 10. 1926.

— Die Grenzverschiebung des Waldes und des Moores in Alatskivi. Acta et Comment. Univers. Tartuensis. A XiV, 3. 1929.

— Kameslandschaften Estlands. Zeitschr. Deutsch. Geolog. Ges. Bd. 82. H. 1. 1930 (1930 a).

— Naturkomplexe der Kameslandschaften. Zeitschr. Deutsch. Geolog. Ges. Bd. 82. H. 7. 1930 (1930 b).

— Naturkomplexe von Alatskivi. Acta et Comment. Univ. Tartuensis. A XVIII, 8. 1930 (1930 c).

— Meerestypen. Meteorologische Zeitschr. H. 10. 1930 (1930 d).

Morton-Gams. Pflanzliche Höhlenkunde. Berichte der Bundeshöhlenkommission. Jg. II. 1921.

Naumann, E. Einige neue Gesichtspunkte zur Systematik der Gewässertypen. Arch. f. Hydrobiologie. Bd. XX. 1929.

Oswald, H. Die Vegetation des Hochmoores Komosse. Svensk. Växtsoc. Sällsk. Handl. I. 1923.

Palmgren, A. Die Einwanderungswege der Flora nach den Ålandsinseln. Acta Botan. Fennica. 1927.

Passarge, S. Die Oberflächengestaltung der Erde. Hamburg 1920.

Pavillard, J. De la statistique en phytosociologie. Montpellier 1923.

Penck, A. Die Formen der Landoberfläche und Verschiebungen der Klimagürtel. Sitzungsber. Preuss. Akad. Wiss. 1913. I.
— Neuere Geographie. Zeitsch. Ges. Erdk. Berlin. Sonderband 1928.
Post, L. v. Einige südschwedischen Quellmoore. Bull. Geol. Instit. Univ. Upsala. Vol. XV. 1916.
Ramsay-Hackman. Das Nephelinsyenitgebiet auf der Halbinsel Kola. Fennia 11. 1894.
Ramsay, W. Niveauverschiebungen, eisgestaute Seen und Rezession des Inlandeises in Estland. Fennia 52. 1931.
Ramström, M. Über die älteste Steinzeitkultur in Asien und Afrika. Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsal. 1927.
Rübel, E. Ökologische Pflanzengeographie. Die Sukzessionen oder der Formationswechsel. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bd. IV. 1913.
Samuelson, G. Über den Rückgang der Haselgrenze und anderer pflanzengeographischer Linien in Skandinavien. Bull. Geol. Inst. Univ. Upsal. Vol. XIII. 1915.
— Studien über die Wirkungen des Windes in den kalten und gemässigten Erdteilen. Bull. Geolog. Inst. Univ. Upsal. Vol. XX. 1925—1927.
Sandergren, R. Hornborgasjön. Sver. Geol. Undersökn. Ser. Ca. № 14. 1916.
Schulze, J. H. Die landschaftlichen Wirkungen des Bergbaues. Geograph. Anzeiger. H. 9. 1931.
Schürmann, H. Kjökkenmöddinger und Paläolithicum in Nord-Sumatra. Tijdschr. Koninkl. Nederl. Aardijk. Gen. 1931.
Shantz, H. L. Plant succession on abandoned roads in eastern Colorado. Journ. Ecol. 1917.
Sigwart, Chr. Logik. Bd. I. Tübingen 1921.
Sölch, J. Die Auffassung der „natürlichen Grenzen" in der wissenschaftlichen Geographie. Innsbruck 1924.
Sorge, E. Die Trockengrenze Südamerikas. Zeitschr. Ges. Erdk. Berlin. 1930.
Stromer, E. Methoden paläogeographischer Forschung. Geograph. Zeitschr. 1920.
Sukačev, V. Rastitelnyje soobščestva. Leningrad 1926.
Tanakadate, H. The activity of the Tarumai Dome after 1917. Japanese Journal of Geology and Geography. Vol. III. № 3—4. 1924.
Tartu. Koguteos. 1927.
Tanfiljev, G. Predely lesov v Poljarnoj Rossii. Odessa 1911.
Thinemann, A. Die Binnengewässer Mitteleuropas. Die Binnengewässer 1. Stuttgart 1926.
Tolvanen, V. Der Alt-Päijanne. Fennia 43. 1922.
Travis, C. B. The peat and forest beds of Leasowe, Cheshire. Proceed. Liverp. Geol. Soc. Vol. XV. 1929.
Vityn, J. Počvy rajona tabačnych plantacij v Kubanskoj oblasti. Petersburg 1924.
Wigge, K. Die Tundra als Landschaftsform. Köln 1927.
Witting, R. Die Meeresoberfläche, die Geoidfläche und die Landhebung dem Baltischen Meere entlang und an der Nordsee. Fennia 39. № 5. 1918.
Ziegler, S. Die Stadt Essen. Essen 1929.

ÜBER DIE PLECTELLINEN

VON

A. ÖPIK

MIT 12 TAFELN UND 6 ABBILDUNGEN IM TEXT

TARTU 1932

K. Mattiesens Buchdruckerei Ant.-Ges., Tartu, 1932.

Zum 100-jährigen Geburtstage von Fr. Schmidt (1832—1932).

In seiner vielseitigen wissenschaftlichen Tätigkeit als Botaniker, Forschungsreisender, Geologe und Paläontologe hat Fr. Schmidt in der Stratigraphie und Paläontologie des Ostbaltikums seinen grössten Erfolg gehabt.

Als 75-jähriger Greis konnte er seine „Revision der Trilobiten" abschliessen, um die Bearbeitung der ostbaltischen Strophomeniden in die Hand zu nehmen. Diese von ihm geplante grosse Arbeit blieb unbeendet, jedoch konnte er in der 1908 erschienenen vorläufigen Mitteilung seine grundlegenden Beobachtungen über die wahre Natur der Plectamboniten der Welt der Wissenschaft vorlegen, womit auch der Ausgangspunkt für die vorliegende Untersuchung gegeben war.

Vorwort.

Das Material zur vorliegenden Schrift stammt teilweise aus den älteren Sammlungen des Geologischen Instituts der Universität Tartu, ferner aus den von Fr. Schmidt angelegten Sammlungen der Naturforscher-Gesellschaft bei der Universität Tartu und des Museums in Tallinn; teilweise ist es aber vom Verfasser der Schrift und von Herrn Mag. K. Orviku gesammelt worden.

Die Aufgabe des Verfassers wurde auch durch das freundliche Entgegenkommen der Herren Prof. Dr. O. Holtedahl und Dr. A. Heintz in Oslo sehr wesentlich gefördert, da sie die Originale der *Palaeostrophomena* hierher gesandt haben.

In liebenswürdiger Weise überliessen die Herren Prof. Dr. Janensch und Dr. W. Quenstedt dem Verfasser ebenfalls zur Beschreibung Material aus den Sammlungen des Geol. Instituts der Universität Berlin, darunter zwei Exemplare von *Plectella*.

Ihnen allen sei hier für ihre Freundlichkeit und Hilfe der herzlichste Dank ausgesprochen.

Tartu, den 23. April 1932.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Zum 100-jährigen Geburtstage von Fr. Schmidt	3
Vorwort	4
Inhaltsverzeichnis	5
Verzeichnis der Abbildungen im Text	6
Schrifttum	7
I. Stratigraphie der Plectellinae	9
II. Beschreibung der Gattungen und Arten:	
Plectella	10
Ingria	13
Ukoa	33
Palaeostrophomena	35
Ahtiella	37
III. Die Beziehungen der Plectellinen zueinander	44
IV. Über die Stellung der Plectellinen in der Familie der Plectambonitiden	47
V. Über die Stellung der Plectambonitiden unter den Protremata	51
VI. Über den „einfachen“ und den „doppelten“ Schlossfortsatz der Protremata	57
VII. Vorläufige Mitteilung über neue Clitambonitiden	70
Anmerkung zu S. 35—36	71
Tafeln	73

Verzeichnis der Abbildungen im Text.

Seite

1. Längsprofile von Plectellinen 25
2. Schemata zum Innenbau von *Ingria* und *Ahtiella* 26
3. Schalenstruktur von *Ahtiella* und *Ingria* 27
4. Hauptzüge der Phylogenie der Plectambonitiden 49
5. *Gonambonites (Estlandia) marginatus* (Pahlen), Oberfläche einer Innenschicht der Schale mit Scheinpunkten 55
6. Die verschiedenen Ankerarten der Orthoiden, Clitambonacea und Strophomenacea, schematisch dargestellt 61

Schrifttum.

(Ausserhalb der Synonymenlisten zitierte Arbeiten.)

(*1*). O. Holtedahl „The Strophomenidae of the Kristiania Region", Videnskapsselskapets Skrifter I, Mat.-Nat. Klasse, 1915, No. 12. Kristiania 1916.

(*2*). W. Lamansky „Die ältesten silurischen Schichten Russlands", Mém. du Comité Géol., N. S. livr. 20. St.-Pét. 1905.

(*3*). K. Orviku (K. Jaansoon-Orviku) „Beiträge zur Kenntnis der Aseri- und der Tallinna-Stufe in Eesti I", Publ. of the Geol. Institution of the University of Tartu, No. 5 und Acta et Comm. Universitatis Tartuensis (Dorpatensis) A XI. 6. 1927.
K. Orviku „Der Asaphiden-Kalkstein im Bohrloch von Lagedi", Public. of the Geol. Institution of the University of Tartu, No. 53 und Sitzungsberichte der Naturforscher-Gesellschaft bei der Universität Tartu, Bd. 36, Heft 3—4. 1930.

(*4*). A. Öpik „Die Inseln Odensholm und Rogö", Publ. of the Geol. Institution of the University of Tartu, No. 9 und Acta et Comm. Universitatis Tartuensis (Dorpatensis) A XII. 2. 1927.

(*5*). Fr. Schmidt „Revision der ostbaltischen silurischen Trilobiten", Abt. VI „Allgemeine Übersicht", Mém. de l'Académie de St.-Pétersb., VIII^{e} Série, vol. 20, No. 8. 1907.

(*6*). H. Scupin „Ostbaltikum I". Berlin, Bornträger, 1928.

(*7*). R. Kozłowski „Les brachiopodes gothlandiens de la Podolie Polonaise", Palaeontologia Polonica, t. I. Warszawa 1929.

(*8*). W. Quenstedt in „Neues Jahrbuch für Mineralogie etc.", Referate 1931, III, S. 479.

(*9*). Fr. Schmidt „Beitrag zur Kenntnis der ostbaltischen Brachiopoden der Gattungen *Plectambonites, Leptaena* und *Strophomena*", Bulletin de l'Académie de St.-Pétersb. 1908.

(*10*). A. Öpik „Brachiopoda Protremata der estländischen ordovizischen Kukruse-Stufe", Publ. of the Geol. Institution of the University of Tartu, No. 20 und Acta et Comm. Universitatis Tartuensis (Dorpatensis) A XVII. 1. 1930.

(*11*). J. Bock „Geognostische Beschreibung des untersilurischen und devonischen Systems des Gouv. St. Petersburg", Materialien zur Geologie Russlands, Bd. I. St. Petersburg 1869.

(*12*). W. Paeckelmann „Die Brachiopoden des deutschen Unterkarbons I". Berlin 1930.

(*13*). W. Paeckelmann „Die Fauna des deutschen Unterkarbons II". Berlin 1931.

(*14*). Fr. Schmidt „Untersuchungen über die silurische Formation von Estland etc.“, Archiv für Naturkunde 1858. Dorpat.

(*15*). E. v. Eichwald „Lethaea Rossica“, vol. I: Ancienne période. Stuttgart 1855—1860.

(*16*). C. Gagel „Die Brachiopoden der cambrischen und silurischen Geschiebe etc.“, Beiträge zur Naturkunde Preussens 1890. Königsberg.

(*17*). J. G. Andersson „Über cambrische und silurische phosphoritführende Gesteine aus Schweden“, Bull. of the Geol. Institution of the University of Upsala, vol. 2. 1896.

(*18*). B. B. Bancroft „Some New Genera and Species of Strophomenacea etc.“, Mem. and Proc. of the Manchester Lit. & Phil. Society, vol. 73. 1929.

(*19*). Ch. Schuchert and G. A. Cooper „Synopsis of the Brachiopod Genera of the Suborder Orthoidea“, American Journal of Science, vol. 22. September 1931.

(*20*). H. Bekker „A New Brachiopod *(Leptestia)* from the Kuckers Stage in Estonia“, Geol. Magazine, vol. 59. 1922.

(*21*). O. T. Jones „Plectambonites and Some Allied Genera“, Mem. of the Geol. Survey of Great Britain, vol. 1, part 5. London 1928.

(*22*). Ch. Schuchert et Clara M. Levene „Brachiopoda“ in Fossilium Catalogus, pars 42. Berlin 10 VIII 1929.

(*23*). A. von der Pahlen „Monographie der baltisch-silurischen Arten der Brachiopodengattung Orthisina“, Mém. de l'Acad. de St.-Pét. 1877.

(*24*). R. I. Murchison, E. de Verneuil et A. de Keyserling „Géologie de la Russie d'Europe et des Montagnes de l'Oural“, vol. II: Paléontologie. Londres-Paris 1845.

(*25*). Hall & Clarke „An Introduction to the Study of the Genera of Palaeozoic Brachiopoda“. Albany, N. Y. 1892.

(*26*). J. Ch. Pander „Beiträge zur Geognosie des Russischen Reiches“. St. Petersb. 1830.

(*27*). Ch. Walcott „Cambrian Brachiopoda“, U. S. Geological Survey, Monographs, vol. 51. 1912.

(*28*). J. Wysogorski „Zur Entwickelungsgeschichte der Orthiden etc.“, Zeitschrift der Deutschen Geol. Gesellschaft, Bd. 52. Berlin 1900.

(*29*). C. Wiman „Über die Fauna des westbaltischen Leptaenakalkes“, Arkiv för Zoologi, Bd. 3, No. 24. Stockholm 1907.

(*30*). E. v. Eichwald „Über das silurische Schichtensystem in Estland“. St. Petersburg 1840.

(*31*). A. Lessnikow „Paläontologische Charakteristik des Untersilurs zwischen den Stationen Swanka und Nasja etc.“, Bulletin du Comité Geol. 42, No. 5—9. Leningrad 1924.

I. Stratigraphie der Plectellinae.

Arten \ Stufen und Zonen	B_I	B_{II}			B_{III}			C_I	Bemerkungen
	β	α	β	γ	α	β	γ		
Plectella gracilis Lamansky	+	—	—	—	—	—	—	—	I.
„ *uncinata* „	+	—	—	—	—	—	—	—	E. I.
„ *media* „	+	—	—	—	—	—	—	—	I.
„ *semiovata* „	+	—	—	—	—	—	—	—	I.
„ *eminens* „	+	—	—	—	—	—	—	—	I.
„ *extensa* „	+	—	—	—	—	—	—	—	E. I.
„ *obtusa* „	+	—	—	—	—	—	—	—	I.
Ingria nefedyevi (Eichwald)	—	—	+	+	+	—	—	—	E., I., 3 cβ
„ sp. *a* aff. *nefedyevi* . .	—	—	—	—	—	+	—	—	E.
„ *flabellum* n. sp.	—	—	—	—	+	—	—	—	I.
„ *pakriana* n. sp. . . .	—	—	—	—	—	+	+	—	E.
„ sp. *b* aff. *pakriana* . . .	—	—	—	—	—	+	—	—	E.
„ *expressa* n. sp. . . .	—	—	—	—	—	+	+	—	E.
„ sp. *c* aff. expressa . . .	—	—	+	—	—	—	—	—	E.
„ *aka* n. sp.	—	—	—	—	+?	—	—	—	I.
Ukoa ornata n. gen. n. sp. . .	—	—	—	—	—	—	—	+	E.
Palaeostrophomena concava Holtedahl	—	—	—	—	+	+	+	+	E., I., 3 cβ, 3 cγ
Ahtiella lirata n. g. n. sp. . .	—	—	—	—	—	—	—	+?	E.
„ *baltica* n. sp.	—	—	—	—	—	+	—	—	E.
„ sp. *a.* aff. *baltica* . . .	—	—	—	—	—	+	—	—	E.

Die Abkürzungen bedeuten: E. — Estland; I. — Ingermanland, die Umgebung von Leningrad und der Glint von Ladoga; 3 cβ, 3 cγ beziehen sich auf die entsprechenden norwegischen Zonen [Holtedahl *(1)*].

Aus der vorstehenden Tabelle geht hervor, dass die Plectellen, wie es schon von Lamansky *(2)* betont wurde, eine Eigentümlichkeit der $B_I\beta$-Zone (*Megalaspides-* oder *primigenus*-Zone) sind. In B_{II} werden sie durch *Ingria* ersetzt. Die meisten *Ingria*-Arten sind an den Vaginatenkalk gebunden und gehen nicht in C_I über. Sehr möglich ist es dennoch, dass in der tiefsten Zone der C-Stufe, in $C_I\alpha$ [Zone mit *Asaphus pachyophthalmus* und *Megalaspis rudis*, nach Orviku *(3)* und A. Öpik *(4)*] noch *Ingria*-Arten zu erwarten sind, da diese Zone, ihrem Fossilinhalt nach, noch sehr gut in den Vaginatenkalk passen kann

[Orviku (*3*)]. Die *Ahtiella*-Arten gehören im wesentlichen ebenfalls dem Vaginatenkalk an. Die in Norwegen vorkommenden *Ingria nefedyevi* und *Palaeostrophomena concava* sind mit den estnischen und ostbaltischen Funden isochron.

Auffallend ist, dass alle bekannten Plectellinen dem Unterordovizium angehören. Sie erscheinen aber im Ostbaltikum erst zum Schluss des Tremadocs oder der *Ceratopyge*-Zeit ($B_{I\beta}$) als hochspezialisierte Formen. Die tieferen Ablagerungen des ostbaltischen Tremadocs, der Glaukonitsand ($B_{I\alpha}$), Dictyonemaschiefer und Obolensandstein führen überhaupt keine kalkschaligen Fossilien. Daher sind Plectellinen nicht hier, wohl aber im Tremadoc und Kambrium anderer Länder zu erwarten.

Über die Stratigraphie der entsprechenden Ablagerungen sind reichliche Angaben bei Lamansky (*2*), K. Orviku (*3*) und Öpik (*4*) zu finden. Über die Stellung der $B_{I\beta}$-Zone gibt ferner Fr. Schmidt (*5*), S. 99 Aufschluss. Diese, von Fr. Schmidt eingeführte wichtige Korrektur [*Cyrtometopus primigenus* Angelin anstadt *Triarthrus angelini* bei Lamansky (*2*)] ist von H. Scupin (*6*) leider übersehen worden.

Für das von Lamansky für Estland vermutete Vorkommen der $B_{I\beta}$-Zone [vergl. A. Öpik (*4*)] sind neue Beweise erbracht worden. In den Aufschlüssen von Mäeküla in einem ca 50 cm mächtigen Kalksandstein, der überreich an Glaukonit ist und zwischen dem eigentlichen Glaukonitsand ($B_{I\alpha}$) und dem Megalaspiskalk (B_{II}) eingelagert erscheint, sind gefunden worden: *Angusticardinia recta* (Pander), *Plectella uncinata* (Pander), *Eoorthis daunus* Walcott, *Megalaspides* sp. und andere Formen. Diese Schichten sind in Estland überall vorhanden und demnach sind diese, von Lamansky (*2*) entdeckten und gedeuteten, obersten Bildungen der *Ceratopyge*-Zeit eine Eigenart des ganzen Ostbaltikums.

II. Beschreibungen der Gattungen und Arten.

Strophomenacea Schuchert.

Plectambonitidae Kozłowski **1929** (emend. Öpik **1930**).

Plectellinae Öpik **1930.**

Gen. ***Plectella*** **Lamansky 1901.**

Taf. XII, Fig. 52, 53.

1830. *Plectambonites* (pars). Ch. H. Pander „Beiträge zur Geognosie des Russischen Reiches", St. Petersburg. Auf Kosten des Verfassers.

1845. *Leptaena* Dalman (pars). R. J. Murchison, E. de Verneuil & A. de Keyserling „Géologie de la Russie d'Europe etc.", vol. II (Paléontologie).

1905. *Plectella* Lamansky. „Die ältesten silurischen Schichten Russlands", Mém. du Comité Géologique, N. S. livr. 20. St.-Pétersbourg.

1908. *Plectella* Lamansky. Fr. Schmidt „Beiträge zur Kenntnis der ostbaltischen, vorzüglich untersilurischen, Brachiopoden, etc.", Bulletin de l'Acad. de St.-Pét., VIe série, t. 2, S. 717.

1928. *Plectella* Lamansky. O. Th. Jones „Plectambonites and some allied Genera", Mem. of the Geol. Survey of Great Britain, vol. I, part 5.

1929. *Plectambonites* Pander. Ch. Schuchert & C. M. Levene, „Brachiopoda" in „Fossilium Catalogus", pars 42, S. 16 und 98.

1929. *Plectella* Lamansky. R. Kozłowski „Les brachiopodes gothlandiens de la Podolie polonaise", Palaeontologia Polonica, t. I. Warszawa.

1930. *Plectella* Lam. A. Öpik „Brachiopoda Protremata der estländischen ordovizischen Kukruse-Stufe", Publ. of the Geol. Institution of the University of Tartu No. 20 und Acta et Comm. Universitatis Tartuensis (Dorpatensis) A XVII. 1.

1931. *Plectella* Lam. Ch. Schuchert & G. A. Cooper „Synopsis of the Brachiopod Genera of the Suborder Orthoidea and Pentameroidea, with Notes on the Telotremeta", Am. Journal of Science, vol. 22.

Genotyp: *Plectella uncinata* (Pander) = *Plectambonites uncinatus* Pander 1830. Diagnose der Gattung (nach Lamansky 1905): Die Schale von *Plectella* ist normal, also rafinesquinenartig gewölbt, mit konkaver Pedikelarea und vorspringendem Wirbel. Die Brachialarea ist schwach konvex (Taf. XII, Fig. 52). Die Skulptur besteht aus radialen Rippen mit dazwischenliegenden Längsstreifen, welche aus feinen radial geordneten Höckerchen bestehen (Taf. XII, Fig. 53), wodurch ein perlschnurartiges Muster entsteht. „Wenn der Raum zwischen den Rippen sich erweitert, verwandelt sich eine der mittleren Reihen von Chagrinkörnchen in ein Rippchen."

Innerlich führen beide Schalen von *Plectella* ein vertieftes, erhaben umwalltes Viszeralfeld, mit je einem Mittelseptum. In der Pedikelschale (Lamansky 1905, Taf. II, Fig. 22—23) findet sich ausserdem ein, und in der Brachialschale zwei Paar Seitensepten. Die *A*-Öffnung ist durch Pseudodeltidium und Chilidium verdeckt. Der Schlossfortsatz ist einfach und mit dem Chilidium hinten verwachsen. Oft ist das Chilidium teilweise zerstört und seine Reste sind dann lippenartig an den Rändern der *A*-Öffnung erhalten.

Der Innenbau der *Plectella* ähnelt, den Abbildungen und Beschreibungen Lamansky's entsprechend, sehr dem der *In-*

gria nefedyevi (Eichwald). Die Septen sind hier von gleicher Anordnung und die Viszeralfläche ist gleichfalls vertieft. Die Beziehungen beider Gattungen zueinander sind aber noch näher. Bei den *Ingria*-Arten (Taf. VI, Fig. 33; Textabb. 2) ist der hintere Schalenrand gezahnt, und dies scheint auch bei der *Plectella* der Fall zu sein. Den Schlossrandzähnen der *Ingria* entsprechen auf der Area sonderbare, schwache Streifen, welche z. T. aus dem Nabel zum Rande der Areas ausstrahlen und die horizontalen Zuwachsstreifen der Areafläche durchqueren. Taf. XII, Fig. 52 sind ähnliche Streifen auf der Area der *Plectella* cf. *extensa* Lamansky ausgebildet, und am Schlossrande sind mit diesen Streifen verbundene Spuren der mehr innerlich gelegenen Zähne angedeutet. Dieses Exemplar gehört dem Geol. Museum in Berlin und stammt aus der Umgebung von Leningrad. An dem seltenen Exemplar sind auch Spuren[1]) feiner Scheinpunkte vorhanden, ähnlich wie es bei *Ingria* (Textabb. 3) der Fall ist.

Die Verwandtschaft zwischen *Ingria* und *Plectella* ist also tatsächlich sehr gross, aber beide sind doch voneinander sehr leicht zu unterscheiden. Die Skulptur (Taf. VII, Fig. 34 und Taf. XII, Fig. 53) ist bei den beiden recht verschieden, und ihre Schalen sind von entgegengesetzter Wölbung.

Beziehungen bestehen auch zwischen der *Plectella* einerseits und *Plectambonites* Pander (vgl. A. Öpik, 1930), *Leptestia* Bekker und *Leptelloidea* Jones anderseits.

So tritt bei *Plectambonites planissimus* Pander, neben der *Ingria*-artigen Querskulptur, am Rande der Scheibe noch eine schwache Chagrinzeichnung wie bei der *Plectella* auf. Sonst aber hat *Plectambonites planissimus* eine Schale mit einem Knie, ganz flache Area, glatten Schlossrand usw. und ist daher von der *Plectella* recht verschieden, obwohl sie beide gleichsinnig gewölbt sind.

Nach den Umrissen aber, dem Bau der Area und dem ganzen Habitus lässt sich die *Plectella* mit *Leptestia*, ganz besonders aber mit *Leptelloidea* vergleichen. Es fehlt jedoch diesen die Perlschnurskulptur und das Chilidium, und gleichzeitig entbehren sie der Septen und der Vertiefung der Viszeralfläche der *Plectella*. Sehr nahe sind auch die Beziehungen der *Plectella* zu den mit

1) Die Schalensubstanz ist hier stark umkristallisiert und z. T. dolomitisch, was eine allgemeine Erscheinung bei den Versteinerungen der ostbaltischen $B_{I\beta}$-Schichten ist. Die Strukturen sind daher z. T. verwischt,

ihr gleichsinnig gewölbten Sowerbyellen. Der Vergleich ist bei *Ingria* ausgeführt worden.

Zu den wesentlichsten Merkmalen der Gattung *Plectella* gehören der einfache Schlossfortsatz und das Chilidium, wodurch ja die besondere Stellung der Plectellinae unter den Plectambonitiden bedingt wird (A. Öpik, 1930). Im Bau des Chilidiums weist nun die *Plectella* cf. *extensa* noch eine spezielle Besonderheit auf, indem Taf. XII, Fig. 52 der Schlossfortsatz durch das Chilidium durchgedrückt erscheint, so dass die Aussenfläche des Chilidiums dreiteilig aussieht.

Die Vertreter dieser Gattung sind bis jetzt nur in den $B_{I\beta}$-Schichten Estlands und des Ostbaltikums nachgewiesen worden.

Gen. *Ingria* Öpik 1930.

1930. *Ingria* A. Opik „Brachiopoda Protremata der estländischen ordovizischen Kukruse-Stufe", Publ. of the Geol. Institution of the University of Tartu No. 20 und Acta et Commentationes Univ. Tartuensis (Dorpatensis) A XVII. 1.

1931. *Ingria* Ö. Ch. Schuchert & G. A. Cooper „Synopsis of the Brachiopod Genera of the Suborder Orthoidea and Pentameroidea, with Notes on the Telotremata", Am. Journal of Science, vol. 22.

Ältere Synonyme sind bei *Ingria nefedyevi* gegeben.

Die Hauptzüge des Schalenbaues der *Ingria* sind Textabb. 2 A, B, C, E und Textabb. 3 schematisch dargestellt.

Genotyp: *Orthisina* (resp. *Leptaena*) *nefedyevi* Eichwald 1855—1860.

Die bei der Aufstellung der Gattung von A. Öpik 1930 abgebildete brachiale Schale gehört nicht der Eichwald'schen Art, sondern einer neuen Art derselben Gattung an (*Ingria pakriana* n. sp.).

Diagnose: die Arten der Gattung *Ingria* sind strophomenoide, invers gewölbte Brachiopoden mit einem einfachen Schlossfortsatz (vergl. weiter im VII. Abschnitt), Chilidium und Δ-Platte. Die innere Schalenfläche ist fein gewarzt und die Substanz der Schale führt die von Kozlowski (7) beschriebenen Scheinpunkte [vergl. W. Quenstedt (8)]. Der hintere Schalenrand (Schlossrand) ist gezahnt (Taf. VI, Fig. 33), und die Area trägt mit der Zähnelung verbundene, aus den Wirbeln beider Areas ausstrahlende Streifen, welche die Zuwachsstreifen der Areas durchqueren. Die Viszeralflächen beider Schalen sind ver-

tieft und an ihrem Rande gegliedert (besonders bei *I. expressa* n. sp.). In der Mitte der Pedikelschale vor dem Muskelnarbenfeld breitet sich eine flache pentagonale Erhöhung aus, welche von einem Paar an den Muskelnarben entspringender Septen begleitet wird. Die Brachialschale führt ein kurzes, vorne zweiteiliges Septum und 2 bis 3 Paar Seitensepten. In der Pedikelschale sind die Muskelnarben hinten durch die Zahnstützen begrenzt, und vorne ist ihr Feld tief gebuchtet. Das Muskelnarbenfeld der Brachialschale ist relativ klein und wird vorne durch die Seitensepten zerlappt. Ein Pedikelforamen fehlt. Die Schalenskulptur (Taf. VII, Fig. 34) besteht aus weit voneinander abstehenden, zonenweise sich einschaltenden abgerundeten Rippen und dicht verlaufender, sehr feiner Querriefung. Die Vertreter dieser Gattung sind bis jetzt nur im untersten Ordovizium des Ostbaltikums nachgewiesen worden.

Eine Verwechselung mit irgendeiner anderen Gattung ist ausgeschlossen, falls man die inverse Wölbung, die eigenartige Skulptur und den clitambonitidenartig ausgebildeten Anker im Zusammenhang mit dem Fehlen des Spondyliums berücksichtigt.

Äusserlich ist die *Ukoa* n. gen. der *Ingria* einigermassen ähnlich, doch hat die erstere eine ganz verschiedene Skulptur (Taf. VIII, Fig. 35), ungezahnten Schlossrand, nur horizontal gestreifte Area, glatte innere Schalenfläche und keine Scheinpunkte.

Die *Ingria* und die *Plectella* sind voneinander durch die widersinnige Schalenwölbung und die verschiedene Schalenskulptur (Taf. VII, Fig. 34 und Taf. XII, Fig. 53) sofort zu unterscheiden. Desto ähnlicher sind einander die Vertreter dieser Gattungen im Innenbau. Beide haben vertiefte Viszeralflächen, gezahnten Schlossrand, gleichviele und gleichgeordnete Septen, gleichgestaltete Muskelnarben, einen ähnlich gebauten Anker und scheinpunktierte Schalen. Zweifellos sind es nahverwandte Schwestergattungen.

Im Innenbau der Brachialschale der *Ingria* und der *Plectella* finden sich an Clitambonitiden erinnernde Züge, welche schon von Lamansky (*2*), Fr. Schmidt (*9*) und A. Öpik (*10*) hervorgehoben wurden. Es handelt sich in erster Linie um den Anker (vergl. Abschnitt VII), welcher bei den beiden Gruppen gleich gebaut ist. Doch das Spondylium der Clitambonitiden ist bei den Plectellinen nicht vorhanden, so dass die Verwandtschaft nur sehr gering ist.

Dagegen gibt es sehr viel Berührungspunkte und Analogien

zwischen *Ingria* einerseits und den Sowerbyellinen anderseits. Die Öffnernarben bei *Ingria* (Taf. I, Fig. 5) und *Sowerbyella* (Taf. XII, Fig. 51) sind ähnlich gestaltet, nur dass das Septum der *Sowerbyella* das vertiefte Muskelfeld der Öffner in zwei gesonderte Kammern trennt. Aber bei älteren Sowerbyellen [*S. liliifera* A. Öpik (*10*)] ist dieses Septum schwächer und die Trennung bleibt unvollständig, wie bei der *Ingria*. Ähnliches wiederholt sich auch bei *Leptelloidea leptelloides* (Bekker) [A. Öpik (*10*)], nur ist hier ein Septum kaum angedeutet.

Die Ähnlichkeit der *Ingria* und der *Sowerbyella* ist auch an der Brachialschale verfolgbar. Bei *Ingria* sind die vielen Septen (Taf. I, Fig. 1, 2 und Textabb. 2 A) und deren eigenartige Gestalt auffallend. Nur bei den Sowerbyellen finden wir ähnliche Verhältnisse in der Brachialschale, wo bis 3 Paar Septen auftreten. Diese sind von Kozłowski (*7*) trefflich als „lamelles brachiales" gedeutet worden, und er hat auf ihre Sonderstellung gegenüber den Muskelnarben hingewiesen. Die Septen der *Plectella* Lamansky wurden von ihm in gleicher Weise gedeutet, und wir haben nur noch diese Schlüsse auf die *Ingria* zu übertragen. Sind doch die *Ingria* und die *Plectella* innerlich von übereinstimmender Bauart. Es ist ja auch bei der *Ingria* der Fall, dass die Septen der Brachialschale die relativ kleinen Muskelnarben nur teilweise berühren.

Nun hat aber *Ingria* noch das Chilidium und einen gezahnten Schlossrand, und dies sind Merkmale von grösster Wichtigkeit. Die gegenwärtig bekannten Gattungen der Strophomeniden, bei denen der Schlossrand gezahnt ist, sind als spezialisierte Formen aufzufassen. Ihr gezahnter Schlossrand ist ein Ergebnis periodenlanger Entwicklung. Die im Unterordovizium ausgestorbene, gleichfalls gezahnte *Ingria* muss also ebenfalls einer von den Gipfeln eines unbekannten, tief im Kambrium wurzelnden Stammbaumes sein.

Die Zähnelung der *Ingria* zeigt eigenartige Züge, welche Verschiedenheiten gegenüber den gezahnten Strophomeniden aufweisen. Bei den letzteren ist die Area mehr oder weniger gleichartig steil gestreift, wobei jeder Streifen einem Zähnchen des Schalenrandes entspricht. Bei *Ingria* dagegen strahlen die Streifen der Area z. T. aus dem Nabel aus, sie treffen also den Schlossrand unter ungleichen Winkeln. Ferner befinden sich die Zähne der *Ingria* auch auf der Brachialschale, die Pedikel-

schale hat dickere Zähne mit engen Zwischenräumen. Die Zähne der Brachialschale (Taf. VII, Fig. 32—33) sind dabei von gleicher Form und Stellung wie die „Cruralplatten", so dass diese letzteren eigentlich als besonders starke Schalenrandzähne betrachtet werden können. Tatsächlich funktionierten sie wenigstens teilweise als solche, da in der Pedikelschale entsprechende Gruben vorhanden sind. Es sind dies Verhältnisse, die man auch bei ungezahnten Formen antrifft [vergl. A. Öpik (*10*) S. 90, 134]. Die strahligen Streifen auf der Area (Textabb. 2 E′ und *Plectella*, Taf. XII, Fig. 52) sind als Wachstums- oder Positionsspuren der Zähnchen aufzufassen, wie sie auch bei sonst ungezahnten, nur mit einem Paar von Schlosszähnen versehenen Brachiopoden auf der Area neben den Schenkeln der Δ-Öffnung als Regel auftreten. Auch die jüngeren Sowerbyellinen haben einen gezahnten Schlossrand zustande gebracht, doch viel später als *Ingria*. Da bei *Ingria* und *Plectella* die Zähnchen schon im tiefsten Ordovizium auftreten, so können sie nicht als Ahnen der Sowerbyellinen gelten. Aber immerhin, diese Veranlagung zur Zähnelung weist auf die Verwandschaft beider Zweige hin und ist auch gleichzeitig ein Beweis ihrer Strophomenaceennatur. Die von Kozłowski (*7*) hervorgehobene polyphyletische Entstehung der Zähnelung des Schlossrandes der Strophomenacea kann auch hier als gesicherte Tatsache gelten.

Beim weiteren Vergleich der *Ingria* mit *Plectambonites*, *Leptestia* und *Leptelloidea* können wir hier noch einige bei diesen Formen auftretende gemeinschaftliche Züge anführen. So befinden sich in der Brachialschale der *Ingria* neben den Crura und dem Anker je ein Höckerchen (y in Textabb. 2 E und Taf. VI, Fig. 33), den man ähnlich bei *Leptelloidea leptelloides* (Bekker) [A. Öpik (*10*), S. 137, 139] wiederfindet. Die ganze Hinteransicht der Brachialschale von *Ingria* ist von demselben Bauplan wie bei *Leptestia* und *Leptelloidea* [vergl. Textabb. 2 E mit A. Öpik (*10*) S. 129, Abb. 13]. Endlich ist auch kein Zufall die Übereinstimmung der Schalenskulptur der *Ingria* mit jener des *Plectambonites* und der *Leptestia* (subg. *Leptoptilum*) [A. Ö. (*10*)].

Die *Ingria*-Arten (also auch *Plectella*) vereinigen somit in sich verschiedene Merkmale der Plectambonitiden und der Sowerbyellinen, wobei besonders eine Verwandtschaft mit den Sowerbyellen auf der Hand liegt. Allerdings weicht auch die Schalenstruktur der *Ingria* mit ihren feinen Scheinporen von jener der Sower-

byellen ab, da diese gröbere Scheinporen haben (vergl. weiter bei *Ahtiella* n. gen. und *Palaeostrophomena* Holtedahl).

Die im weiteren zu beschreibenden *Ingria*-Arten zerfallen in zwei, nicht allzu scharf voneinander getrennte Gruppen: 1) die Gruppe der *I. nefedyevi* mit gut ausgeprägter Querskulptur und 2) die Gruppe der *I. pakriana*, wo die Querriefung mehr oder weniger verschwommen ist.

Gruppe der *Ingria nefedyevi*.

Ingria nefedyevi (Eichwald).

Taf. VI, Fig. 32; Taf. VII, Fig 34; Taf. X, Fig. 41, 43, 44.
(Zur Erläuterung — Schemata Textabb. 2.)

1845. *Orthis neffeddi* Eichwald. Verneuil in R. J. Murchison, E. de Verneuil & A. de Keyserling „Géologie de la Russie d'Europe etc.", vol. II (Paléontologie), S. 332. Angeführt als Synonym der *Leptaena convexa*.

1855. *Orthisina nefedyevi* Eichwald „Lethaea Rossica", Atlas, „Explication des planches du premier volume", Pl. XXXVI, Fig. 13.

1860. *Leptaena nefedyevi* (Eichwald). Eichwald „Lethaea Rossica", vol. I (Ancienne période), Text, S. 859. Stuttgart.

1905. *Leptaena nefedyevi* (Eichw.). W. Lamansky „Die ältesten silurischen Schichten Russlands", Mém. du Comité Géol., N. S. livr. 20, S. 24. St.-Pétersbourg.

1908. *Leptaena nefedyevi* (Eichw.). Fr. Schmidt „Beitrag zur Kenntnis der ostbaltischen, vorzüglich untersilurischen, Brachiopoden etc.", Bull. de l'Académie Impériale des Sciences, VI^e Série, t. 2, S. 717. St.-Pétersbourg.

1916. *Strophomena nefedyevi* (Eichw.). O. Holtedahl „The Strophomenidae of the Kristiania Region", Videnskapsselskapets Skrifter I, Mat.-Naturv. Klasse, Nr. 12. Kristiania.

1930. *Ingria nefedyevi* (Eichw.). A. Öpik „Brachiopoda Protremata der estländischen ordovizischen Kukruse-Stufe", Publ. of the Geol. Inst. of the University of Tartu No. 20 und Acta et Commentationes Universitatis Tartuensis (Dorpatensis) A XVII. 1.

Die von Verneuil (1845) in der Synonymik der *Leptaena convexa* angeführte *Orthis nefeddi* soll, nach Eichwald 1860, nicht seine Art darstellen, der Name „*nefeddi*" aber wird von ihm als „une erreur de plume" bezeichnet.

Eine Beschreibung dieser Art existiert erst seit 1860. Die Abbildung erschien aber früher (1855), wodurch der verschiedene Gattungsname (*Orthisina* und *Leptaena*) und die Widersprüche zwischen den Abbildungen und der Beschreibung Eichwald's zu erklären sind.

Die Originaldiagnose (Eichwald 1860, S. 859) lautet: „Testae semicircularis valva ventralis concava et dorsalis convexa,

margine cardinali ejusdem cum lateralibus marginibus latitudinis, primariis plicis radiantibus, 10—12, pluribusve, secundariis aliis interstitia occupantibus, striis transversis tenuissimis plicas decussantibus". „Le crochet de la valve ventrale est un peu élevé et saillant; l'area ventrale est plus haute que la dorsale; la largeur de la coquille est de $6^1/_2$ lignes, sur une longueur de 5 lignes et une épaisseur de $1^1/_4$ ligne."

Die von Eichwald als *nefedyevi* abgebildeten zwei Exemplare gehören tatsächlich einer und derselben Art an. Das kleinere Exemplar, eine Pedikelschale, ist von der Innenseite abgebildet. Die von Eichwald angegebenen Dimensionen entsprechen nicht seinen Abbildungen. Nach diesen gemessen, erhält man für das grössere Exemplar: Breite 19 mm, Länge 13,5 mm und für das kleinere entsprechend 14 mm und 10,5 mm. Aus den Abbildungen geht ausserdem hervor, dass die abgerundet gezeichneten Ecken der Schale eigentlich als abgenutzt anzusehn sind. Offenbar waren sie ursprünglich etwas spitz und ausgezogen. Demnach müssten die Schalen, falls gut erhalten, um ca 2 mm breiter gewesen sein, mit der grössten Breite am Schlossrande.

Die Wiedererkennung der Art *nefedyevi* kann auf Grund folgender Merkmale erfolgen: 1) inverse Krümmung der Schalen; 2) charakteristische Skulptur („striis transversis tenuissimis"); 3) stumpfer Areawinkel und flache Areas (in den Abbildungen Eichwald's); 4) stets verdeckte enge („fort étroites") Δ-Öffnungen. Ferner hat die von Eichwald abgebildete kleinere Pedikelschale zwei divergierende Septen, einen verdickten Knierand und kein Spondylium.

Von der Art *nefedyevi* Eichwald liegen uns vor 2 Exemplare aus dem Expansuskalk ($B_{III\alpha}$) von Iswos am Wolchow (Geol. Museum Tartu, Koll. K. Grewingk) und 4 Schalen aus dem Megalaspiskalk (B_{II}) Estlands.

Das Taf. X, Fig. 43—44 abgebildete ganze Exemplar aus der Zone $B_{II\beta}$ des Megalaspiskalkes von Paldiski, Estland (Mus. Tartu, Koll. A. v. Wahl) hat Umrisse und Dimensionen, welche mit jenen der Eichwald'schen Exemplare in besonders gutem Einklang sind. Diese Schale ist ca 15 mm breit und 10,5 mm lang, wobei auch bei ihr, wie bei jenen Eichwald's, die Ecken abgebrochen sind. Ferner stimmt auch die Skulptur überein, da man hier 12—14 Hauptstrahlen und eine sehr feine Querriefung vorfin-

det. Man zählt hier 15—16 Querriefen auf einen mm. Die Schale ist invers, schwach gewölbt, mit flacher Scheibe und undeutlicher Schleppe. Die randlichen Zuwachslamellen sind von mondsichelartiger Gestalt [vergl. A. Öpik (*10*), S. 31—34, 74], die Schale wuchs also nur noch in die Länge und gehört demnach zu einem erwachsenen Individuum. Das Verhältnis der Breite zur Länge $\left(\frac{B}{L}\right)$ ist hier ca 1,5, was zu einer charakteristischen Zahl wird, falls man den erwachsenen Zustand und die Kleinheit der Schale in Betracht zieht. Je jünger die Schale, um so grösser wird die $\frac{B}{L}$-Zahl, da die jugendlichen Schalen mehr in die Breite als in die Länge wachsen. Die nachstehende Tabelle illustriert diese Verhältnisse auf Grund der Messungen der Zuwachslamellen des Exemplares Taf. X, Fig. 43.

Breite	Länge	$\frac{B}{L}$	
5,8	2,4	2,4	Zuwachslamellen der Scheibe
8,4	5,0	1,7	
13,6	7,5	1,8	Beginn der Schleppenbildung
15,0	9,0	1,7	
16,0	10,5	1,5	Gegenw. Dimens.

Die Zahlen der Breite wachsen langsamer als die der Länge, weshalb $\frac{B}{L}$ immer kleiner wird. Beim Übergang aus dem neanischen (Scheiben-) Stadium in das ephebische (Schleppen-) Stadium verbiegt sich die Schale knickartig ventralwärts, wodurch eine Verminderung der relativen Länge, also eine Zunahme von $\frac{B}{L}$ verursacht wird. Es ist aber nur scheinbar so, da die in der Tabelle angeführten Längen in Projektion und nicht der Krümmung nach gemessen wurden.

Taf. X, Fig. 41 ist eine jugendliche, durchscheinend dünne Pedikelschale aus der B IIβ-Zone Estlands (Koll. A. v. Wahl). Ihre Skulptur stimmt ganz mit derjenigen des eben beschriebenen Exemplares der *Ingria nefedyevi* überein. Der hintere Schalenrand ist ganz fein gezahnt, doch sind die Zähnchen abgenutzt. Die Schlosszähne (an den Ecken der *A*-Öffnung) sind kaum an-

gedeutet, dagegen sind die Grübchen zur Einfassung der „Cruralplatten" deutlich ausgebildet. Die Zahnstützen stehen parallel zueinander, sind kurz und begrenzen seitlich das Muskelnarbenfeld. An ihren vorderen Enden entspringt je ein schräg verlaufendes undeutliches Septum, wodurch offenbar die Lage der Hauptgefässe bezeichnet wird. In der Schalenmitte vor dem Muskelfelde befindet sich eine spitze dreieckige Erhöhung, welche kantige Ränder hat. Diese Ränder setzen sich nach hinten als ein Paar feiner Erhöhungen fort, welche das Muskelfeld in der Mittellinie durchziehen. Das Muskelnarbenfeld ist eckig, breit pentagonal bis herzförmig und vorne schwach abgegrenzt. Die Schliessmuskelnarbe ist klein und flach und kaum zu erkennen. Die Schleppe ist durch eine schwache Flexur von der etwas vertieften Innenfläche der Scheibe abgetrennt. Die Innenfläche ist fein gewarzt (die Warzen sind nur auf der rechten Seite des Bildes zu sehen). Die *A*-Platte ist ganz klein und der Wirbel undurchbohrt.

Taf. VI, Fig. 32 ist eine ebenfalls noch junge Brachialschale aus dem Expansuskalk B$_{III\alpha}$ von Iswos am Wolchow. Die Schale ist durchscheinend dünn, so dass man bei geeigneter Beleuchtung und Vergrösserung die aus typischen Rippen und Querriefen bestehende Verzierung der Oberfläche erkennen kann. Gut erhalten sind auch die dicht gestreuten, radial geordneten feinen Warzen der Innenfläche. Der Schlossrand ist fein, aber deutlich gezahnt, und die Zähnchen verlaufen schräg zum Schalenrande. Die Cruralplatten sind dünn und divergieren unter einem stumpfen Winkel. Hinter ihnen liegen die kaum angedeuteten Gruben der Schlosszähne. Das Chilidium ist dünn, die Ankergruben (vergl. VI. Abschnitt) sehr vertieft, und der Schlossfortsatz besteht aus einer einzigen einfachen, aufrechten Platte. Das Mittelseptum ist zweiteilig, die Seitensepten sind noch kaum angedeutet und die undeutlichen kleinen Muskelnarben sind nur am Fehlen der Warzen zu erkennen. Der Schalenrand ist innerlich durch voneinander weit abstehende ziemlich lange, strichartige Gefässrinnen verziert, denen äusserlich die radialen Rippen entsprechen.

Auch die Pedikelschale Taf. VII, Fig. 34 stammt von Iswos am Wolchow, aus dem Expansuskalk. Sie ist ca 20 mm breit und ca 13 mm lang, was für $\frac{B}{L}$ die Zahl 1,46 ergibt. Dies stimmt

ganz ausgezeichnet mit der Tabelle auf S. 19, und demnach ist das vorliegende Stück als ein ziemlich altes zu betrachten. Dies sieht man auch daraus, dass die Ränder der drei randlichen Zuwachslamellen in der Schalenecke (auf dem Bilde rechts unten) zusammenlaufen. Die Skulptur besteht aus rundlichen, voneinander weit abstehenden (3 bis 4 auf 2 mm), abgerundeten Rippen, welche sich durch Einschaltung vermehren. Die Querskulptur ist sehr charakteristisch und besteht aus feinen, dicht verlaufenden Riefen, welche auch die Längsrippen überqueren und diese sogar z. T. verdecken. Man zählt ca 15—18 dieser Riefen auf 1 mm. Es ist ganz dieselbe Skulptur, die wir schon Taf. X, Fig. 43—44 dargestellt und S. 19 besprochen haben.

Ingria nefedyevi ist bis jetzt gefunden worden im Megalaspiskalk (BII) und Expansuskalk (BIIIα) des Ostbaltikums, in Estland (BII) bei Paldiski, Vaila, Jägala-Joa, Rannamõisa und in Russland (BII — BIIIα) am Wolchow bei Iswos, Pulkowo, Popowka und Tosna. Nach Holtedahl (*1*) kommt sie vor in Norwegen (Oslo, Vestfossen und Eker) in der Zone 3 cβ, ist also vom selben Alter wie im Ostbaltikum.

***Ingria* sp. *a* (aff. *nefedyevi* Eichw.).**

Taf. I, Fig. 5.

Dieses einzige vorhandene Exemplar kann mit keiner anderen *Ingria*-Art sicher vereinigt werden, da es einige Besonderheiten aufweist. Es hat relativ zahlreiche Radialrippen (6 bis 8 auf 2 mm), also bedeutend mehr, als die *nefedyevi* oder irgendeine andere Art. Die Querskulptur, weil schlecht erhalten, konnte nicht gemessen werden.

Das Muskelnarbenfeld ist breit herzförmig, aber abgerundet und nicht eckig, wie beim Exemplar der *nefedyevi* Taf. X, Fig. 41. Ausserdem ist das Septum des Muskelfeldes einfach und nicht doppelt. Die Schliessmuskelnarbe ist klein und stark vertieft, wie bei den Sowerbyellen. Die Schale ist ca 20 mm breit und 13 mm lang, stimmt also in dieser Hinsicht gut mit älteren Exemplaren der *nefedyevi* überein.

Vorkommen: Rogö-Sandstein (BIIIβ) der Halbinsel Paldiski, Estland.

Ingria flabellum n. sp.

Taf. X, Fig. 42.

(So genannt wegen der fächerartigen Gestalt.)

Von dieser Art liegt vor ein einziges, aber recht schön erhaltenes Exemplar aus Wassilkowo an der Lawa (Russland, südlich vom Ladogasee). Die Zone ist unbekannt, aber nach der Lokalität zu urteilen [J. Bok (*11*), S. 141)] könnte das Stück aus dem Expansuskalk stammen. Mus. Tallinn, Coll. A. Mickwitz.

Holotyp ist das einzige vorhandene abgebildete Exemplar. Es unterscheidet sich vom Genotyp durch die ebenfalls deutlich entwickelte, aber gröbere Querskulptur (12 bis 13 Querstriche auf 1 mm), stärkere Radialskulptur und relativ grössere Breite der Schale bei überhaupt grösseren Dimensionen. Die Schale ist 30 mm breit und 16 mm lang, also bedeutend grösser als bei der *nefedyevi*, aber dabei viel kürzer. Das Verhältnis $\frac{B}{L}$ ist hier gleich 1,9. Falls man die zugespitzten Ecken hier nicht berücksichtigen will, erhält man 1,8, wodurch die Sachlage nicht geändert werden kann. Da die randlichen Zuwachslamellen noch z. T. hufeisenförmig sind, so muss es ein kaum erwachsenes Individuum einer recht grossen Art darstellen. Ein junges Exemplar der *nefedyevi* mit gleichem $\frac{B}{L}$-Verhältnis müsste nur halb so lang und breit sein.

Die Schalenecken sind spitz, stark ausgezogen und dorsalwärts ohrenartig gewölbt. Die Wölbung ist invers, die Scheibe der Brachialschale flach, die Pedikelschale aber in der Nabelregion etwas konvex. Die Wölbung ist gering und die Schleppe[2]), dem jugendlichen Alter des Brachiopoden entsprechend, ist kurz. Die beiden Areas sind ganz flach, relativ niedrig und bilden miteinander einen stumpfen Winkel. Die beiden Areas sind leicht horizontal gestreift (Zuwachsstreifung). Ausserdem werden sie von leichten, aus den Wirbelspitzen ausstrahlenden Streifenbündeln durchzogen, welche als Positionslinien oder Wachstumsspuren der Schlossrandzähnchen anzusehen sind. Die Schalensubstanz ist ziemlich durchsichtig, so dass, mit Öl benetzt, auch der Innenbau in seinen Hauptzügen gesehen werden konnte.

2) Ein von Paeckelmann (*12*) angewandter Ausdruck.

In dieser Hinsicht ist zwischen *Ingria flabellum* und der folgenden *I. pakriana* viel Ähnlichkeit vorhanden.

Die Innenfläche der *I. flabellum* ist fein gewarzt. In der Brachialschale ist die Scheibe durch einen erhabenen Wall (Diaphragma) von der Schleppe abgetrennt. Das Mittelseptum ist zweiteilig und die Septen des zweiten Seitenpaares sind von sigmoidaler Gestalt. Das Muskelnarbenfeld der Pedikelschale ist relativ klein und seitlich von den etwas divergenten Zahnstützen begrenzt. Die Schliessmuskelnarbe ist deutlich vertieft.

Von *Ingria pakriana* unterscheidet sich die *flabellum* jedoch durch die gut ausgebildete Querskulptur und das fast vollständige Fehlen der Runzeln an den Flügeln der Schale.

Gruppe der *Ingria pakriana*.

Ingria pakriana n. sp.

(Genannt nach den Inseln Pakri = Rogö-Inseln.)

Taf. I, Fig. 1—4; Taf. II, Fig. 7—9; Taf. VI, Fig. 33. Textabb. 1 A, 2 A, E, E^1 und 3.

1930. *Ingria nefedyevi* (Eichwald). A. Öpik „Brachiopoda Protremata der estländischen ordovizischen Kukruse-Stufe", Publ. of the Geol. Institution of the University of Tartu No. 20 und Acta et Commentationes Universitatis Tartuensis (Dorpatensis) A XVII. 1, S. 57, Textabb. 5.

Holotyp: die Taf. I, Fig. 1 abgebildete Pedikelschale aus dem Rogö-Sandstein von Paldiski, Estland. Mus. der Universität Tartu, Nr. 282 (A. Ö. 1930).

Von den Arten der *I. nefedyevi*-Gruppe unterscheidet sich diese durch eine verschwommene Querskulptur, durch die stark gerunzelten Schalenecken, und gegenüber der *I. flabellum* ausserdem durch das Fehlen der „Ohren". [Vergl. über diesen Ausdruck Paeckelmann (*13*).]

Beschreibung des Holotypus: die Schale ist 25 mm breit und 17 mm lang, mit der grössten Breite am Schlossrande. Äusserlich ist sie ziemlich abgenutzt, aber man kann dennoch die Radialstreifen (3—4 auf 2 mm) unterscheiden. Die ohnedem schon verschwommene Querriefung ist ganz abgenutzt. Die randlichen Zuwachslamellen sind mondsichelförmig, die dorsalwärts gerichtete Wölbung gering und die Scheibe flach. Die Schleppe ist deutlich herabgekniet. Die Area ist flach und steil, fast senkrecht zum Schalenrande gestellt und trägt auf

ihrer Oberfläche die Positionsstreifen der Schlossrandzähne und die Zuwachsstreifen. Das Chilidium ist stark konvex. Das Innere (Textabb. 2 A) ist durch einen konzentrischen Wall, das Diaphragma [vergl. (*13*)], in zwei gesonderte Felder gegliedert. Das Innenfeld ist die hier etwas vertiefte Scheibe, welche randlich von der Schleppe (Fussnote 2) umgeben wird. Zur Scheibe gehören die Zahngruben, Crura, der Anker, die Muskelnarben und Septen. Die Scheibe ist breit elliptisch. Der Schlossfortsatz ist ziemlich dick und bildet eine einfache, hohe, hinten verschmälerte Platte. Die hinter den „Cruralplatten" gelegenen Zahngruben sind flach. Die Cruralstützen divergieren fast um 180°, die halbscheibenförmigen Cruralplatten um einen etwas kleineren Winkel. Die Crura, der Schlossfortsatz und das Mittelseptum bilden einen einheitlichen gegliederten Wulst. Das Mittelseptum ist kurz und vorne zweiteilig. Im Sinus zwischen den beiden Zweigen des Septums beginnt ein medianer, haarfeiner Wulst, welcher fast bis zum Diaphragma (*13*) reicht.

Die kombinierten Schliessmuskelnarben (md) sind kurz, deutlich umrandet, etwas vertieft und z. T. gefächert. Durch die Seitensepten werden sie vorne in je vier ungleich grosse Lappen zerschnitten. Es sind hier im ganzen drei Paar Seitensepten vorhanden. Die Septen des innersten Paares sind vorne gespalten, die des zweiten Paares tragen eine mediane Vertiefung und sind sigmoidal gebogen. Das dritte Paar ist hier aber kaum zu unterscheiden. Alle diese Septen wurden bei der Beschreibung der Gattung als „brachiale Lamellen" gedeutet [Kozłowski (*7*)].

Das Diaphragma (g) oder der Kniewulst wird durch feine flache Gefässrinnen durchbrochen. Die Schleppe (F) ist am Rande durch strichförmige Gefässrinnen verziert, wobei einer jeden dieser auf der Oberfläche eine Längsrippe entspricht. Der Schlossrand ist fein schräg gezahnt, man zählt bis 6 Zähnchen auf 1 mm.

Das ganze Innere ist fein und dicht gewarzt, nur die Muskelnarben, die Cruralplatten und das Mittelseptum sind glatt.

Dem Alter nach ist es eine gerontische Schale, was aus der Gestalt der randlichen Zuwachslamellen und aus dem starken inneren Relief hervorgeht.

Die Brachialschale Taf. I, Fig. 2 aus dem Rogö Sandstein der Insel Klein-Rogö, Koll. K. Orviku hat dieselben Dimensionen und Umrisse wie der Holotyp; nur ist sie plattgedrückt und

bei allgemein zarterer Ausbildung des Innern, hat sie noch ziemlich deutlich das äusserste, dritte Seitenseptenpaar entwickelt.

Der Schlossrand der Brachialschale von *Ingria pakriana* ist besonders gut Taf. VI, Fig. 33 zu sehen. Hinzu gehört auch die schematische Textabb. 2 E. Der Schlossrand ist schräg und

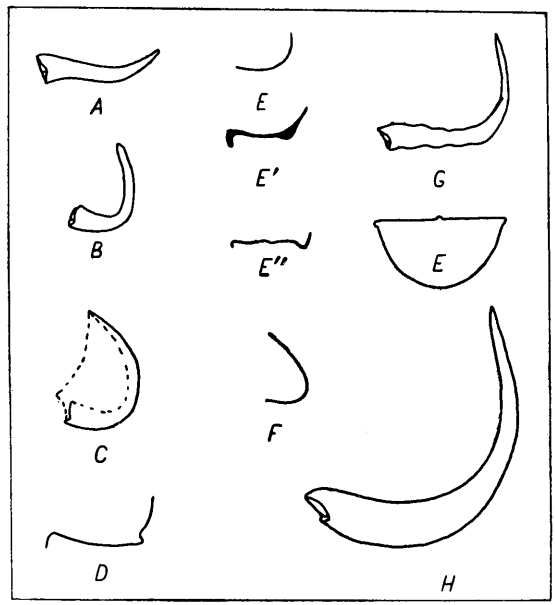


Abb. 1. Längsprofile von Plectellinen, alle in nat. Grösse. A — *Ingria pakriana*, Taf. III, Fig. 7—9; B — *Ahtiella lirata*, Taf. III, Fig. 14, 15; C — *Ahtiella lirata* (Holotyp), Taf. III, Fig. 16, 17, 18 und Taf. V, Fig. 31; D — *Ahtiella lirata*, Taf. III, Fig. 20; E, E′ und E″ — *Ahtiella baltica* (E — Taf. V, ohne Nummer; E″ — Taf. II, Fig. 12); F — *Ahtiella* sp., Taf. III, Fig. 23; G — *Palaeostrophomena concava* Holted., Taf. IV, Fig. 24; H — *Ukoa ornata*, Taf. IV, Fig. 26—28. Zum besseren Vergleich sind alle gleichsinnig aufgestellt, die Scheibe annähernd horizontal und die Pedikelschale nach oben gerichtet. Für E ist neben dem Längsprofil noch der Umriss des Schalenrandes gegeben.

tief gezahnt (va). Die Zähne werden mit der Entfernung von der Mittellinie kleiner. Die Cruralplatten (c) sind halbscheibenförmig und seitlich abgeplattet; der Schlossfortsatz ist hoch und dick und füllt die Ankergruben fast ganz aus (vergl. Abschnitt VI). Zwischen dem Chilidium und den Crura befindet sich noch je ein Höckerchen (y), wie es z. B. auch bei der *Leptelloidea leptelloides* der Fall ist [A. Öpik (*10*)]. Auch ist die allgemeine Ansicht

in der Richtung auf die Area und den Schlossrand (Textabb. 2 E) jener der Plectambonitinen [A. Öpik (*10*)] recht ähnlich.

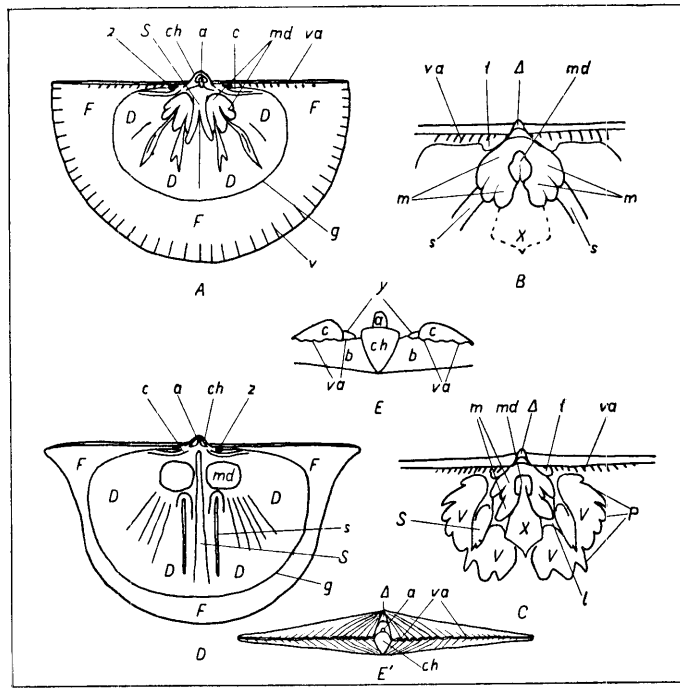


Abb. 2. Schemata zum Innenbau von *Ingria* und *Ahtiella*. A, B, C, E und E¹ ist *Ingria*, D — *Ahtiella*.

A (Brachialschale von *Ingria*) entspricht Taf. I, Fig. 1 und 2; E — dem Exemplar der Taf. VI, Fig. 33; E¹ — hintere Ansicht der *Ingria*-Schale Taf. II, Fig. 9; B — Schema zu *Ingria* sp. Taf. I, Fig. 6; C — Innenbau der Pedikelschale von *Ingria expressa*, nach Taf. II, Fig. 10 und 11; D — das Innere der Brachialschale von *Ahtiella*, nach dem Steinkern Taf. III, Fig. 19. Erklärung der Zeichen: a — Schlossfortsatz; b — Area der Brachialschale; c — Cruralplatte; ch — Chilidium; D — Innenfläche der Scheibe; *Δ* — Pseudodeltidium (*Δ*-Platte); F — Schleppe; g — Kniewall, resp. Diaphragma; l — vordere Begrenzung der Muskelnarben; m — Öffnernarben; md — Schliessmuskelnarben; S, s — Septen; t — Gruben der Pedikelschale zur Einfassung der „Cruralplatten"; V — das lappige, vertiefte Viszeralfeld innerhalb der Scheibe; v — Gefässkanäle; va — Schlossrandzähne; x — pentagonale Mittelplatte der Pedikelschale; y — Höckerchen an den Cruralplatten von E; z — Zahngruben.

Der Innenbau der Pedikelschale von *Ingria pakriana* wird durch Taf. I, Fig. 3 und 4 und Textabb. 2 B, C (schematisch) erläutert.

Die Pedikelschale Taf. I, Fig. 4 stammt aus dem Rogö-Sand-

stein von Paldiski, Estland und ist zusammen mit dem Holotyp gefunden worden. Die Schale ist ca 25 mm breit und 15 mm lang gewesen. Die Area ist flach und schwach geneigt. Die spitzwinkelige Δ-Öffnung ist nur in ihrem oberen Drittel durch eine Platte verdeckt. Der Wirbel ist undurchbohrt. Der Schlossrand ist gezahnt, die Zähne werden zu den Flügeln hin kleiner und ihre Zwischenräume („Alveolen") sind, den schmäleren Zähnen

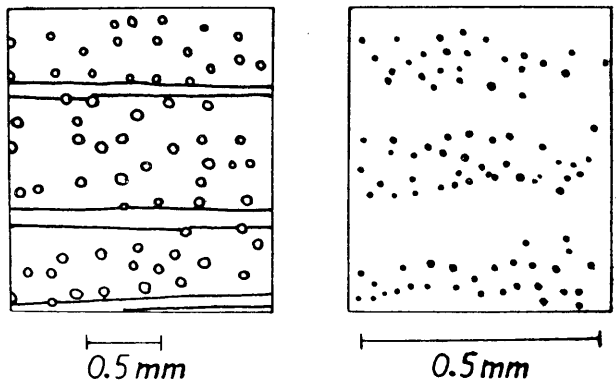


Abb. 3. A. Schalenstruktur von *Ahtiella* sp., Taf. III, Fig. 22; B — Schalenstruktur von *Ingria pakriana*. Bei A sind auch die radialen Hauptrippen (resp. Gefässkanäle) eingezeichnet.

der Brachialschale entsprechend, ebenfalls enger als bei dieser letzteren. An den Ecken der Δ-Öffnung, wo man gewohnt ist die Schlosszähne zu sehen, befindet sich je eine scharf markierte Grube zur Einfassung der „Cruralplatten". Die daneben stehenden Schlossrandzähnchen sind kräftiger als die übrigen und haben offenbar die Rolle der echten Schlosszähne übernommen. Die Area trägt schräge Wachstumsspuren der Schlossrandzähne. Die Scheibe ist von der Schleppe durch einen flachen Wall abgegrenzt, ein Diaphragma aber, wie es in der Brachialschale Taf. I, Fig. 1 vorhanden ist, fehlt hier ganz. Die Innenfläche der Schale ist gewarzt und die Warzen treten in den inneren Schichten der Schalensubstanz als Scheinpunkte [vergl. Kozłowski (*7*) und Quenstedt (*8*)] auf. Die Zahnstützen sind kurz. Endlich sind im Innern noch zwei flache Seitenwülste zu sehen, welche vorne an den Zahnstützen entspringen. Das Muskelnarbenfeld ist nicht erhalten.

Besser erhalten ist die Pedikelschale der *Ingria pakriana* Taf. I, Fig. 3 aus $B_{III\gamma}$ (Zone mit *Asaphus eichwaldi*) von Iru, Estland. Der Schlossrand ist gezahnt. Die an den Zahnspitzen vorne entspringenden Seitensepten, welche die Lage der Hauptgefässkanäle bezeichnen, sind kräftig ausgebildet. Die pentagonale Mittelplatte (x) ist kantig umrandet und läuft nach hinten in ein einziges feines einfaches Septum aus (bei *I. nefedyevi* dagegen, Taf. X, Fig. 41 ist dieses Septum doppelt). Die relativ niedrigen Zahnstützen verlaufen fast parallel zueinander und sind wellig gebogen. Das Muskelfeld der Öffner ist vorne mässig eingebuchtet, deutlich begrenzt und umgibt ganz das kleine, nach hinten verschobene, vertiefte Narbenfeld der Schliessmuskeln (md). Die innere Schalenfläche ist gewarzt und die Schalensubstanz scheinpunktiert, wie es Textabb. 3 dargestellt ist.

Die Taf. II, Fig. 7—9 und Textabb. 17 abgebildete ganze Schale stammt aus dem Rogö-Sandstein von Paldiski, Estland. Die Wölbung ist invers, aber gering; die Nabelregion der Brachialschale erscheint etwas vertieft, jene der Stielklappe dagegen leicht gewölbt. Der Wirbel der Pedikelschale springt etwas hervor. Beide Areas sind ganz flach, etwas zueinander geneigt und durch die Positionslinien der Schlossrandzähne und die Zuwachsstreifen leicht gestreift. Die Δ-Platte und das Chilidium sind schmal und stark konvex. Die grösste Breite der Schale liegt am Schlossrande, die Ecken sind spitzwinkelig und etwas ausgezogen.

Die Flügel der Pedikelschale haben je einen und die der Brachialschale je zwei grobe, die Zuwachslamellen durchquerende Runzeln. Ausserdem besitzen die Schalen noch ein System von feinen Runzeln, welche gleichsinnig mit den Zuwachslamellen verlaufen und an die grosse Runzeln und die Area stossen (deutlich sichtbar Taf. II, Fig. 7, rechter Flügel).

Die Skulptur der Schale besteht aus z. T. eingeschalteten radialen, voneinander weit abstehenden Rippen, deren man 3 bis 4 auf 2 mm zählt. Es fehlt eine feinere radiale Streifung. Die Querriefung ist verschwommen und relativ grob, indem man 8—10 solcher Querstriche auf 1 mm zählt.

Die Schale ist 28 mm breit und ca 16 mm lang.

Vorkommen. Bis jetzt nur im Rogö-Sandstein $B_{III\beta}$ von Estland (ziemlich häufig) und vereinzelt in $B_{III\gamma}$ von Iru gefunden.

Ingria sp. *b* aff. *pakriana*.

Taf. I, Fig. 6; Textabb. 2 B.

Vorhanden ist nur die abgebildete Pedikelschale aus dem Rogö-Sandstein (BIIIβ) der Insel Klein-Rogö, Estland. Es fehlt hier fast ganz eine hervorspringende Wirbelspitze. Die Seitensepten und die pentagonale Erhöhung (x) sind kaum angedeutet. Das Muskelnarbenfeld ist herzförmig, aber relativ stark gefächert und die Schliessmuskelnarben erscheinen birnförmig ausgebildet. Die Δ-Platte ist ungewöhnlich klein. Der Schlossrand ist abgenutzt, aber Spuren einer Zähnelung (Alveolen) sind dennoch erhalten. Die Schale im intakten Zustande müsste ca 26 mm breit und 16 mm lang gewesen sein. Wegen der originellen Ausbildung des Muskelnarbenfeldes kann dieses Stück bei keiner *Ingria*-Art untergebracht werden.

Ingria expressa n. sp.

(„Expressa“ — wegen des starken Innenreliefs.)

Taf. II, Fig. 10, 11; Textabb. 2 C.

Von den anderen *Ingria*-Arten unterscheidet sich diese sehr beträchtlich, indem sie ein ganz besonders stark entwickeltes inneres Relief zeigt. Ferner ist in der Pedikelschale innerlich das Knie besonders gut ausgebildet und die Schleppe innerlich und bei der Brachialschale äusserlich am deutlichsten abgesetzt. Die Schleppe der Pedikelschale dieser Art hat einen flachen Sinus, dem ein Wulst auf der Brachialschale entspricht. Das Muskelnarbenfeld der Pedikelschale ist ungewöhnlich stark zerlappt, die Seitensepten sind von sonderbarer Gestalt und die vorne z. T. unterhöhlte „pentagonale Platte“ kantig. Die Viszeralfläche ist ausserordentlich stark vertieft und mit einem sehr stark gegliederten Rand versehen (Textabb. 2 C). Die Warzen der Innenfläche sind hinten zu langen, hohlen, feinen Härchen ausgezogen. Der Schlossrand ist aber, wie bei allen *Ingria*-Arten, auch hier gezahnt. Obwohl diese Art soviel Besonderheiten aufweist, scheinen diese alle dennoch in den Grenzen der Gattung zu bleiben.

Holotyp: die Taf. II, Fig. 10 abgebildete Pedikelschale aus dem Vaginatenkalk (BIIIγ-Zone mit *Asaphus eichwaldi*) am Glint von Suhkrumägi bei Tallinn, Estland.

Die Schale ist 26 mm breit und 13 mm lang, also relativ kurz. Dabei ist es doch ein vollständig erwachsenes Exemplar.

Die relative Kürze ist infolge der stark herabgeknieten Schleppe entstanden. Das Viszeralfeld hat eine gefächerte Umrandung (Taf. II, Fig. 10, rechter Flügel) und wird in der Mittellinie durch eine bis zur pentagonalen Platte (x) reichende Einbuchtung in zwei Blätter getrennt. Die ganze Scheibe trägt radiale Gefässstreifen. Die Muskelnarben sind seitlich durch die kräftigen Zahnspitzen begrenzt, welche an die Seitensepten stossen. Diese Seitensepten reichen in die Muskelnarben hinein, wodurch sie ungewöhnlich stark zerlappt werden und das Bild eines vielfach verstärkten Reliefs der Narben einer *Sowerbyella* ergeben (vergl. Taf. XII, Fig. 51 und die Gattungsbeschreibung von *Ingria*). Vorne sind die Muskelnarben durch die kantigen Ränder der pentagonalen Platte (x) abgetrennt. Diese Ränder reichen auch etwas in das stark vertiefte, parallelseitige, kleine Schliessmuskelfeld (md) hinein. Diese md-Narben sind ganz von den Öffnern umgeben. Am Schlossrande, neben den gewöhnlichen *Ingria*-artigen Zähnchen sind auch, und zwar kleine, echte Schlosszähne vorhanden sowie kleine Gruben zur Einfassung der Cruralplatten. Die Area trägt die Positionsstreifen der Schlossrandzähnchen, doch stehen diese zum Schlossrande steiler als bei den anderen *Ingria*-Arten. Die Δ-Platte ist klein, konvex und trägt an ihrer Basis eine rinnenförmige Grube, die offenbar zum Austritt des Stieles diente.

Die Oberfläche der Seitensepten und der pentagonalen Platte ist vertieft. Der Scheibenrand trägt kurze dicht gestellte Gefässrinnen (ca 6 auf 2 mm), denen auf der Oberfläche ebensoviele Rippen entsprechen. Die Warzung der Schale ist dicht und sehr fein.

Das Taf. II, Fig. 11 abgebildete, Textabb. 2 C ergänzt dargestellte Fragment (Rogö-Sandstein B IIIβ, Paldiski, Estland) stammt von einem gerontischen Exemplar. Es muss ca 32 mm breit und etwa 20 mm lang gewesen sein. Auch hier ist innerlich das Knie gut ausgebildet, äusserlich aber (wie es auch zu erwarten war) ist die Schleppe nur schwach angedeutet. Am Knie ist die Schale enorm dick (4 mm), wodurch diese Unterschiede in der Ausbildung der Schleppe innen und aussen zustande kommen. Dementsprechend muss bei der Brachialschale, welche sich der inneren Krümmung der Pedikelschale anpasst, äusserlich das Knie besonders deutlich hervortreten. Ferner ist hier die Viszeralfläche sehr vertieft und ihre Ränder sogar

etwas unterhöhlt. Das Seitenseptum ist schmal, schmäler als beim Holotyp. Die Area ist ganz flach und fasst 5 mm hoch. Auf ihren jüngeren Teilen verlaufen die ziemlich schrägen Positionsstreifen der Schlossrandzähne. Später biegen sich diese Streifen zum Schlossrande zu und verlaufen parallel mit den Schenkeln der Δ-Platte.

Die Aussenskulptur besteht aus den gewöhnlichen Radialstreifen (4—6 auf 2 mm) und einer sehr verschwommenen Querriefung.

Schliesslich liegt von dieser sonderbaren *Ingria*-Art noch vor eine Brachialschale aus dem *Asaphus eichwaldi*-Kalk (BIIIγ) von Hundikuristik bei Tallinn, Estland. Sie ist 25 mm breit und 14 mm lang, stimmt also gut zum Holotyp. Die Scheibe ist stark herabgebogen, das Knie ist zwar abgerundet, aber sehr deutlich. Die Skulptur besteht aus Radialstreifen (4—5 auf 2 mm) und, wie es zur Art und Gruppe gehört, aus verschwommener Querriefung. Wo die Schale abgeblättert ist, treten die typischen Scheinporen der Strophomeniden hervor, die aber sehr dicht und fein sind, der Feinheit und Dichte der inneren Warzung entsprechend. Immerhin sind diese Poren etwas gröber, als bei *I. nefedyevi* und *pakriana*.

Innerlich ist das Mittelseptum zweiteilig, aber etwas länger und feiner als bei *Ingria pakriana*. Die zackig umrandeten Muskelnarben sind klein. Wenigstens zwei Paar starker Seitensepten sind vorhanden. Der Schlossfortsatz ist einfach und das Chilidium relativ klein.

Die Art kommt vor in Estland, in dem Rogö-Sandstein von Paldiski und im Vaginatenkalk der Umgebung von Tallinn, und ist sehr selten.

Ingria sp. *c* aff. *expressa*.

Taf. II, Fig. 13.

Die einzige vorliegende und nur innerlich freigelegte Pedikelschale stammt aus der BIIβ-Zone des Megalaspiskalkes der Insel Klein-Rogö, Estland. Die Schale ist ca 20 mm breit und 12 mm lang, also relativ klein und breit. Von den anderen Schalen und Arten der Gattung *Ingria* unterscheidet sich diese durch die nur hier vorhandene, feine radiale Streifung der Innenfläche, wobei auch die Warzen der Innenfläche sich dieser Streifung anpassen. Ferner ist hier der Schlossrand nur in der Mitte gezahnt, an den Flügeln ist er glatt (Analogie mit *Brachyprion*). Das Knie ist hier, ähnlich wie bei *I. expressa*, stark verdickt

und die Scheibe ebenfalls vertieft. Die Seitensepten divergieren aber stärker als bei der *expressa*, die Area ist viel stärker geneigt und die auch hier inverse Wölbung ist auffallend gering. Die offenbar etwas besser entwickelte Querriefung erinnert an *I. nefedyevi*. Die Schleppe trägt die gewöhnlichen Gefässrinnen, von denen (also auch von den Hauptrippen) man 3—4 auf 2 mm zählt. Es ist dies eine relativ dickschalige Form.

Ingria aka n. sp.

Taf. IX, Fig. 39, 40.

(Aka — ein Frauenname aus der estnischen Mythologie.)

Holotyp ist die abgebildete und einzig vorhandene Pedikelschale aus Obuchowo vom Wolchow, Russland. Nach der Lokalität zu urteilen [vergl. J. Bock (*11*)] muss das Stück aus dem Megalaspiskalk stammen, höchstens aber aus dem Expansuskalk. Mus. Tallinn, Koll. A. Mickwitz.

Die Unterschiede gegenüber den anderen *Ingria*-Arten sind recht gross. Sie hat besonders starke, fast orthidenartige Rippen, sehr geringe Wölbung (äusserlich ist die Schale fast ganz flach), die Δ-Platte ist nur 0,5 mm hoch, die Δ-Öffnung rechtwinklig und daher sehr breit, die Muskelnarben sind gross und nicht gefächert; ferner ist, bei vertiefter Scheibe, die Viszeralfläche nicht durch eine Vertiefung, sondern durch eine stark gegliederte Erhöhung gekennzeichnet.

Die Schale ist 22 mm breit und 14 mm lang, und ist am Knie mässig verdickt. Vorne ist sie fast linear abgestutzt, während die Ecken zugespitzt erscheinen. Die Area trägt Zuwachsstreifen und aus der Nabelspitze ausstrahlende Positionsstreifen der Schlossrandzähnchen. Die randlichen Zuwachslamellen sind aufgeblättert. Die Skulptur besteht aus starken Längsrippen (4 bis 5 auf 2 mm) und grober, aber verschwommener Querriefung. An jedem Flügel befindet sich eine einzige, undeutliche, schräg verlaufende Runzel. Innerlich ist das Muskelnarbenfeld deutlich umrandet, aber ungefächert und ungegliedert. Die pentagonale Platte fehlt und die Seitensepten sind kaum zu unterscheiden. Die mediane Einbuchtung der Muskelnarben ist ziemlich grob längsgestreift. Das Schliessmuskelnarbenpaar ist breit, hufeisenförmig und nur mässig vertieft. Rechts und links von den Muskelnarben ist die Schale sehr grob gekörnt, der Lage der Ovarien entsprechend. Das übrige Innere ist feiner gewarzt.

Gen. *Ukoa* n. gen.

(Uko — ein Name des Hauptgottes der estn. Mythologie.)

Genotyp: *Ukoa ornata* n. sp.

Diagnose: Schale invers und stark gewölbt. Δ-Öffnung durch das Pseudodeltidium und das Chilidium verschlossen, Schlossrand glatt und nicht gezahnt. Schlossfortsatz einfach. Schale innerlich glatt, ohne Warzen, demnach fehlen auch die Scheinpunkte. Die Skulptur besteht aus stärkeren Hauptrippen und dazwischen verlaufenden Streifen zweiter Ordnung; ausserdem tritt noch eine feine Querriefung auf. Das Pedikelforamen ist vorhanden und liegt, wie bei allen Strophomeniden, auf der Wirbelspitze. Ein Spondylium ist nicht vorhanden.

Von anderen Plectellinen unterscheidet sich diese durch ihre Skulptur, durch die durchbohrte Wirbelspitze und durch das Fehlen der Scheinpunkte.

Ukoa ornata n. sp.

Taf. IV, Fig. 26, 27, 28; Taf. VIII, Fig. 35; Textabb. 1 H.

Holotyp: die abgebildete ganze Schale aus dem unteren Teil der Aseri-Stufe (C_1) von Tsitri, Estland. Mus. Tartu.

Die Schale ist in unverletztem Zustande ca 50 mm breit und 37 mm lang gewesen, es ist also die grösste bekannte Plectellinenart. Die Wölbung ist relativ stark, da sie 18 mm beträgt.

Der Umriss ist abgerundet dreieckig, mit annähernd rechtwinkeligen Ecken. Diese sind niemals spitz und ausgezogen gewesen. Die Wölbung ist annähernd gleichmässig, Schleppe und Scheibe sind gegeneinander nur undeutlich abgegrenzt. Die Nabelregion der Pedikelschale ist konvex, der Wirbel springt stumpfwinklig hervor und trägt das Pedikelforamen. Die Pedikelarea ist 4 mm hoch, konkav gebogen und stark rückwärts geneigt. Die Area der Brachialschale ist bedeutend kleiner (1,5 mm.) Der Winkel zwischen den Areas ist spitz. Die Δ-Öffnung ist gross und breit (ca 5 mm) und ganz durch die flach konvexen Chilidium und Pseudodeltidium verdeckt. Die Area ist horizontal gestreift. Ausserdem ist auch eine Streifung parallel zu den Schenkeln der Δ-Öffnung vorhanden, doch eine Zahnung des Schlossrandes scheint trotzdem nicht vorhanden zu sein.

Die Skulptur der Schale (Taf. VIII, Fig. 35) besteht aus Längsstreifen und Querriefung. Die Längsstreifung besteht aus

relativ starken Hauptrippen, deren 5—6 auf 5 mm kommen. Ausserdem zählt man zwischen je zwei Hauptstrahlen 4 bis 10 feine Streifen (zweiter Ordnung). Ab und zu entstehen, fast zonar, durch Verstärkung der feinen Zwischenstreifen neue Hauptstrahlen. Als drittes Skulpturelement erscheint die Querriefung (ca 8 auf 1 mm), welche das Grundrelief bildet und von den feinen Längsstreifen überquert wird. Die Kreuzungspunkte beider Streifensysteme sind als feine Knötchen sichtbar. Da die Abstände der Querriefen voneinander grösser sind als die der Längsstreifen, so entsteht eine Rauten- oder Netzzeichnung mit kleinen rechtwinkligen, länglichen Maschen. Das ganze Bild hat mit der Skulptur der *Plectella* Ähnlichkeit, doch werden bei der letzteren die Knötchen durch vertiefte Linien und nicht durch erhabene Riefen gebildet.

Der Innenbau konnte in seinen Hauptzügen geklärt werden, indem die Schale durch Ätzen mit starker Salzsäure und Ölüberzug durchsichtig gemacht wurde. Der Schlossfortsatz ist bei *Ukoa ornata* vollkommen einfach und besteht aus einer annähernd planparallelen aufrechten Platte (Taf. IV, Fig. 26).

Die Muskelnarben der Brachialschale sind etwas vertieft, schmal und lang und sind durch ein kurzes, einfaches Mittelseptum geteilt. Die Scheibe ist randlich durch einen flachen Wall markiert. Die Zahnspitzen divergieren in der Pedikelschale spitzwinklig. Die mittelgrossen (ca 8 mm langen) Muskelnarben sind herzförmig bis dreieckig, vorne stark eingebuchtet und haben gefächerte Ränder. Die Innenfläche der Schale ist glatt und die Scheinpunkte fehlen.

Es ist vielleicht möglich, dass die „*Plectambonites hemisphaerica* Fr. Schmidt“ (*9*) mit der *Ukoa ornata* identisch ist. Doch leider ist der von Fr. Schmidt ohne jegliche Kennzeichnung veröffentlichte Name ein nomen nudum. Nun taucht dieser Name als *Strophomena hemisphaerica* F. Schmidt nochmals bei O. Holtedahl (*1*) auf. Ein sicherer Vergleich mit dieser Art Holtedahl's ist vorläufig nicht durchführbar, da ihre innere Organisation unbekannt ist.

Beziehungen zu den anderen inversen Gattungen. Bei der *Ingria* ist diese Schale nicht unterzubringen, da bei *Ingria* das dritte Skulpturelement — die feinere Radialstreifung — vollständig fehlt, die Schale aber Warzen und Scheinpunkte aufweist. Ausserdem ist der Schnabel bei *Ingria* un-

durchbohrt. *Ukoa* ist jünger als *Ingria* und hat eine mehr verwickelte Skulptur sowie offenbar vollständig rückgebildete Warzen. Die Durchbohrung des Schnabels ist aber anderseits eine höhere Spezialisierung, falls wir annehmen, dass bei *Ingria* der Stiel zwischen dem Chilidium und der *A*-Platte durchging.

Eine Ableitung der *Ukoa* von der *Ingria* ist denkbar, aber nicht unbedingt sicher. Es sind dies wahrscheinlich zwei nahe verwandte parallele Zweige desselben Stammes. Sehr entfernt ist *Ukoa* von *Palaeostrophomena* und *Ahtiella*, welche zu grobe Scheinpunkte und eine sehr verschiedene Skulptur aufweisen.

Dem Habitus und der Skulptur nach ist die *Ukoa* ganz strophomenoid, oder rafinesquininenartig gebaut.

Gen. *Palaeostrophomena* Holtedahl.

(Literatur unter *P. concava*.)

Mit Recht wurde von Holtedahl seine wohlbegründete Gattung unter die Strophomenacea gestellt und für sie wegen des Ankerbaues eine Sonderstellung gefordert. Die Originaldiagnose (O. Holtedahl 1916, S. 43) lautet: „General form as in *Strophomena* and *Strophonella*, but differs distinctly in interior characters of dorsal valve, the cardinal process being not bilobed but as in the Orthidae simple, having the shape of a short vertical plate, posteriorly united with the crural plates, which end rather abruptly." „Type species *Palaeostrophomena concava* F. Schmidt." Ferner wird in der Beschreibung der Art angegeben, dass der Schlossfortsatz „slightly trilobate" ist und die Scheibe gerunzelt. Die Skulptur besteht aus feingerieften runden Längsstreifen. Der Freundlichkeit von Prof. O. Holtedahl und Dr. A. Heintz verdankte ich die Möglichkeit die Originale der *Palaeostrophomena* in Tartu untersuchen zu können, wobei es sich erwies, dass ihre Schale typische strophomenoide Scheinpunkte und Warzen aufweist (Taf. XII, Fig. 50). Ein Spondylium ist nicht vorhanden.

Von *Plectella* unterscheidet sich *Palaeostrophomena* durch entgegengesetzte Wölbung. Von den in gleichem Sinne gewölbten *Ingria* und *Ukoa* ist sie durch Skulptur, Scheinpunkte, gerunzelte Scheibe und von *Ingria* noch speziell durch den glatten, ungezahnten Schlossrand verschieden. Unterschiede gegenüber *Ahtiella* n. gen. sind bei der letzteren angeführt.

Vorkommen: das Unterordovizium des Ostbaltikums und des Oslo-Gebietes.

Palaeostrophomena concava Holtedahl 1916.

Taf. IV, Fig. 24, 25; Taf. XII, Fig. 49, 50; Textabb. 1 G.

1882. *Strophomena rhomboidalis* Wilk. W. C. Brögger „Die silurischen Etagen 2 und 3 etc.", S. 50, Taf. XI, Fig. 5—5-a. Kristiania.

1916. *Palaeostrophomena concava* Fr. Schmidt. O. Holtedahl „The Strophomenidae of the Kristiania Region", S. 43, Taf. VII, Fig. 1—2. Videnskapselskapets Skrifter I, Mat.-Naturv. Klasse, Nr. 12. Kristiania.

1929. *Palaeostrophomena concava* F. S. Ch. Schuchert et C. M. Levene, Fossilium Catalogus, pars 42 (Brachiopoda), S. 16 und 93.

1930. *Palaeostrophomena concava* Holtedahl (non Fr. Schmidt). A. Opik „Brachiopoda Protremata der estländischen ordovizischen Kukruse-Stufe", Publ. of the Geol. Institution of the University of Tartu, No. 20 und Acta et Comm. Universitatis Tartuensis (Dorpatensis) A XVII. 1, S. 57 f.

1931. *Palaeostrophomena* Holtedahl. Ch. Schuchert and G. A. Cooper „Synopsis of the Brachiopod Genera of the Suborder Orthoidea etc.", American Journal of Science, vol. 22, S. 244.

Nomenklatorisches: Als Autor der *Palaeostrophomena concava* ist Holtedahl und nicht Fr. Schmidt zu nennen [vergl. A. Öpik (*10*), S. 58]. Die *Strophomena concava* Fr. Schmidt (*14*) soll einen sehr stumpfen Areawinkel haben, „so dass die beiden Areas in einer Ebene liegen", — bei der Holtedahl'schen Art ist dieser Winkel spitz. Dies geht auch aus Fr. Schmidt 1908 (*9*) hervor, da er dort S. 726 die künftige *Palaeostrophomena* Holt. beschreibt, ohne sie aber zu benennen. Er identifiziert sie sogar mit den Brögger'schen (1882) Exemplaren, nicht aber mit seiner eigenen *concava*, welche hier überhaupt nicht genannt wird. Zur Klärung der Frage muss also die *concava* Fr. Schmidt 1858 revidiert werden.

Die Taf. IV, Fig. 24—25 abgebildeten Exemplare der *Palaeostrophomena concava* stammen aus den untersten C_1-Schichten (Aseri-Stufe) Estlands, Mus. Tartu. Das Exemplar Fig. 24 ist eine ganze, 24 mm breite Schale mit typischer Skulptur und gerunzelter Scheibe. Man zählt hier ca 12 Längsstreifen auf 2 mm. Die Scheibe ist z. T. abgenutzt, doch 9—10 Runzeln sind noch ganz gut erkennbar. Das Längsprofil (Textabb. 1 G) zeigt ein abgerundetes Knie und einen Kniewinkel von ca 90°. Die Pedikelarea ist konkav und stark rückwärts geneigt. Die Innenfläche der Schale ist gewarzt und die Schalensubstanz scheinpunktiert. Auf einen mm² kommt 12 bis 20 Scheinpunkte, die Zahl ist also ziemlich schwankend. Das innere Relief ist ziemlich schwach. Es fehlen hier ganz die starken Septen der *Ingria* und *Ahtiella*. Die Scheibe ist in der Pedikelschale innerlich

durch ein nach vorne über das Knie verschobenes unvollständiges Diaphragma (Textabb. 2 G) markiert. Am zweiten Exemplar (Taf. IV, Fig. 25) ist die gerunzelte Scheibe etwas schärfer begrenzt. Sichtbar ist hier auch der einfache, mit dem Chilidium verwachsene Schlossfortsatz und die kurzen, kleinen Cruralplatten. Die von Holtedahl erwähnten Seitenzapfen des Schlossfortsatzes sind hier kaum merkbar. Der Schlossrand ist ungezahnt. Bei den beiden beschriebenen Exemplaren sind ausserdem 2—3 starke Längsrippen ausgebildet.

Taf. XII, Fig. 49—50 sind die Originale Holtedahl's z. T. abgebildet. Die Fig. 49 gibt den Anker (Holtedahl 1916, Taf. VII, Fig. 2) wieder. Entsprechend der Originalbeschreibung ist hier der „einfache Schlossfortsatz" dreizapfig. Der mittlere Zapfen (a'), der „Processus cardinalis sensu stricto" ist mit dem Chilidium verwachsen. Das ganze Bild entspricht unserem Schema Textabb. 5 B III, ähnelt also sehr einem „vollständigen Clitambonitidenanker".

Taf. XII, Fig. 50 ist eine Detailaufnahme der bei Holtedahl 1916, Taf. VII, Fig. 1 abgebildeten Schale der *Palaeostrophomena concava*. Es ist wiedergegeben der Rand der Scheibe mit zwei Runzeln. Man sieht hier gut die quergerieften Längsstreifen (10—14 auf 2 mm) und (rechts) die durch die Warzen hervorgerufenen strophomenoiden Scheinporen (bis 20 auf 1 mm^2).

Vorkommen. In Estland, bis jetzt nur in den untersten Schichten des C_1-Kalkes; in Ingermanland im Vaginatenkalk von $B_{III\alpha}$ bis $B_{III\gamma}$; im Oslogebiet in $3c\beta - 3c\gamma$ (nach Holtedahl).

Gen. *Ahtiella* n. gen.

(Ahti — Meeresgott der estnischen Mythologie.)

Genotyp: *Ahtiella lirata* n. sp.

In diese Gattung gehören inverse Plectellinen mit einer Schalenskulptur und Schalenstruktur wie bei der *Palaeostrophomena* Holtedahl, also Formen mit feinen, dichtgestellten, runden Längsstreifen und einer sehr feinen Querriefung, wobei die Schale relativ grobe Warzen und Scheinpunkte hat. Sie unterscheiden sich aber durch das Vorhandensein eines Sinus auf der Brachialschale, durch die konvexe Pedikelarea, durch das starke Septum in der Brachialschale, durch in grösserer Zahl auftretende Hauptstreifen und durch die unvollständigen, in der Mittellinie unterbrochenen Run-

zeln der Scheibe. Als Unterschied gegenüber der gleichsinnig gewölbten *Ingria* kommt noch der glatte, ungezahnte Schlossrand hinzu und gegenüber der *Ukoa* der undurchbohrte Wirbel.

Am nächsten steht die *Ahtiella* der *Palaeostrophomena*, mit welcher gleichzeitig sie im ostbaltischen Ordovizium erscheint. Aber schon der Sinus und die konvexe Area der *Ahtiella* genügen zur Unterscheidung beider Gruppen voneinander. Man könnte schliesslich die *Ahtiella* der *Palaeostrophomena* als Untergattung zuordnen.

Die Schalenstruktur der *Ahtiella* (gleichwie jene der *Palaeostrophomena*) ist vollständig strophomenoid und kann sogar mit derjenigen einer *Sowerbyella*, *Rafinesquina*, *Leptaena* u. a. verwechselt werden. Auch die Skulptur ist *Sowerbyella*-artig, indem sie aus dicht verlaufenden, quergerieften Radialstreifen besteht, welche sich teilweise in Hauptrippen umwandeln. Nur ist die Skulptur der *Ahtiella* gröber als diejenige der *Sowerbyella*. Wäre nicht der einfache Schlossfortsatz, so könnte man die Brachialschale der *Ahtiella* ihres Innenbaues wegen einer echten *Strophomena* zuweisen, etwa aus dem Kreis der *S. nutans*.

Anderseits erinnert der Innenbau der Pedikelschale mit seinem Diaphragma an die echten Plectambonitinen, bei denen dieses allerdings der Brachialschale angehört.

Einige schon bekannte Brachiopodenarten können in die Gattung *Ahtiella* gestellt werden. Es sind dies die *Leptaena gemella* (Eichwald 1855—1861) und z. T. die *Strophomena jentzschi* Gagel 1890.

Das von Eichwald (*15*) abgebildete Exemplar (Holotyp) der *L. gemella* ist sehr klein (7 mm breit uud 2,5 mm lang), hat aber eine wohlentwickelte Schleppe und muss daher als ein erwachsenes Individuum angesehen werden. Wir können sie also nicht als Jugendstadium irgendeiner anderen, grösseren Art betrachten, sondern als die Vertreterin einer besonderen, kleinen Art. Der Kleinheit wegen kann sie mit keiner von den unten beschriebenen Arten identifiziert werden. Es ist aber eine echte *Ahtiella*, da hier der Sinus der Brachialschale vollständig ausgebildet ist.

Die von Gagel (*16*) beschriebene *Strophomena jentzschi* ist keine homogene Art. Bei seinem Nebenexemplar der *S. jentzschi*, Taf. V, Fig. 26 b seiner Monographie, ist der Sinus der *Ahtiella* tatsächlich vorhanden. Seine Art ist aber im wesentlichen auf dem Exemplar Taf. V, Fig. 26 begründet worden, welches keinen

Sinus hat. „In der Mitte der Dorsalschale", schreibt Gagel (*16*) S. 44, „befindet sich oft noch eine kleine aber deutliche Einsenkung." Demnach soll als Holotyp der *Strophomena jentzschi* Gagel 1890 das Exemplar seiner Taf. V, Fig. 26 und nicht 26b gelten. Der Holotyp Gagels könnte entweder eine sinuslose, der *Palaeostrophomena* näher stehende *Ahtiella* oder tatsächlich eine echte *Strophomena* sein, während das andere Exemplar eine echte (mit Sinus) *Ahtiella* ist. Das Gestein mit der *„Strophomena jentzschi"* gehört den Untersuchungen J. G. Andersson's (*17*) gemäss in die Zeit des Vaginatenkalkes hinein und entspricht dem estländischen Rogö-Sandstein ($B_{III\beta}$) [vergl. hierzu auch A. Öpik (*4*)]. Schliesslich sei noch bemerkt, dass das Gagel'sche Exemplar (mit Sinus) nicht mit einer der hier beschriebenen Arten identifiziert werden kann, da die Beschreibung unvollständig ist, während die Abbildung bei Gagel (*16*), Taf. V, Fig. 26 b einen sehr eigenartigen Schalenumriss wiedergibt.

Ahtiella lirata n. sp.

(Lirata — wegen der medianen Furche so benannt.)

Taf. III, Fig. 14—21; Taf. V, Fig. 31; Taf. VIII, Fig. 36—37; Textabb. 2 D; Textabb. 1 B, C, D.

Holotyp: Taf. III, Fig. 16—18 und Taf. V, Fig. 31; Textabb. 1 c. (Es sind dies alles verschiedene Ansichten eines und desselben Exemplars.) Der Holotyp samt allen abgebildeten und vorhandenen Stücken dieser Art (7 Stück) stammt aus Tsitri, Estland, aus den unteren C_1-Schichten. Museum der Universität Tartu, Sammler unbekannt.

Beschreibung des Holotyps: Es ist dies eine vollständig erwachsene, an der Grenze des gerontischen Alters stehende ganze Schale, 19 mm breit, 15 mm lang und 9 mm gewölbt. Der Schalenrand ist von abgerundetem, deltoidem Umriss, aber mit zugespitzten, etwas ausgezogenen und dorsoventral abgeplatteten Ecken. Ausserdem hat vorne in der Mittellinie die Schale noch einen hervorspringenden Wulst (Taf. III, Fig. 16).

Die Scheibe ist etwas aufgewölbt, ca 6 mm lang. In sanftem Bogen geht sie in die sehr lange (ca 14 mm) Schleppe über. Das Knie ist also undeutlich ausgebildet. Die Scheibe trägt in der Mitte eine Vertiefung (Rinne, Sinus, lira), die hinten zugespitzt endigt, nach vorne aber breit wird. Auf der Schleppe geht diese Rinne in den obengenannten vorspringenden Wulst

über. An den Flügeln der Scheibe verlaufen je fünf strophomenoide Runzeln, welche aber durch die mediane Rinne unterbrochen werden. Ausserdem sind noch auf der ganzen Schale bis zur Schleppenmitte undeutliche sehr feine, unregelmässig verlaufende Runzeln zu beobachten (Taf. III, Fig. 17; Taf. V, Fig. 31).

Die Area der Brachialschale ist ganz niedrig, die der Stielklappe dagegen relativ hoch (2 mm), konvex gebogen und bis in die Ebene des Schalenrandes vorwärts geneigt (Taf. III, Fig. 18, resp. 15). Die enge, sehr spitze Δ-Öffnung ist ganz durch das konvexe Pseudodeltidium und Chilidium verdeckt. Der Wirbel ist undurchbohrt.

Die Skulptur besteht aus nebeneinander fast ohne Zwischenraum verlaufenden, feinen, runden Radialstreifen, deren man auf 5 mm am Scheibenrande 18, in der Mitte der Schleppe ca 12 und am Rande der Schale ca 8 zählt. Die Rippen werden also zum Schalenrande hin gröber, ihre Zahl bleibt dagegen fast unverändert. Tatsächlich findet eine Einschaltung neuer Streifen nur ausnahmsweise statt. Ausserdem verstärkt sich am Vorderrande der Schale jeder fünfte bis zehnte Längsstreifen, wodurch auf der Schleppe sekundäre Hauptrippen entstehn.

Die Querskulptur besteht aus dicht verlaufenden, feinen, konzentrischen Riefen, deren 15 bis 20 auf 1 mm kommen, ganz wie es bei einem anderen Exemplar Taf. VIII, Fig. 36, 37 dargestellt ist.

Die Schalensubstanz ist grob scheinpunktiert, wie es auf Taf. V, Fig. 31 schön zu sehen ist. Hier ist nämlich die Schale etwas abgenutzt. Den Scheinporen entsprechen Warzen auf der Innenfläche der Schale. Es ist dies eine echte strophomenoide Schalenstruktur, wie sie von Kozłowski (7) beschrieben wurde. Die Scheinporen sind hier radial angeordnet und vorwiegend auf die Furchen zwischen den Streifen beschränkt. Ca 20 Scheinporen werden auf einen mm^2 gezählt.

Taf. III, Fig. 14—15, Taf. VIII, Fig. 36, 37 und Textabb. 1B ist ein etwas jüngeres Exemplar als der Typus wiedergegeben. Es ist ebenfalls 19 mm breit, aber nur 12,5 mm lang, der kürzeren Schleppe und dem jüngeren Alter entsprechend. Im übrigen stimmt es vollkommen mit dem Holotypus überein. Auch die konkave Pedikelschale (Taf. III, Fig. 15) ist hier auspräpariert worden. Die Scheibe der Pedikelschale ist ebenfalls an den Flügeln gerunzelt und flach konkav. Die Wirbelspitze ist knopf-

artig angeschwollen und undurchbohrt. Am Rande verdicken sich auch hier regelmässig einige Rippen und schwellen zu Hauptstrahlen an. Die Skulptur (Taf. VIII, Fig. 36, 37) ist bereits erwähnt worden.

Das Innere der Pedikelschale von zwei Exemplaren ist Taf. III, Fig. 20 und Fig. 21 abgebildet.

Bei Taf. III, Fig. 20 (dieselbe Schale Textabb. 1 D) sind die zugespizten Schalenecken abgebrochen. Ursprünglich muss es mit etwa 26 mm Schlossrandbreite das grösste Exemplar der *Ahtiella lirata* gewesen sein. Dle Area ist konvex und hoch und bildet einen erhabenen Rand, der sich hinten über die Schalenfläche emporhebt. Die Schlosszähne sind deutlich ausgebildet und von den Ecken der Δ-Öffnung etwas zur Seite geschoben.

Die kurzen Zahnstützen sind zueinander parallel gestellt und bilden die seitliche Umrandung der etwas asymmetrischen Muskelnarben. Das Muskelnarbenfeld ist vorne durch eine tiefe Bucht in zwei Lappen gegliedert. Die Schliessmuskelnarbe ist ganz klein, tief in die Nabelhöhle verschoben und durch ein feines Längsseptum in zwei Hälften geteilt. Die flach gewölbte Scheibe bildet an ihrem Rande ein unterhöhltes Diaphragma und trägt etwas undeutliche, an den Enden der Zahnstützen entspringende, strahlige Gefässpuren. Auch die Schleppe ist mit radialen Gefässkanälen bedeckt.

Die ganze Innenfläche der Schale ist gewarzt, die Warzen sind alle nach vorne geneigt und in radiale Reihen geordnet. Nur die Muskelnarben tragen keine Warzen und sind glatt.

Die dreieckigen Felder auf den Flügeln der Scheibe, zwischen dem Schlossrande und den Zahnstützen, sind vom übrigen Teil der Scheibe durch je einen flachen Wulst abgetrennt.

Der Kniewinkel ist hier stumpf, offenbar infolge von Deformation. Ursprünglich scheint er ein rechter gewesen zu sein.

Bei der Pedikelschale Taf. III, Fig. 21 ist eine der spitz ausgezogenen Ecken noch erhalten. Der andere Flügel der Schale ist aber abgeblättert und es kommen daher die charakteristischen Runzeln zum Vorschein. Das Diaphragma (der Rand der Scheibe) ist bedeutend verdickt und der Kniewinkel beträgt ca 90°.

Der Innenbau der Brachialschale Taf. III, Fig. 19 und Textabb. 2 D. Es ist nur ein Steinkern, die Schale ist entfernt. Die sonderbaren Vertiefungen rechts und links vom Septum sind durch Kalzitkristalle verursacht worden und haben nichts mit

dem Schalenbau zu tun. Die Brachialschale der *Ahtiella lirata* trägt die Δ-Öffnung durch ein konvexes Chilidium verdeckt und hat einen streng einfachen, aus einer aufrechten Platte bestehenden Schlossfortsatz. Die Innenfläche besteht aus der stark vertieften Scheibe, welche durch einen Wall (Diaphragma) von der Schleppe getrennt wird. Die Scheibe wird ihrerseits durch ein mächtiges Mittelseptum in zwei vertiefte Felder oder Blätter geteilt. Das Mittelseptum ist längsgestreift und wird von einem schwächer ausgebildeten Seitenseptenpaar begleitet.

Die Schliessmuskelnarben sind unbestimmt rundlich, etwas vertieft und es entspringt an ihnen vorne je ein Gefässbündel. An den Flügeln, zwischen den Muskelnarben und den Ecken der Schale, verläuft je eine flache Furche, welcher in der Pedikelschale je ein gleichsinnig verlaufender Wulst entspricht. Auch die Scheibe ist durch Gefässkanäle verziert. Vorwärtsgeneigte, radial geordnete Warzen bedecken das ganze Innere der Schale. Frei davon sind nur die Muskelnarben.

Ahtiella baltica n. sp.

Taf. II, Fig. 12; Taf. V, Fig. ohne Nummer; Textabb. 1 E, E′, E″

Holotyp: ganzes Exemplar Taf. V, Fig. ohne Nummer und Textabb. 1 E, aus dem Rogö-Sandstein $B_{III\gamma}$, Paldiski, Estland. Geol. Museum Tartu, Koll. K. Orviku.

Ahtiella baltica unterscheidet sich vom Genotyp durch kürzere Schleppe, durch das Fehlen eines Diaphragmas, durch das Hervortreten stärkerer Rippen (auch auf der Scheibe), durch feinere Streifung und durch die stärkere Ausbildung des Sinus (der „lira").

Es liegen von dieser Art vor einige isolierte Schalen aus dem Rogö-Sandstein der Rogö-Inseln und Paldiski, sowie ein Handstück (Koll. K. Orviku) desselben Gesteins mit mehr als 20 Schalen dieser Art.

Beschreibung des Holotypus: Er ist 18 mm breit und 9 mm lang, also fast genau ein Halbkreis. Man könnte diese Schale für eine echte *Sowerbyella* halten, falls man die derjenigen der *Sowerbyella* entgegengesetzte Wölbung nicht beachtete. Der Umriss ist halbkreisförmig bis dreieckig, mit zugespitzten und etwas ausgezogenen Ecken. Die Scheibe ist flach aufgewölbt und geht in sanftem Bogen (Textabb. 1 E) in die etwas mehr konvexe Schleppe

über. An den Flügeln der Scheibe zählt man je 5 Runzeln, die aber nicht durchlaufen, sondern in der Scheibenmitte durch die Lira unterbrochen werden. Diese mediane Lira endet spitzwinklig am Nabel und erweitert sich nach vorne, ohne jedoch auf die Schleppe überzugehen. Sie verschwindet vielmehr am Rande der Scheibe.

Die ganze Schale trägt gröbere Hauptstrahlen und dazwischen feinere Längsstreifen. Je nach der Lage zählt man auf 5 mm 24 bis 30 dieser Streifen, darunter 5—6 Hauptstrahlen. Die Skulptur ist also bedeutend feiner als bei *Ahtiella lirata*. Die Innenfläche der Schale ist gewarzt und die Schale scheinpunktiert. Man zählt ca 25 Scheinpunkte auf einen mm^2. In der Brachialschale zwischen der Scheibe und der Schleppe verläuft ein flacher Wall. Das Chilidium ist relativ klein, der Schlossfortsatz vollkommen einfach.

Der Innenbau der Pedikelschale geht aus Taf. II, Fig. 12 und Textabb. 1—E′, E″ hervor. Das Exemplar Taf. II, Fig. 12 und Textabb. 1 E″ stammt aus dem Rogö-Sandstein der Insel Klein-Rogö. Es ist 21 mm breit und 10,5 mm lang. Die Scheibe ist relativ flach und von der Schleppe durch ein wallartig verdicktes Knie abgesondert. Ein Diaphragma fehlt ganz. Der Arearand erhebt sich über die Scheibenfläche und ist glatt. Sie ist relativ niedrig und stark konvex. Das ziemlich grosse Muskelnarbenfeld wird seitlich durch die kurzen Zahnstützen markiert, die Vorderränder sind aber undeutlich. Die Einbuchtung ist tief und die Schliessmuskelnarben enden vorne spitz.

Die Scheibe und das ganze Innere (ausser den Narben) ist fein gewarzt und durch Gefässkanäle radial gestreift. Auch auf der Schleppe sind dichotomisch verzweigte Gefässkanäle vorhanden.

Textabb. 1—E′ endlich gibt den Längsschnitt einer anderen Pedikelschale dieser Art wieder. Der Schnitt geht etwas seitlich von der Mittellinie und zeigt das stark verdickte Knie ohne Diaphragma, — zum Unterschied von Textabb. 1 D, wo der Querschnitt der *Ahtiella lirata* gegeben ist.

Ahtiella baltica ist eine charakteristische Art des Rogö-Sandsteins des Westens von Estland und ist bis jetzt nur hier gefunden worden. Sehr möglich, dass es dieselbe Art ist, welche J. G. Andersson (*17*) aus dem Unterordovizium des mittelbaltischen Gebietes als *Strophomena jentzschi* Gagel anführt.

Ahtiella sp. *a*, aff. *baltica*.

Taf. III, Fig. 22—23; Textabb. 1-F; Textabb. 3.

Es liegt vor nur ein einziges ganzes Exemplar aus dem Rogö-Sandstein von Paldiski. Diese Schale hat unter den Ahtiellen die grössten Warzen und Scheinporen, — ca 15—18 auf einen mm². Diese sind Taf. III, Fig. 23 rechts unten an der Schleppe gut sichtbar. Die Schale ist klein — nur 14 mm breit und 8 mm lang, also das kleinste estnische Exemplar dieser Gattung. Die Wölbung ist gleich 6 mm. Der Umriss ist fast dreieckig, die Ecken spitzwinklig (aber werden ausgezogen noch abgeplattet).

Die Scheibe ist ganz kurz und führt auf den Flügeln nur je 2 Runzeln (die anderen Arten haben ihrer 4—5). Der Sinus (Lira) beginnt hier mit einer Vertiefung am Nabel, während bei den anderen Formen die Nabelpartie flach ist. Bei *Ahtiella lirata* und *baltica* sind die Seiten gewölbt, hier aber abgeflacht (vergl. Taf. III, Fig. 17 mit Fig. 22), wodurch die Scheibe dreieckig aussieht. Endlich hat das vorliegende Exemplar die feinste Längsstreifung, ca 30 auf 5 mm, darunter 4—5 gröbere Streifen.

III. Die Beziehungen der Plectellinen zueinander.

Bis zur jüngsten Zeit wurden als Plectellinen [A. Öpik (*10*)] mit Sicherheit nur zwei Gattungen angesehn, und zwar die *Plectella* Lamansky und die *Ingria* Öpik. Über die *Palaeostrophomena* Holtedahl bestand in dieser Hinsicht ein Zweifel, da das Chilidium dieser Gattung unbekannt war, so dass sie sogar einmal unter die Dinorthidae (*19*) gestellt wurde. Das nähere Studium der Holtedahl'schen Originale hat jetzt die Plectellinennatur dieser *Palaeostrophomena* zur Tatsache gemacht. Ausserdem sind noch zwei neue Gattungen hinzugekommen, welche ebenfalls Plectellinen sind. Es sind dies die oben beschriebenen *Ahtiella* und *Ukoa*. Alle diese Gattungen entsprechen gut dem Begriff der Plectellinen: ihre Bauart ist strophomenoid, sie haben ein wohlentwickeltes Chilidium und Pseudodeltidium und kein Spondylium. Der Schlossfortsatz ist entweder vollkommen einfach oder von zwei Nebenzapfen begleitet. Innerlich sind sie gewarzt und die Schalensubstanz ist strophomenoidenartig scheinpunktiert. In dieser Hinsicht bildet die *Ukoa* eine Ausnahme, da bei ihr keine Warzen und Scheinporen beobachtet worden sind. Es könnte dies als

eine Rückbildung erklärt werden; ähnliche Fälle sind auch unter den Strophomeniden bekannt geworden [B a n c r o f t (*18*)] [1]).

Da mit der vorliegenden Schrift die Zahl der Gattungen und Arten der Plectellinen zugenommen hat, so wäre es von Nutzen, die Einheitlichkeit dieser Unterfamilie einer Prüfung zu unterwerfen.

Die Gattungen der Plectellinae könnte man nach verschiedenen Merkmalen gruppieren. Der Wölbung nach bestehen hier zwei ungleich grosse Gruppen, und zwar 1) die Gruppe der *Plectella* L a m a n s k y, welche rafinesquinenartig ventralwärts gewölbt ist, und 2) die konträr, invers gewölbten übrigen Gattungen, mit *Ingria* und *Palaeostrophomena* als Hauptvertretern an der Spitze. Diese konträren Wölbungsverhältnisse sind als gute Gattungsunterschiede verwendbar, können aber nicht die Abtrennung einer neuen, inversen Unterfamilie der Plectellinen veranlassen. In diesem Falle würden die *Plectella* und die *Ingria* voneinander getrennt werden; dies ist aber nicht zulässig, da beide einen gezahnten Schlossrand und übereinstimmende Konfiguration und Ausbildung der Innenteile aufweisen.

Die verschiedenen Wölbungsverhältnisse der Strophomenacea entstehen ja dadurch, dass im reifen Alter, nachdem die Scheibe mit dem Viszeralteil und allen wesentlichen Organen des Tieres ihre volle Entwickelung erreicht hat, der Schalenrand sich entweder dorsal- oder ventralwärts abbiegt. Das so entstandene Knie, resp. der Kniewinkel brauchte ja gar nicht im Laufe der Zeiten konstant zu bleiben. Während der Lebenszeit einer Gattung schwankte er im Bereiche von 90^0 — 180^0 (z. B. die verschiedenen Kniewinkel der *Rafinesquina*-Arten). Die Wölbung konnte dabei schon durch einen kleinsten Zuwachs ($d\alpha$) konträr ($180^0 \pm d\alpha$) werden, welcher dann als entscheidender Faktor für die Unterfamilie der Gattung zu betrachten wäre. Dieser kleine $d\alpha$-Winkel hätte ja mehr als einmal während der Lebenszeit einer höheren systematischen Einheit sein Zeichen wechseln und so ein wiederkehrendes Merkmal erzeugen können; für den Kniewinkel ist sogar eine Amplitude von 180^0 innerhalb derselben Unterfamilie möglich. Es ist aber damit keineswegs die Möglichkeit ausgeschlossen, dass die gleichen Wölbungsverhältnisse von Gattung

1) Allerdings ist *Rafinesquina alternata* (E m m o n s), Genotyp, eine sogar sehr grob gewarzte Form, im Gegensatz zu B a n c r o f t (*18*), S. 42.

zu Gattung überliefert wurden und auch bei Schwestergattungen auftraten (*Ahtiella* und *Palaeostrophomena* z. B.). Aber dadurch wird die Annahme der polyphyletischen Entstehung gleichsinniger Wölbungsverhältnisse nur gestützt, da diese bei verschiedenen Gruppen unabhängig zum Vorschein kam. Mit den Wölbungsverhältnissen steht es also ganz ebenso, wie es für das Auftreten des gezahnten Schlossrandes von Kozłowski (*7*) nachgewiesen worden ist. Demnach kann eine inverse Strophomenide nicht ohne weiters unter die Orthotetinen (resp. Strophomeninen) gestellt werden. Sehr lehrreich sind in dieser Hinsicht die von Bancroft (*18*) behandelten Fälle.

Zu unseren Plectellinen zurückkehrend, müssen wir also die invers gewölbten *Ingria* und *Plectella* als zwei bona genera derselben Unterfamilie betrachten, die voneinander im wesentlichen durch Wölbungsverhältnisse und Skulptur verschieden sind.

Die drei übrigen inversen Gattungen — *Palaeostrophomena*, *Ahtiella* und *Ukoa* — unterscheiden sich von der *Plectella* und *Ingria* durch den ungezahnten, glatten Schlossrand. Aber untereinander bilden sie wieder zwei Sondergruppen. Die *Ukoa* hat nämlich soviel Eigentümlichkeiten, dass sie von den andren getrennt betrachtet werden muss. Das Vorhandensein des Pedikelforamens, die glatte Schale, das Fehlen der Scheinporen und die höchst eigenartige Skulptur haben in der Organisation der beiden andren Gattungen keine Gegenstücke. Leider ist das Innere von *Ukoa* noch ungenügend bekannt. Aber das Chilidium, der einfache Schlossfortsatz und das Fehlen des Spondyliums genügen vollkommen zur Einreihung dieser besonderen Form unter die Plectellinen.

Endlich bilden *Palaeostrophomena* und *Ahtiella* die dritte Gruppe unter den Plectellinen. Es sind inverse Formen von gleicher Schalenskulptur, Runzelung und Schalenstruktur. Dabei gleichen sie äusserlich sehr den Rafinesquininen (*Palaeostrophomena*) und Sowerbyellinen (*Ahtiella*). Von *Ingria* und *Plectella* unterscheiden sie sich besonders durch den ungezahnten Schlossrand, die Skulptur, bedeutend grössere Scheinpunkte und Einzelheiten des Innenbaues.

Falls man alle diese 5 Gattungen sich als Punkte einer geraden Linie so vorstellt, dass durch ihre Abstände die Grösse ihrer gegenseitigen Unterschiede ausgedrückt wird, dann werden *Ingria* und *Plectella* einerseits, *Palaeostrophomena* und *Ahtiella* anderseits paarweise nebeneinander Platz finden. Der Abstand

dieser Paare voneinander wird dabei relativ gross sein. Der fünfte Punkt, die *Ukoa*, wird dagegen vereinzelt bleiben in unbestimmten, aber ziemlich grossen Abständen von den beiden anderen Paaren. Die Plectellinenreihe ist also lückenhaft, aber nicht weil sie allzu heterogen ist, sondern weil wir sie gegenwärtig nur in wenigen Punkten kennen.

IV. Über die Stellung der Plectellinen in der Familie der Plectambonitiden.

Die gegenwärtige Lage der Plectambonitidensystematik ist von W. Quenstedt (*8*) dargestellt worden. Die Fam. Plectambonitidae Kozłowski 1929 umfasst alle Strophomenacea mit einem Schlossfortsatz und wird den Strophomeniden mit doppeltem Schlossfortsatz gegenübergestellt [vergl. A. Öpik (*10*)]. Es gehören hierher 1) Plectambonitinae Jones 1928, deren Definition sich aus dem Begriff der Gattung *Plectambonites* Pander 1830 [emend. bei A. Öpik (*10*)] ergibt; 2) Sowerbyellinae Öpik 1930 und 3) Plectellinae Öpik 1930, deren Definition im Abschnitt III der vorliegenden Schrift gegeben worden ist.

Die Plectellinae sind gegenüber den beiden anderen Unterfamilien durch das Chilidium und den einfachen Schlossfortsatz gekennzeichnet. In dieser Hinsicht sind sie den Clitambonitiden ähnlich und wurden auch offenbar aus diesem Grunde von Ch. Schuchert und A. G. Cooper (*19*) in diese letztere Familie eingereiht. Falls man aber neben dem Bau des Ankers auch alle übrigen Eigenschaften berücksichtigt, so ergibt sich eine bessere Übereinstimmung der Plectellinen und Plectambonitiden untereinander, während die Beziehungen der Plectellinen zu den Clitambonitiden als ganz allgemein, grosszügig anzusehen sind.

Die Schalenstruktur aller Plectambonitiden ist dieselbe. Massgebend sind hier die Warzen der Innenfläche und die Scheinporen der Schalensubstanz. Die Scheinporen der *Sowerbyella* sind von derselben Grössenordnung wie die der *Palaeostrophomena* und *Ahtiella*, und alle drei haben nach gleichem Muster ausgeführte Schalenskulpturen.

Die Plectambonitinae (*Plectambonites*, *Leptella*, *Leptelloidea* und *Leptestia*) bilden untereinander eine vollständig

einheitliche, homogene Unterfamilie, entsprechend der Darstellung bei A. Öpik (*10*). Auch bei allen diesen Gattungen ist die Schalenstruktur typisch strophomenoid, indem sie alle regelrechte Scheinporen und Warzen besitzen. Die Scheinporen der *Leptestia* sind von H. Bekker (*20*) beschreiben worden [vergl. auch A. Öpik (*10*), S. 126]. Bei *Plectambonites planissimus* (Genotyp!) und *P. radiatus* ist die Schalenstruktur die gleiche, nur sind die Scheinporen hier fast ebenso fein, wie bei *Ingria*. Bei der *Leptelloidea* dagegen ist zweierlei Struktur vorhanden. Hier sind alle die typischen Warzen und Scheinporen entwickelt, wie es bei *Leptelloidea leptelloides* (Genotyp!) der Fall ist. Bei *Leptelloidea musca* aber treten neben diesen, rein strophomenoiden Zügen, auf der Innenfläche der Scheibe auch regelrechte eingestochene Punkte auf, so dass die Scheibe gleichzeitig fein gewarzt und ziemlich grob durchstochen erscheint [A. Öpik (*10*)]. Es ist dies eine Erscheinung, die später, bei den Productiden, zur allgemeinen Regel wird. Das Auftreten der echten Poren bei *Leptelloidea musca* steht also nicht im Widerspruch zur Schalenstruktur der Strophomenacea, sondern es bringt sogar etwas Licht in die Abstammungsrichtung der Productiden, welche ja sicherlich nicht von den Strophomeniden abzuleiten sind. Schliesslich sind diese Poren der *Leptelloidea musca* noch ein Grund mehr, diese Art generisch von *Leptelloidea leptelloides* zu trennen [vergl. A. Öpik (*10*) S. 132].

Auch in weniger wichtigen Merkmalen gibt es reichlich Analogien unter den verschiedenen Plectambonitiden. Die *Ingria*-Skulptur wiederholt sich bei *Plectambonites*, wobei bei dem letzteren auch Anklänge an *Plectella* nachweisbar sind. Es erscheint nämlich bei *Plectambonites planissimus* am Rande der Scheibe eine chagrinartige Zeichnung, welche der Perlschnurskulptur der *Plectella* (Taf. XII, Fig. 53) ähnlich ist. Diese Skulptur des *P. planissimus* wurde bei A. Öpik (*10*), S. 113 als „Retikulation" bezeichnet. Beim Subgenus *Leptoptilum* [A. Öpik (*10*)] der *Leptestia* bildet die *Ingria*-artige Querskulptur und Längsstreifung ein wesentliches Merkmal.

Der Innenbau der Pedikelschale der Plectambonitinae hat viele Beziehungen zu dem der *Plectella*, *Ingria* und *Ahtiella*. Die Öffnernarben sind bei allen klein und vertieft, wie bei *Ingria*, während das Gefässsystem, besonders bei *Ahtiella* und *Leptelloidea*, untereinander ähnlich zu sein scheint. Das Diaphragma ist

ebenfalls eine verbreitete Erscheinung. Es gehört aber immer der konkaven Schale an, da es bei *Leptelloidea* in der brachialen und bei *Ahtiella* in der Pedikelschale auftaucht.

Der Anker (vergl. Abschnitt VI und Textabb. 6 der vorl. Schrift) der Plectambonitinae, wie auch jener der Sowerbyellinae, ist vom Anker der Plectellinae recht verschieden. Bei den beiden ersteren ist der hier nicht mehr einfache, sondern mehrfache Schlosszahn z. T. mit dem Chilidium, z. T. mit den Cruralzähnen verschmolzen, während bei den letzteren das Chilidium und der Schlossfortsatz immer gesondert voneinander auftreten. Aber dies sind auch die grössten Unterschiede, und in der Aufstellung der verschiedenen Unterfamilien sind sie schon zum Ausdruck gekommen. Ausserdem haben *Plectambonites* und die Sowerbyellen das Chilidium nicht ganz verloren, — oft ist es als Rudiment vorhanden [vergl. R. Kozłowski (*7*), S. 114; A. Öpik (*10*), S. 155; O. T. Jones (*21*)].

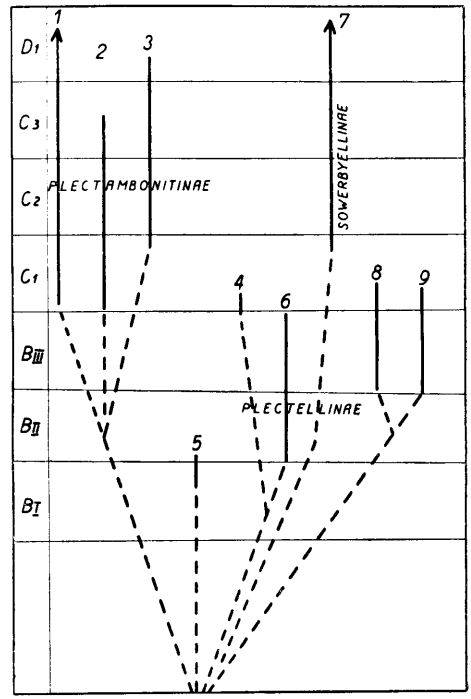


Abb. 4. Hauptzüge der Phylogenie der Plectambonitiden. 1. *Leptelloidea;* 2. *Plectambonites;* 3. *Leptestia* und *Leptoptilum;* 4. *Ukoa;* 5. *Plectella;* 6. *Ingria;* 7. *Sowerbyella;* 8. *Ahtiella;* 9. *Palaeostrophomena.* Die Buchstaben am linken Rande ($B_I - D_1$) bezeichnen die Zeitskala des estnischen Ordoviziums.

Die Komplikation des Ankers von *Plectambonites* und *Sowerbyella* scheint übrigens unabhängig voneinander entstanden zu sein, indem die beiden in der Zeitskala gleichzeitig erscheinen und parallel zueinander weiterlaufen. Um so mehr, da die *Sowerbyella* innerlich der *Ingria* relativ nahe steht und in der Schalenskulptur die Hauptzüge der *Ahtiella* und *Palaeostrophomena* beibehalten hat (vergl. S. 15). Die Beziehungen der *Sowerbyella* zu der *Ingria*

werden noch durch das gleichartige Hervortreten der Zähnelung bei den beiden besonders verstärkt.

Im Stammbaum der Plectambonitiden Textabb. 4 sind diese Beziehungen derart zum Ausdruck gekommen, dass der Ursprung der Sowerbyellinae zwischen *Ingria* und *Ahtiella* angenommen wird. Alle diese Gattungen scheinen fast gleichzeitig aus dem *Plectella*-Stamm hervorgegangen zu sein. Die Ahnen der *Sowerbyella* sind also unbekannt. Möglicherweise vereinigten sie einen *Plectella*-artigen Innenbau mit der Skulptur der *Ahtiella*, aber ohne die Schlossrandzähne der ersteren. Die Sowerbyellen mit gezahntem Schlossrand erscheinen erst zum Schluss des Ordoviziums [vergl. R. Kozłowski (*7*)].

Da auch für die Plectambonitinen Verwandtschaftsbeziehungen zu *Ingria* und *Plectella* festgestellt worden sind, so ist es auch sehr wahrscheinlich, dass sie alle ebenfalls einen gemeinschaftlichen Ursprung haben. Bemerkenswert ist dabei, dass diese beiden Unterfamilien, die Sowerbyellinen und die Plectambonitinen, nicht nur parallel verlaufen, sondern dass sie, bis in das obere Gothlandium reichend, die langlebigsten Gattungen der Familie — die *Leptelloidea* und die *Sowerbyella* (*Eoplectodonta* und *Plectodonta*) — geliefert haben.

Im Stammbaum Textabb. 4 ist die *Leptella* nicht berücksichtigt worden. Sie ist aber eine echte Plectambonitina, und es besteht sogar die Möglichkeit, dass die *Leptelloidea leptelloides* eine *Leptella* ist [A. Öpik (*10*), S. 133, 59]. Das Alter der *Leptella* kann aber nicht genau in die ostbaltische Zeitskala eingetragen werden, — es sind zu wenig Anhaltspunkte für einen genauen Vergleich der kanadischen und der estnischen Ablagerungen vorhanden. Entwickelungsgeschichtlich scheint aber die *Leptella sordida* älter als die *Leptelloidea leptelloides* zu sein, indem sie auch *Plectambonites*- und *Leptestia*-artige Züge aufweist. Es ist daher nicht ausgeschlossen, dass die Formengruppe der *Leptella sordida* sich als Ursprung der ostbaltischen Plectambonitinae erweisen wird.

Die Textabb. 4 zeigt auch die Abspaltung der *Ukoa* von der *Ingria*-Reihe. Dies ist aber eine provisorische Annahme, da der einzige Grund dafür darin besteht, dass die eigenartige Skulptur der ersteren von derjenigen der *Ingria* abgeleitet werden könnte. Dies ist für sich nicht ein zwingender Grund, aber mit anderen Plectambonitiden hat die *Ukoa* noch weniger Ähnlichkeit.

Ausserdem ist sie mit *Ingria* gleichsinnig gewölbt und ist eine Plectelline, da sie den einfachen Schlossfortsatz und das Chilidium hat, sowie kein Spondylium. Das Auftreten des Pedikelforamens der *Ukoa* kann so gedeutet werden, dass anfangs der Stiel der Plectellinen zwischen dem Chilidium und dem Pseudodeltidium austrat, später aber eine spezielle Einrichtung dafür (das apikale Foramen) ausgebildet wurde.

Die hier entworfenen (Textabb. 4) Beziehungen der Plectambonitiden untereinander weichen in einigen Punkten von der vom Verf. dieser Schrift [A. Öpik (*10*)] vorgeschlagenen Deutung etwas ab, indem damals die Abspaltung der Sowerbyellen von der *Plectella-Plectambonites*-Linie angenommen wurde. Die neue Gattung *Ahtiella* aber und das genaue Studium der *Ingria* und der *Palaeostrophomena* haben dazu geführt, den Ursprung der *Sowerbyella* zwischen diesen Gruppen zu suchen, wobei noch speziell eine relativ grosse Verwandtschaft der *Sowerbyella* mit der *Plectella* zu bestehen scheint [Kozłowski (*7*)] [1]). Der komplizierte Anker bei *Plectambonites* und der Anker der *Sowerbyella* sind also unabhängig voneinander entstanden. Damit wird aber nicht die Einheitlichkeit der Fam. Plectambonitidae widerlegt. Es ist dies eine homogene Gruppe von Strophomenacea „mit einem Schlossfortsatz", wobei die Plectellinen mit ihrem einfachen Anker die ältesten Vertreter dieser strophomenoid gebauten Familie sind.

V. Über die Stellung der Plectambonitiden unter den Protremata.

Im vorstehenden V. Abschnitt wurde versucht die Einheitlichkeit der Plectambonitenfamilie zu begründen, wobei als Nebenergebnis hinzukam, dass in dieser Familie zwei Entwickelungsstufen zu unterscheiden sind. Die ältere dieser Stufen wird durch Arten vertreten, welche ein Chilidium und einen „einfachen" Schlossfortsatz führen und die Unterfamilie der Plectellinae bilden. Die zweite, jüngere Entwickelungsstufe ist durch die parallel

1) Die brachialen Lamellen finden sich nur bei Sowerbyellen, *Ingria* und *Plectella*, während die Plectamboniten [vergl. *Leptestia* bei A. Öpik (*10*), Taf. VII, Fig. 77, 78, S. 125] in der Brachialschale grosse Muskelnarben und keine Nebensepten aufweisen. Das ist der Hauptgrund zur Ablehnung der Annahme, dass die *Sowerbyella* aus der Plectambonitenlinie hervorgegangen sei.

verlaufenden Sowerbyellinen und Plectambonitinen vertreten, welche beide vorwiegend chilidiumlose Arten umfassen. Das Fehlen des Chilidiums könnte hier ja, bei oberflächlicher Betrachtung, als eine orthoide Erscheinung gedeutet werden. Die Orthoidea Schuchert & Cooper (*19*) sind aber vorwiegend chilidiumlose Brachiopoden, falls man darunter die Orthacea und Dalmanellacea, ohne die Clitambonacea versteht. Die Chilidiumlosigkeit der Plectambonitinae und Sowerbyellinae ist dagegen eine sekundäre Erscheinung, wobei bei ihnen das Chilidium ab und zu wieder auftaucht, so bei *Plectambonites* und *Sowerbyella* [A. Öpik (10), S. 120. S. 155, Abb. 19; O. T. Jones (21), Taf. XII, Fig. 9] und bei *Plectodonta* [R. Kozłowski (7), S. 114—117].

Anderseits wurden die Plectellinen, offenbar wegen ihres Ankers, zu den Clitambonacea gestellt. Es bestehen ja tatsächlich gegenwärtig zwei verschiedene Meinungen über die Stellung der Plectambonitiden unter den Protremata. Einerseits ist es die traditionelle, in allen Lehrbüchern angeführte und bis jetzt nicht bezweifelte Ansicht, dass es echte Strophomeniden oder Strophomenacea sind. Anderseits ist diese traditionelle Position, allerdings nur teilweise, von Ch. Schuchert und G. A. Cooper (*19*) aufgegeben worden, indem die Plectellinae den Clitambonitiden eingereiht werden. Damit sind die Plectellinen aus den Strophomenacea ausgeschlossen worden. Gleichzeitig sind durch diese neue Anordnung die Plectambonitiden in zwei Gruppen gespalten worden, und zwar so, dass die beiden Teile jetzt sogar in verschiedene Unterordnungen geraten sind. Wenigstens ist die Sachlage so zu verstehen, da man die Plectambonitiden und Sowerbyellinen unter den Orthoidea bei Ch. Schuchert und G. A. Cooper ganz vermisst. Man muss also gegenwärtig auch nach Sch. und C. diese beiden Unterfamilien als strophomenoid gebaute Brachiopoden betrachten.

Im IV. Abschnitte der vorliegenden Schrift ist aber gerade die Einheitlichkeit der Plectambonitidae Kozł. [in der Auffassung A. Öpik (*10*)] hervorgehoben und begründet worden, wobei als wesentliche Kriteria die bei ihnen allen auftretende strophomenoide Bauart und strophomenoide Schalenstruktur anzusehen sind. Ausserdem wurden auch die Clitambonitiden [A. Öpik (*10*)] unter die Strophomenacea gestellt. Auch diese Auffassung soll, da sie mit der Frage der Natur der

Plectellinen zusammenhängt, im Folgenden zur Besprechung kommen. Obwohl die Clitambonitiden inzwischen [Ch. Schuchert & C. M. Levene *(22)*] zum Typus der Clitambonacea geworden sind, werden wir im Folgenden nur die Clitambonitiden (ohne die Syntrophiidae) ins Auge fassen und ihre Stellung zu den orthoid und strophomenoid gebauten Protremata betrachten. Die Syntrophiidae sind ja schon, und mit vollem Recht, aus den Clitambonacea in die Pentameroidea zurückversetzt worden [Ch. Sch. & G. A. C. *(19)*].

Ferner unterscheiden die beiden Autoren *(19)* unter den Protremata die Subordines Orthoidea und Pentameroidea, welches Verfahren natürlicherweise einen dritten Subordo für die übrigen Protremata voraussetzt. Da aber voraussichtlich die gegenwärtigen Strophomenacea in mehr als eine Superfamilie zerlegt werden können, so kann auch hier diese ganze Frage des dritten Subordo vorläufig offen bleiben, und die entsprechenden Brachiopoden können daher weiter die Bezeichnung „Protremata Strophomenacea" tragen [1]). Wo hier der Ausdruck „strophomenoid" u. dsgl. vorkommt, ist damit nicht der Subordo, sodern immer nur die Baurt gemeint, welche besonders den Rafinesquininen, Orthotetinen (resp. Strophomeninen), Davidsoniinen einerseits und anderseits den Plectambonitiden eigen ist.

Als zweifellose Glieder der Unterordnung Orthoidea Schuchert & Cooper erscheinen uns die Orthacea und Dallmanellacea. Beiden ist die „orthoide" Bauart der Schale eigen, beiden fehlt das Chilidium und bei beiden ist der Anker mit einem „einfachen" Schlossfortsatz versehen (vergl. Abschnitt VI und Textabb. 6 II). Der durchgehend vorhandene Hauptunterschied der beiden untereinander besteht darin, dass die Dalmanellacea eine punktierte Schalensubstanz haben, während die Orthacea keine Poren zeigen. Diese Poren der Dalmanellen sind, wie es R. Kozłowski *(7)* gezeigt hat, prinzipiell von den Scheinporen [vergl. Quenstedt *(8)*] der strophomenoiden Brachiopoden verschieden, wodurch der Gegensatz zwischen der

1) Falls man aber beachtet, dass auch ältere Orthacea (z. B. Billingsellidae) eine *A*-Platte und einige sogar das Chilidium besitzen und in dieser Hinsicht sich den Strophomenacea nähern, so könnte man ohne grosse Bedenken auch die letzteren als Orthoidea betrachten.

orthoiden Bauart einerseits und der strophomenoiden anderseits noch besonders vertieft wird.

Es ergibt sich aber auch, dass alle Plectambonitiden Scheinporen besitzen, so dass sie z. B. in Schliffen von *Leptaena, Rafinesquina* u. a. fast gar nicht zu unterscheiden sind. Ferner wurden bis zur jüngsten Zeit die Plectamboniten (sensu lato) als Rafinesquininen und Strophomeniden betrachtet, und dies in erster Linie wegen ihrer äusseren Gestalt. Mit der Aufstellung der Familie der Plectambonitiden blieb diese Gestalt aber unverändert, und im Zusammenhang mit der strophomenoiden Schalenstruktur ist auch dieses ein unwiderlegbarer Grund, die ganze Gruppe als eine Abteilung der „Protremata Strophomenacea" anzusehen. Demnach sind auch die Plectellinen Strophomenacea.

Bevor wir zum Problem des Plectellinenankers übergehen, um die Stellung dieser Gruppe zu den Clitamboniten zu klären, muss auch die Schalenstruktur der letzteren geklärt werden. Nach A. v. Pahlen (*23*) sollen die „Orthisinen" faserig und nicht punktiert sein. Diese Ansicht ist auch von späteren Autoren vertreten worden. Sie stimmt auch tatsächlich bezüglich *Clitambonites* (s. str.) Pander und *Vellamo* Öpik (1930). Die Arten dieser beiden Gattungen haben eine glatte, warzenlose Innenfläche und ihre Schalensubstanz ist ohne Poren oder Scheinporen, also so, wie es bei den Orthiden, aber auch bei *Kjaerina* und *Hedstrœmina* Bancroft, sowie bei *Ukoa* der Fall ist. Dagegen sind *Gonambonites* Pander, *Estlandia* Schuchert & Cooper, *Kullervo* n. gen. und *Rauna* n. gen. (vergl. am Schluss der vorl. Schrift) alle innerlich gewarzt, und ihre Schalensubstanz zeigt die typischen Scheinporen der strophomenoiden Brachiopoden (Textabb. 5).

In der nachstehenden Abbildung 5 erscheinen die Scheinporen als dichtgestreute eingestochene Punkte, denen Warzen auf der Innenfläche der Schale entsprechen. Nun sind die Clitambonacea zweifellos eine einheitliche Gruppe, deren Vertreter alle ein Chilidium, einen „einfachen" Schlossfortsatz und ein Spondylium haben, und falls der eine Teil von strophomenoider Schalenstruktur ist, so ist damit die Stellung der ganzen Gruppe bestimmt, um so mehr als eine glatte Schale unter den Protremata etwas ganz gewöhnliches ist: man kennt sie bei Orthiden, Strophomeniden, Plectambonitiden (einziger Fall: *Ukoa*) und bei Pen-

tameroidea. Im Vergleich mit den Scheinporen ist also die glatte Schale ein bedeutend weniger spezielles Merkmal. Das



Abb. 5. *Gonambonites (Estlandia) marginatus* (Pahlen), Oberfläche einer Innenschicht der Schale mit Scheinpunkten, ca 15 mal vergrössert. Die obersten Schalenschichten sind entfernt. Ordovizium, Kukrusestufe, Estland, Schieferbruch Kohtla.

Chilidium der Clitambonitiden ist ebenfalls eine strophomenoide Erscheinung, — die Orthoidea sind vorwiegend chilidiumlos. Das Spondylium simplex dagegen ist nur eine Eigentümlichkeit der Clitambonacea. Der „einfache" Schlossfortsatz ist auf den ersten Blick tatsächlich orthoid, — aber dies z. T. nur scheinbar, da die Ausdrücke „einfach" und „doppelt" nur bis zu einem gewissen Grad richtig sind (vergl. Abschnitt VI). Alle übrigen Merkmale der Clitambonitiden sind wie bei den Orthoidea, so auch bei den strophomenoiden Formen vorhanden, — sie sind also nicht entscheidend. Es ist daher genügend Grund vorhanden, die Clitambonitiden oder Clitambonacea von den Orthoidea abzusondern und in die Nähe der Strophomenacea zu stellen. Falls man endlich auch die Plectellinen als Clitambonacea betrachtet [Ch. Sch. & G. A. C. (*19*)], so ist das noch ein unwiderlegbarer Grund mehr die Clitambonacea in die dritte Subordnung zu stellen, da bezüglich der Plectellinen kein Zweifel über ihre Strophomenaceennatur bestehen kann.

Zweifellos sind die Plectellinen und die Clitambonacea schon wegen ihres Ankers und der Schalenstruktur zwei verwandte Brachiopodengruppen. Dem Habitus nach aber sind die Plectellinen vollkommen strophomenoid und haben kein Spondylium. Ausserdem bilden sie einen Teil der nach unserer Meinung einheitlichen Plectambonitidenfamilie und gehören als solche unter die Strophomenacea. Damit sind aber die Clitambonacea von den strikten Strophomenaceen entlastet[1]) und können, frei von den spondyliumlosen Formen, als eine, vorwiegend strophomenoid gebaute, Oberfamilie neben den Strophomenacea bestehen bleiben. Allerdings treten auch hier, unter den Clitambonacea, noch genug spezifisch strophomenoide Erscheinungen auf. Bei *Kullervo* n. gen. ist die Strophomenidenfurche vorhanden, und eine ihrer Arten, die „*Leptaena*" *ornata* Eichwald (30) [Verneuil (*24*), S. 220, Taf. XV, Fig. 8], ist von rafinesquinenartigem Habitus. Bei *Rauna* n. g. erscheinen strophomenoide Runzeln, bei einigen Pander'schen Gonamboniten ist sogar der Schlossrand gezahnt, usw. Über diese Gattungen wird am Schluss dieser Schrift berichtet werden.

Nach allem Angeführten glauben wir annehmen zu dürfen, dass tatsächlich der Subordo Orthoidea, aus den Ortha-

1) Offenbar sind auch die Deltatretidae Clitambonacea, obwohl sie spondyliumlos sind.

cea und Dalmanellacea bestehend, eine natürliche Gruppe ist. Dieser ist eine andere gegenüberzustellen, welche aus den Clitambonacea und den Strophomenacea besteht[1]). Die Plectambonitiden erscheinen hier als echte Strophomenacea, aber mit einem Clitambonitideneinschlag. Als älteste Strophomenacea stehen ja auch die Plectambonitiden (Plectellinen), ihres Ankers wegen, der gemeinschaftlichen Wurzel der Clitambonacea und Strophomenacea am nächsten.

In der folgenden Tabelle sind, der Übersichtlichkeit wegen, nochmals die wichtigsten Klassifikationsmerkmale der besprochenen Gruppen zusammengestellt:

<table>
<tr><td colspan="2">Schale mit Poren</td><td>Schale ohne Poren</td><td colspan="3">Schale mit Scheinporen</td></tr>
<tr><td colspan="3">Anker ohne Chilidium</td><td colspan="3">Anker mit Chilidium</td></tr>
<tr><td colspan="4">Anker mit „einfachem“ Schlossfortsatz</td><td colspan="2">Anker mit doppeltem Schlossfortsatz</td></tr>
<tr><td>Dalmanellacea Ursprünglich ohne Chilidium</td><td colspan="2">Orthacea (Chilidium rückgebildet)</td><td rowspan="2">Clitambonacea</td><td>Plectambonitidae</td><td>Strophomenidae</td></tr>
<tr><td colspan="3" rowspan="2">Orthoidea</td><td colspan="2">Strophomenacea</td></tr>
<tr><td colspan="3">Strophomenoide Bauart</td></tr>
</table>

Das einzige, was den Gegensatz zwischen den Orthoidea und den Protremata von strophomenoider Bauart verringert, ist der „einfache“ Schlossfortsatz, welcher z. T. aus dem Gebiete der Orthoidea in das strophomenoide Nachbarfeld eindringt. Anderseits ist das Chilidium und die Δ-Platte älterer Orthacea ebenfalls als ein mildernder Umstand zu betrachten.

VI. Über den „einfachen“ und den „doppelten“ Schlossfortsatz der Protremata.

Textabb. 6 und Taf. XI, Fig. 45, 46, 47; Taf. XII, Fig. 48, 49; Taf. VI, Fig. 33.

Die Grossgliederung der Protremata in Familien und Superfamilien geschieht auf Grund weniger Merkmale. Die wichtigsten

1) Falls man aber dennoch die Clitamboniten als Orthoidea betrachtet, muss dies dann auch mit den Strophomenacea geschehen. Bei dieser, eigentlich sehr gut durchführbaren Auffassung würden die Protremata nur aus den zwei Subordines Orthoidea und Pentameroidea bestehen.

davon sind: 1) Beschaffenheit der Schalensubstanz — punktiert, scheinpunktiert, glatt; 2) das Fehlen oder Vorhandensein eines Spondyliums; 3) das Vorhandensein oder Fehlen eines Chilidiums; 4) die Art der Ausbildung der Skulptur und der Habitus (besonders die gerunzelte Scheibe und Schleppe) und 5) die Bauart des Schlossfortsatzes, ob „einfach" oder „doppelt". Zum grössten Teil sind es unabhängige Merkmale, d. h. durch das Auftreten irgendeiner Eigenschaft wird nicht unbedingt eine bestimmte andere Eigenschaft hervorgerufen. Ist ein Chilidium vorhanden, so kann z. B. ein einfacher, ein doppelter, ein dreifacher oder überhaupt kein Schlossfortsatz auftreten, und umgekehrt. Dagegen sind die Schleppe und die Scheibe der Strophomenacea voneinander abhängig, — die eine kann nicht ohne die andere existieren. Ganz ebenso verhalten sich die Warzen und Scheinpunkte.

Die Erfahrung zeigt, dass zu den wichtigsten unabhängigen Klassifikationsmerkmalen der Orthoidea und der strophomenoid gebauten Protremata das Chilidium und der Schlossfortsatz gehören, deren Form und Erscheinung verschieden gedeutet werden kann. Diese Schwankungen in den Deutungen beruhen aber vorwiegend auf der Voraussetzung, dass der „einfache" Schlossfortsatz und der „doppelte" nicht unabhängig von anderen Merkmalen sind, sondern dass der erstere unbedingt mit orthoider, der letztere mit strophomenoider Bauart verbunden sein muss. Das Auftreten des „einfachen" Schlossfortsatzes bei den Plectambonitiden und Clitambonacea zeigt aber, dass es in der Tat eine von der Bauart bis zu einem gewissen Grade ganz unabhängige Erscheinung ist.

In erster Linie sind die Kombinationsmöglichkeiten des Schlossfortsatzes durch die bilaterale Symmetrie der Brachiopoden bestimmt, und in zweiter — durch die Veranlagung der orthoiden und strophomenoiden Brachiopoden höchstens einen dreizapfigen Schlossfortsatz zu bilden. Von diesem Standpunkt aus sollen im folgenden die verschiedenen an orthoiden und strophomenoiden Brachiopoden zu beobachtenden Schlossfortsatzformen betrachtet werden.

Terminologisches.

Textabb. 6 I.

Der Schlossfortsatz und die neben ihm gelegenen Gruben (im Bilde treten diese Gruben als schwarze Felder auf) sind die

Haftstellen der öffnenden Muskeln (Diductores) in der Brachialschale. Auch das Chilidium gehört hierzu, da es unter anderem auch als Aussenrand dieser Narben funktioniert. Dieses ganze Gebilde — Chilidium, Schlossfortsatz und Gruben — bezeichnen wir als Anker (Ancora). Dieser Ausdruck ist schon einmal in einem etwas weiteren Sinne von A. Pahlen (*23*) verwendet worden, indem er auch die Crura, die Septen und Zahngruben als Teile seines Ankers bezeichnete. Bei uns aber ist unter „Anker" in erster Linie das Muskelnarbenfeld der Brachialschale zu verstehen, welches hinter der Zahngrubenlinie liegt. Es ist dies das Feld der Öffner, während die Schliessmuskelnarben vor der Zahngrubenlinie liegen. Den Anker kann man auch als die „hinteren Muskelnarben" bezeichnen, während die anderen die „vorderen" sind. Die Zahngrubenlinie, welche die Zahngruben untereinander verbindet, ist ja die Achse, um welche die Schale beim Öffnen und Schliessen sich bewegt. Kontrahieren sich die Ankermuskeln — Öffnermuskeln, Diductores — so wird der Anker herangezogen und die Schale muss sich öffnen.

Textabb. 6 I ist ein hypothetisches Schema eines Ankers oder der Öffnernarben dargestellt. Es sind hier drei gleichstarke Schlossfortsatzzapfen eingezeichnet, welche septenartig das (im Bilde schwarze) hinten mit dem Chilidium umgebene Feld der Öffnernarben in vier gesonderte Gruben oder Narben zerschneiden. Die vier so entstandenen Gruben entsprechen den zwei Paar Öffnermuskeln, da auch in der Pedikelschale diese Muskeln durch zwei Narbenpaare vertreten sind. In unserem hypothetischen Fall sind also die Schlossfortsatzzapfen als Scheidewälle, Septen zwischen den Muskelnarben gedacht. Mehr als drei solcher Septen sind bei den orthoiden und strophomenoiden Brachiopoden überhaupt nicht denkbar, da ein jedes neue Septum einen neuen Muskel bedingen würde. Mehr als 2 Paar von Öffnern kennt man aber bei diesen Brachiopoden nicht.

Es ist jedoch nicht zu erwarten, dass alle drei Septen im Gleichgewicht auftreten werden, obwohl dies auch nicht ganz unmöglich ist. Gewöhnlich werden einige Septen stärker, die anderen schwächer sein (und so ist es auch). Bei den verschiedenen möglichen Schwankungen in dieser Hinsicht bleibt aber bei den Brachiopoden immer die Bilateralität bestehen: erstens weil sie die Grundlage des Brachiopodenbaues ist, und zweitens weil die beiden symmetrisch gestellen Schlosszähne eine gleichartige Belastung

voraussetzen. Demnach ergeben sich aus den drei Schlosszapfen nur die folgenden, bilateral symmetrischen Kombinationen: 1) alle drei im Gleichgewicht (unbekannt); 2) nur der mittlere (a') Zapfen (oder Septum) entwickelt (vorwiegend bei *Orthis*-Arten); 3) nur die Seitenzapfen (a, a) vorhanden (mehrere Rafinesquininen); 4) Mittelzapfen stark, Seitenzapfen schwach, aber beide gleich gross (mehrere Orthoiden, Clitambonitiden, *Palaeostrophomena*); 5) Mittelzapfen schwach, Seitenzapfen stark, aber beide gleich gross (die meisten Strophomeniden); 6) ganz ohne Schlossfortsatz (einige *Orthacea*). Alle diese 6 Fälle werden im folgenden als „Oszillationsformen" bezeichnet, da alle hier möglichen Kombinationen sich im Bereiche der drei Septen oder Zapfen bewegen, und da verschiedene Formen bis zu einem gewissen Grade unabhängig von der Entwickelungsstufe und Abstammung hervorgebracht oder wiederholt werden. Diesen Fällen gegenüber stehen die „Komplikationsformen". Bei diesen sind die drei Zapfen gewöhnlich ganz miteinander und (falls vorhanden) auch mit dem Chilidium, mit den Crura u. s. w. verwachsen. Beispiele für die Komplikationen werden ebenfalls im folgenden angeführt. Leider fehlt es bezüglich dieser Erscheinungen an genügendem Material, und ausserdem ist in den meisten Spezialarbeiten der Schlossfortsatz zu allgemein beschreiben, und die entsprechenden Abbildungen sind immer zu klein und können daher nicht benutzt werden.

Ferner ist als eine relativ einfache Komplikation der Fall anzusehen, wo die Muskelnarben teilweise oder ganz auf die Schlosszapfen übergegangen sind.

Als ein vollständiger wird ein Anker mit Chilidium und wenigstens einem Zapfen des Schlossfortsatzes bezeichnet. Fehlt das Chilidium oder der Schlossfortsatz, dann ist der Anker unvollständig.

Der unvollständige chilidiumlose Anker der Orthoiden.

Textabb. 6 II und Taf. XII, Fig. 48.

Bei den Dalmanellacea und den nachkambrischen Orthacea ist der Anker unvollständig, da bei den Vertretern beider Gruppen das Chilidium nicht vorhanden ist[1]). Der ein-

1) Bei den älteren Orthacea treffen wir die *A*-Platte und das mehr oder weniger entwickelte Chilidium ziemlich häufig, was auf eine, ohnedem zweifellose, Verwandtschaft mit den Strophomenacea hindeutet. Der Anker aber ist bei ihnen entweder ganz ohne Schlossfortsatz, oder dieser ist vorwiegend als ein einfaches Septum entwickelt.

fachste Fall wird durch *Archaeorthis* Schuchert & Cooper 1931 (*Orthis electra* Bill.) und *Glyptorthis insculpta* (Hall) repräsentiert, indem bei diesen Formen ein Schlossfortsatz überhaupt nicht vorhanden ist und der Anker nur aus der drei-

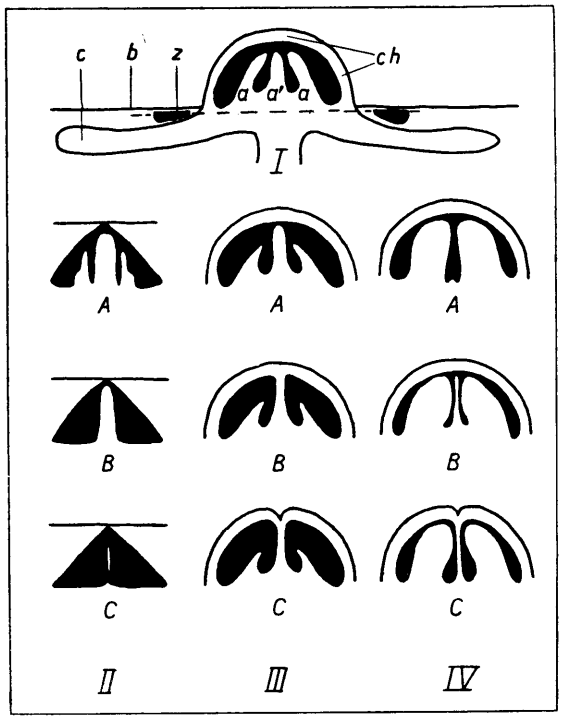


Abb. 6. Die verschiedenen Ankerarten der Orthoiden, Clitambonacea und Strophomenacea, schematisch dargestellt.

I. Der hypothetische vollständige Anker mit den drei gleich starken Schlosszapfen. Hier bedeuten a' — den Mittelzapfen; a, a — die Seitenzapfen; b — Area der Brachialschale; c — Crura; ch — Chilidium; z — Schlosszahngruben; die gestrichelte Linie ist die „Zahngrubenlinie" oder die Schaukelachse der Schale. Das schwarze von a, a' und a durchschnittene Feld ist das Muskelnarbenfeld der Offner. — II. Anker der Orthoiden. C — mit schwach ausgebildetem Mittelzapfen; B — normaler Orthidenanker; A — dreizapfiger Orthidenanker, entspr. Taf. XII, Fig. 48. — III. Clitambonitiden- und Plectambonitidenanker. C — Clitambonitidenanker mit Strophomenidenfurche (bei *Kullervo* n. gen.); B — *Gonambonites*- und *Palaeostrophomena*-Anker; A — *Clitambonites*- (Taf. XI, Fig. 45) Anker. — IV. Strophomenaceenanker. C — Rafinesquininenanker mit Strophomenidenfurche (Taf. XI, Fig. 46); B — dasselbe wie C, aber ohne Furche (Taf. XI, Fig. 47); A — *Strophomena*-Anker. Der Vollständigkeit wegen weisen wir noch auf Taf. VI, Fig. 33 hin, wo der einzapfige *Ingria*-Anker abgebildet ist.

eckigen Grube der gegeneinander unbegrenzten Öffnernarben besteht. Ähnliche Anker, aber z. T. mit Chilidium, sind an den kambrischen Orthacea zu beobachten. Der zweite Fall kann durch das Hervortreten eines schwachen Mittelseptums der Öffnernarben oder des Ankers charakterisiert werden, entsprechend unserem Schema Textabb. 6 IIC. Als Beispiel für diesen, nicht so sehr seltenen Fall können *Orthis Inostrancefi* Wysog. und einige *Platystrophia*-Arten angeführt werden. Am häufigsten ist der Anker bei allen *Orthacea* nach dem Schema Textabb. 6 II B aufgebaut, mit dem einfachen, septumartigen Schlossfortsatz. Oft ist dieser zart und dünn und besteht aus einer aufrechten flachseitigen Platte. Manchmal ist diese Platte aber wellig gebogen oder besteht sogar aus mehreren übereinanderliegenden Falten, wie bei *Orthis kukersiana* Wysog. [A. Öpik (*10*), S. 75, Abb. 8], *Hebertella sinuata*, *Plectorthis fissicosta* u. a. Es ist dies der „crenulierte" Schlossfortsatz bei Hall & Clarke (*25*) und anderen. Immer ist es eine einheitliche, gefaltete Platte, wobei die Falten eine Zahnung vortäuschen.

Endlich erscheint bei vielen Orthacea, ganz unabhängig von Familie, Gattung und sogar Art, seitlich vom Mittelseptum oder Mittelzapfen noch je ein schwacher Fortsatz, so dass der Anker die Form von Textabb. 6 II A erhält. Als Beispiel ist Taf. XII, Fig. 48 *Plaesiomys subquadrata* (Hall) aus dem amerikanischen Ordovizium abgebildet. Ähnliches kommt auch bei *Orthis calligramma*, *Orthis kukersiana*, *Glossorthis* u. a. vor, wobei die Nebenzapfen bei verschiedenen Exemplaren derselben Art verschieden stark sein oder sogar oft fehlen können. Fehlen können sie fast ganz auch bei der *Plaesiomys subquadrata*. Diese Ankerart zeigt, dass die Veranlassung zur Bildung des dreizapfigen Schlossfortsatzes bei den Orthacea stets vorhanden ist, doch kommt sie nicht immer an der Schale zum Vorschein. Ausserdem, erscheinen oder fehlen die Nebenzapfen wiederholt bei verschiedenen Formen einer Reihe und sogar bei verschiedenen Individuen derselben Art ganz zufällig, keiner bestimmten Regel folgend. Von Muskelträgern ist ein derartiges Verhalten nicht zu erwarten.

Die ganze Reihe Textabb. 6 II, das nicht abgebildete Glied ohne Schlossfortsatz mitgerechnet, hat den Schlossfortsatz vorwiegend als Septum und nicht als Haftstelle der Muskeln zustande gebracht. Zweifellos sind die daneben liegenden Gruben als Nar-

ben zu deuten, da sie in der Art ihrer Ausbildung den Schliessmuskelnarben gleichen.

Bei den Dalmanellacea hat sich der Anker in einer anderen Richtung entwickelt. Auch hier ist der Anker unvollständig, chilidiumlos, und die Dreizapfigkeit kommt stets zum Vorschein. Der einfachste Fall wird durch *Paurorthis parva* (Pander 1830) Schuchert & Cooper 1931 vertreten[1]). Wie bei den Orthiden, wird auch hier der Anker durch ein einfaches Septum geteilt. Dieses Septum oder Schlossfortsatz ist aber ganz schwach, kaum merkbar, und bei vielen Exemplaren dieser Art fehlt es fast ganz. Gewöhnlich entspricht der Anker der *Paurorthis parva* dem Schema Textabb. 6 II C. Alle anderen Dalmanellen und Dalmanelliden sind jünger als *Paurorthis parva* und haben einen komplizierten, als Muskelträger ausgebildeten Schlossfortsatz. Es wird die Ankergrube fast ganz von ihm ausgefüllt, und er besteht aus drei zusammengewachsenen Teilen, wodurch er hinten drei- und vorne zweiteilig erscheint. Die in dieser Form zustande gebrachte Dreizapfigkeit bildet für sich Oszillationsformen, doch die Nebenzapfen nehmen an letzteren immer Teil. Einige spätere paläozoische Epigonen (*Rhipidomella*, *Orthotichia*) ahmen vielleicht z. T. die Einfachheit des Orthiden- und *Paurorthis*-Ankers nach, doch ist es offenbar nur äusserlich so, innerlich ist ein sehr komplizierter Bau zu erwarten.

Der Strophomenidenanker.

Textabb. 6 III; Taf. XI, Fig. 46, 47.

Der Strophomenidenanker unterscheidet sich von dem der Orthoidea durch das Chilidium und durch die stärkere Ausbildung der Nebenzapfen, welche über den Mittelzapfen immer dominieren. Die Dreizapfigkeit ist auch hier als Regel vorhan-

1) Nach Sch. & C. 1931 (*19*), S. 243 ist *Paurorthis* „externally *Dalmanella* but impunctate“ und wird zu den Orthinae gestellt. Der Genotyp, *Orthambonites parva* Pander (*26*), ist aber in der Tat sehr schön punktiert, worauf schon Ch. Walcott (*27*) hinweist, indem er über „*Orthis (Dalmanella) parva* and allied punctate orthoids“ Mitteilungen macht. Auch R. Kozłowski (*7*), S. 53 weist auf Poren der *parva* hin. Die Poren erscheinen bei *Paurorthis parva* innerlich stets als eingestochene Punkte, äusserlich gehen sie in kurze, hohlstachelartige Höckerchen über. Solche Höckerchen oder Hohlstacheln sind auch bei gut erhaltenen Exemplaren der *Dalmanella navis* Öpik (*10*) vorhanden, und sind auch bei so mancher anderen, in dieser Hinsicht noch wenig bekannten *Dalmanella*-Art zu erwarten.

den, der allgemein bei den Strophomenacea und Orthoidea vorhandenen, ererbten Veranlagung entsprechend. Der Mittelzapfen (a′) ist klein und, wie bei den Orthoidea, als ein einfaches Septum ausgebildet. Enorm stark sind dagegen die Seitenzapfen, und es steht ausser Zweifel, dass sie als Haftstellen der Muskeln dienten. Die rauhen Zapfenenden von *Leptaena juvenilis* (Taf. XI, Fig. 46) und *Rafinesquina alternata* (Taf. XI, Fig. 47), bei welcher eine besondere runzlige Fläche ausgebildet ist, vergrösserten die Haftfläche ziemlich bedeutend. Die hohen Seitenzapfen konnten auch nach vorne, über die Zahngrubenlinie hinausragen, da der innere Schalenraum sehr eng war. Die Öffner verliefen daher schräg vorwärts, ihre Zugrichtung bildete mit den Haftflächen einen stumpfen Winkel, und die Schalen öffneten sich so weit, bis dieser Winkel gleich 180° wurde. Für *Rafinesquina alternata* kann auch angenommen werden, dass die Muskeln nur eines Öffnerpaares von den Schlosszapfen getragen wurden. Das zweite Paar war vielleicht in den Gruben zwischen den Seitenzapfen, seitlich vom Mittelzapfen a′ befestigt.

Bei den Strophomeniden ist sehr oft der mittlere, septumartige Schlossfortsatz mit dem Chilidium mehr oder weniger verwachsen, wobei gleichzeitig die Verwachsungsstelle am Chilidium äusserlich durch eine aufrecht verlaufende Furche — die Strophomenidenfurche — ausgezeichnet wird (Taf. XI, Fig. 46).

Textabb. 6 IV, A—C sind verschiedene Fälle des Strophomenidenankers schematisch dargestellt. IV C entspricht dem Fall Taf. XI, Fig. 46, wo der Mittelzapfen mit dem Chilidium verwachsen ist, wobei auch die Strophomenidenfurche zustande kommt. IV B zeigt den frei gebliebenen Mittelzapfen, wobei auch das Chilidium furchenlos ist. Die beiden besprochenen Fälle kommen innerhalb einer und derselben Art und sogar bei einem und demselben Individuum vor.

Manchmal nämlich ist das Verwachsen des Mittelzapfens mit dem Chilidium eine gerontische Erscheinung, manchmal aber erscheint sie schon in der Jugend. In diesen Fällen ist die Strophomenidenfurche entweder im älteren oder im später gebildeten Teil des Chilidiums entwickelt. Taf. XI, Fig. 47 z. B. ist die Partie des Chilidiums mit der an seinem oberen Rande gewesenen Strophomenidenfurche abgebrochen. Erhalten ist der jugendliche, erstgebildete Teil des Chilidiums ohne Furche.

Der dritte, ebenfalls häufig vorkommende Fall ist Textabb. 6 IV A dargestellt. Mehrere *Rafinesquina*- und *Strophomena*-Arten, *Actinomena orta* A. Öpik (*10*) u. a., zeigen diese Art des Schlossfortsatzes. Der Mittelzapfen ist hier ganz undeutlich oder er fehlt gänzlich, so dass hier eigentlich nur von einem „doppelten" Schlossfortsatz die Rede sein kann. Aber auch hier ist manchmal (als Relikt) die Strophomenidenfurche vorhanden.

Bei allen eben geschilderten Ankerarten der Strophomeniden sind Oszillationen am Mittelzapfen zu beobachten, da dieser hier orthoid ausgebildet ist und daher eigentlich nur als ein Septum und nicht als Haftstelle der Öffner funktionierte. Die Nebenzapfen haben dagegen einen mehr konstanten Charakter, indem sie als Muskelträger dienten. Aber ihre Stellung, Grösse und Aussehen ist je nach der Art und z. T. nach der Gattung ziemlich verschieden. *Rafinesquina alternata* hat ganz massive Schlossfortsätze, bei den Arten der *Rafinesquina dorsata*-Gruppe sind sie dagegen je einmal faltenartig gebogen [A. Öpik (*10*), S. 184, Abb. 22], so dass ein jeder Zapfen von hinten doppelt, von vorne aber einfach aussieht. Dieser Unterschied beider Gruppen wiederholt sich auch in anderen Eigenschaften, da die Formen der *dorsata*-Gruppe sehr starke Septen und eine im Vergleich zu der *alternata*-Gruppe recht grosse Schleppe haben.

Komplikationen begegnen uns bei den jüngern Vertretern der Strophomenacea, wie *Orthotetes*, *Derbya*, *Meekella* u. a., wo eine mehr oder weniger verwickelte Verschmelzung der Schlosszapfen stattfindet. Zur Illustration können bei Hall & Clarke (*25*) Taf. IX, Fig. 28, Taf. IX A, Fig. 25 — für *Orthotetes*, Taf. X, Fig. 10, 12 — für *Derbya*, Taf. X, Fig. 22 — für *Meekella* dienen. Von diesem Standpunkte aus gesehen gehört auch die *Strophomena planumbona* und ihre Gattungsgenossen gar nicht zu den Orthotetinen, sondern zu den Rafinesquininae, wo sie zusammen mit den Genera *Actinomena*, *Holtedahlina* und *Kjerulfina* eine inverse Gruppe bilden würde. Endlich sei auf den kompliziert gebauten Anker der Productiden hingewiesen, bei denen ebenfalls die Dreizapfigkeit hervorzutreten scheint, doch mehr plectambonitiden- als strophomenidenartig, da ein Chilidium hier fast gar nicht mehr vorhanden ist. Vergl. hierzu H. & C. (*25*), Taf. XVII A, Fig 19.

Der Clitambonitidenanker.

Taf. XI, Fig. 45, Textabb. 6 III.

Der Anker des *Clitambonites maximus* (P a n d e r) [resp. *C. squamatus* (P a h l e n)], Taf. XI, Fig. 45 zeigt ein wohlentwickeltes Chilidium und ähnelt in dieser Hinsicht dem Anker der Strophomeniden. Der Schlossfortsatz ist hier dreizapfig, aber von einer Bauart, wie sie weder bei den O r t h o i d e a, noch bei den Strophomeniden zu finden ist. Der Mittelzapfen ist als eine aufrechte starke Platte ausgebildet (a'). Die Seitenzapfen (a) divergieren scheinbar sehr stark. In der Tat aber laufen sie in der Nabelspitze der Schale zusammen, was besonders beim „a" links gut sichtbar ist. Bei den O r t h o i d e a liegen die Nebenzapfen parallel zum Mittelfortsatz, während bei den Rafinesquininen die Zapfen alle im Nabel zusammenlaufen, wie es bei dem *Clitambonites* der Fall ist.

Dieses letztere ist also, neben dem Chilidium, der zweite strophomenoide Zug der Clitambonitiden. Falls man aber alle drei Anker, Taf. XII, Fig. 48 und Taf. XI, Fig. 45 und 46, 47, nebeneinander stellt, so ist kein Zweifel vorhanden, dass der *Clitambonites*-Anker wenigstens ebenso weit vom orthoiden absteht, wie es mit dem der Strophomeniden der Fall ist. Als Haftflächen der Muskeln sind beim *Clitambonites*-Anker die Flächen anzunehmen, welche durch je einen Seitenzapfen und je eine Seitenfläche des Mittelzapfens gebildet werden.

Dieser dreizapfige Anker wiederholt sich in verschiedenen, wenig voneinander abweichenden Modifikationen bei allen Clitambonitidengruppen, wie *Vellamo*, *Gonambonites*, *Estlandia pyrum* u. a.

Wo man grössere Abweichungen von der Grundform vor sich hat, da sind es wieder strophomenoide Erscheinungen, wie die Furche am Chilidium. Textabb. 6 III sind die Hauptfälle des Clitambonitenankers dargestellt. III A ist der einfachste, bei Taf. XI, Fig. 45 besprochene Fall. III B, das Zusammenwachsen des Mittelzapfens mit dem Chilidium zeigend, kommt bei allen „*Gonambonites*"-Arten und einigen *Vellamo*- und *Kullervo*-Formen vor. Der Fall III C ist bis jetzt nur an einer neuen *Kullervo*-Art beobachtet worden. Es erscheint hier eine regelrechte Strophomenidenfurche (über *Kullervo* n. gen. siehe weiter). Endlich liegt uns noch bei einer vorläufig unbeschriebenen *Vellamo*-Art aus Vasalemma D_3, Estland, ein Anker ganz ohne Schlossfortsatz, aber mit Chilidium vor.

Der Plectambonitidenanker.

Taf. VI, Fig. 33; Taf. XII, Fig. 49; Textabb. 6 III B (teilweise).

Zur Bildung eines dreizapfigen Schlossfortsatzes sind auch die Plectambonitidae veranlagt. Bei den Plectellinen ist er von Holtedahl (*1*) an der *Palaeostrophomena* nachgewiesen worden (Taf. XII, Fig. 49). Der mittlere Zapfen ist bei dieser Art mit dem Chilidium verwachsen, während die schwächer ausgebildeten Seitenzapfen in der Richtung der Nabelspitze konvergieren. Textabb. 6 III B entspricht ganz diesem Fall. Die *Palaeostrophomena* hat also in dieser Hinsicht Ähnlichkeit mit dem *Gonambonites*. Dennoch besteht zwischen den beiden ein bedeutender Unterschied. Bei *Palaeostrophomena* liegt die Innenfläche des Ankers flach horizontal, während sie bei *Gonambonites* gewöhnlich steil zum Schalenrand gestellt ist. Bei *Ingria*, Taf. VI, Fig. 33, sind die Nebenzapfen nicht ausgebildet, und dies wohl deshalb, weil der Mittelzapfen sehr kräftig ist und den Ankerraum fast ganz ausfüllt. Die Muskelnarben sind als eine enge, hufeisenförmige Vertiefung ausgebildet, welche den Schlossfortsatz hinten umgibt. Ähnlich ist es auch bei *Ahtiella* und *Plectella* der Fall.

Über den Bau des Schlossfortsatzes bei Plectambonitinen und Sowerbyellinen sind Angaben bei A. Öpik (*10*), S. 129 und 155 zu finden. Es ist anzunehmen, dass der Schlossfortsatz bei diesen Formen ursprünglich dreizapfig ist, wobei die Zapfen untereinander mehr oder weniger zum Muskelträger verwachsen sind. Der Ankerraum ist dabei ganz von der Basis des komplizierten Schlossfortsatzes ausgefüllt, so dass die Muskeln unmittelbar an den Schlossfortsatz befestigt waren. Es waren aber ihrer dennoch 2 Paar vorhanden, wie aus den entsprechenden Narben in der Pedikelschale zu schliessen ist (Taf. XII, Fig. 51). Ferner erscheint bei diesen beiden Gruppen der Plectambonitiden noch ein mehr oder weniger unvollständiges Chilidium. Die Komplikation des Schlossfortsatzes bei den Sowerbyellen und *Plectambonites* ist unabhängig voneinander entstanden, da beide als zwei verschiedene Zweige der Plectambonitiden sich von den Plectellinen abgespaltet haben.

Einige Aussichten für die Systematik.

Ein wesentliches Ergebnis aus den vorstehenden Ankerstudien ist, dass die Ausdrücke „einfacher“ und „doppelter“ Schloss-

fortsatz konventionell sind, und dass es tatsächlich sich um verschiedene Modifikationen eines ursprünglich dreizapfigen Gebildes handelt. Oben wurde auch die Zusammenstellung der in der Natur allein möglichen einfachen, durch die Bilateralität der Brachiopoden bestimmten Formen gegeben. Die Zahl dieser Formen beträgt 6, wobei nur ein Fall bisher nicht belegt ist. Unter den orthoiden und strophomenoiden Brachiopoden gibt es aber mehr als 6 (resp. 5) systematische Einheiten höherer Ordnung. Mehrere haben einen komplizierten Anker und sind daher über die Grenzen der „sechs" hinausgeschritten. Bei den anderen aber bleibt die Wahl nur unter 5 Möglichkeiten übrig, und daher müssen einige dieser Ankertypen in ihren Hauptzügen bei verschiedenen Gruppen unabhängig voneinander auftauchen. Beim Auftreten gleichgebauter Anker wird allerdings auch der Verwandtschaftsgrad massgebend sein. Der fast gleiche Anker bei den Clitambonacea und den Plectambonitiden (Plectellinae) kann auf diese Art erklärt werden, da beide Gruppen strophomenoid und daher verwandt sind.

Die Plectambonitiden stehen den Strophomeniden näher als die Clitambonacea, aber ihre Stellung zwischen der „Gonambonites"- Gruppe und den Strophomeniden ist sicherlich durch gemeinschaftliche Ahnen bedingt. Ferner hat der Anker der Clitambonitiden mit demjenigen der späteren chilidiumlosen Orthoidea sehr wenig zu tun. Aber auch falls man sogar Taf. XI, Fig. 45 das systematisch äusserst wichtige Chilidium nicht berücksichtigt und nur die Schlossfortsätze des *Clitambonites* mit denen der *Plaesiomys* Taf. XII, Fig. 48 vergleicht, werden tiefe Unterschiede zwischen den beiden bestehen bleiben. Allerdings sind beide dreizapfig, aber die Dreizapfigkeit ist eine ererbte Ureigenschaft der Protremata und nicht nur der Orthoidea. Immerhin, als echte Protremata sind die Orthacea und Clitambonacea gleichen Ursprungs, da die älteren Orthoidea, mit Chilidium und Δ-Platte versehen, ziemlich clitambonitenartig aussehen.

Es sind aber auch unter den Orthoidea Formen vorhanden, die vorläufig noch nicht gut zu erklären sind. Es sind dies *Productorthis* und *Nicolella*, bei denen ein relativ komplizierter Schlossfortsatz und ein Chilidium ausgebildet sind. Es handelt sich hier zweifellos um orthoide Genera, die auch in den übrigen Eigenschaften gut zueinander passen. Das Chilidium hier kann als eine Erbschaft von den kambrischen Orthacea betrachtet werden. Es

scheint daher zweckmässig, die *Nicolella* ebenfalls unter die Productorthinae einzureihen, um so mehr als *Panderina* Sch. und C. (19), welche fast ganz eine *Nicolella* ist, dort schon untergebracht ist. Eine ähnliche Anordnung ist auch schon bei Wysogorski (82) zu finden.

Unter die Orthoidea wurden von Ch. Schuchert & A. G. Cooper (*19*) auch die Porambonitidae und Lycophoriidae gestellt. Was man gegenwärtig von diesen beiden Gruppen kennt, hat offenbar mit den Orthoidea (auch im weiteren, von den Autoren gegebenen Sinn des Subordo) sehr wenig zu tun. Die Autoren weisen aber vorläufig darauf hin, dass „the younger characters are obscured by older secondary shell deposits".

Der Versuch die Dalmanellen [A. Öpik (*10*)] den Strophomenacea unterzuordnen ist als nicht geglückt zu betrachten. Der Hauptgrund dafür — der dreifache Schlossfortsatz — ist ja eine allgemeine Eigenschaft des ganzen Ordo Protremata.

Die Notwendigkeit auch die Strophomenacea neu zu ordnen liegt auf der Hand. „Arrangement not yet satisfactory", meinen hierüber Ch. Schuchert & Ch. Levene (*22*). Wo in der vorliegenden Schrift von den Strophomenidae die Rede ist, werden darunter nur Rafinesquininae, Orthotetinae und Davidsoniinae (Tropidoleptinae haben echte Poren!) gemeint. Die Triplesiinae sind als unabhängige Familie der Triplesiidae aus den Strophomeniden auszuscheiden, und es ist noch sehr fraglich, ob es Strophomenacea sind. Die anderen „Strophomenacea" sind wohl nicht mehr in diese Oberfamilie zu stellen.

Über die Abstammung der einzelnen Gruppen kann hier nur weniges hinzugefügt werden. Die alte orthoide *Billingsella* steht dem Ursprung der Orthacea, der Clitambonacea und vielleicht der Strophomenacea relativ nahe, aber als Ahne der Strophomenacea und Clitambonacea kann sie wohl nicht gelten. In dieser Hinsicht wird erst die Entdeckung kambrischer strophomenoider Brachiopoden die nötige Klärung bringen können, unter denen auch die Vorfahren der gezahnten *Ingria* und *Plectella* zu suchen sind. Die Clitambonitidae, die Plectambonitidae und die Strophomenidae, soweit wir sie gegenwärtig kennen, verlaufen zu allen Zeiten parallel zueinander, — die älteren, zusammenlaufenden Teile dieser Zweige sind uns vorläufig noch unbekannt.

VII. Vorläufige Mitteilung über neue Clitambonitiden.

Gen. *Kullervo* n. gen.

Genotyp: *Gonambonites Panderi* Öpik (*10*), S. 234, Taf. XIX, Fig. 228; Taf. XXI, Fig. 260. Bis jetzt waren von dieser Art nur Brachialschalen bekannt, welche provisorisch als *Gonambonites* bezeichnet wurden. Gegenwärtig liegen auch Pedikelschalen vor. Als Unterschied gegenüber anderen Gattungen erscheinen hier im Spondylium auf der Muskelnarbenseite in der Mitte zwei Leisten, welche sich am Nabel zu einem Tubus vereinigen. Die Skulptur ist auch eigenartig, indem hier besonders starke Querriefen hervortreten, welche z. B. bei der Art *ornata* Eichw. den Längsrippen an Stärke gleich werden.

Zu dieser Gattung sind zu rechnen *Orthisina complectens* Wiman (*29*) aus dem *Leptaena*-Kalk-Geschiebe Ölands und aus dem Lyckholm-Kalk von Estland (ein Exemplar im Geol. Institut Berlin); *„Gonambonites" complectens* A. Öpik 1930 S. 218, (non Wiman) = *Kullervo* n. sp. aus der ordovizischen Kukrusestufe Estlands; *Leptaena ornata* Eichwald 1840 (*30*), abgebildet von Verneuil (*24*). Diese hat eine konkave Brachialschale und ist dadurch sehr von den anderen verschieden. Mittelordovizium des Ostbaltikums.

Gen. *Rauna* n. gen.

Taf. IV, Fig. 29, 30; Taf. VIII, Fig. 33.

Genotyp: *Orthisina? Yanischewskyi* Lessnikow 1924 (*31*), S. 153, Taf. IV, Fig. 6—8.

Als wichtigstes Merkmal dieser Gattung ist die eigenartige Skulptur anzusehen. Bei einer Form dieser Gattung sind am hinteren Schalenrande strophomenidenartige Runzeln ausgebildet. Im Innenbau haben die Vertreter dieser Gattung viele Beziehungen zu *Estlandia marginata*. Möglicherweise ist zu dieser Gattung auch die *Strophomena aequistriata* Gagel zu rechnen.

Vorkommen: die Vertreter der Gattung kommen vor vom Megalaspiskalk bis zu dem unteren Echinosphaeritenkalk Estlands und des Ostbaltikums.

Endlich soll hier kurz erwähnt werden, dass bei einigen Formen der *Gonambonites planus*-Gruppe der Schlossrand gezahnt

ist und auf den Areas *Ingria*-artige strahlige Positionsstreifen der Schlossrandzähne hervortreten. Es ist also bei den Clitambonacea noch ein strophomenoides Merkmal hinzugekommen.

Anmerkung zu S. 35—36.

Während der Drucklegung der vorl. Schrift gelang es die Originale zu *Strophomena concava* Fr. Schmidt aufzufinden. Es ist dies eine inverse Form der Plectambonitinae, also nach Art und Gattung von „*Palaeostrophomena concava*" bei Holtedahl (*1*) ganz verschieden. Näheres darüber und über einige Plectellinen (besonders *Plectella*) soll in einer späteren Abhandlung mitgeteilt werden.

TAFELN.

Tafel I.

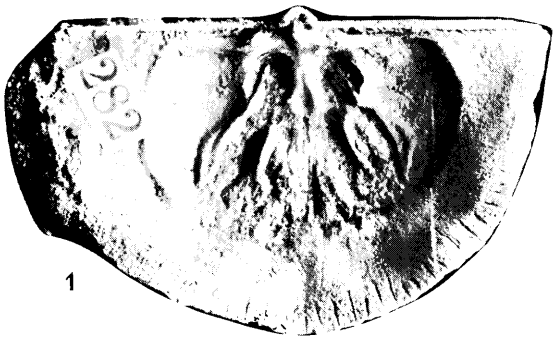
Alles × 2,6 der nat. Grösse.

1—4. *Ingria pakriana* n. sp. Fig. 1, 2 und 4 stammen aus dem Rogö-Kalksandstein B$_{III\beta}$, 1 und 4 — von der Halbinsel Paldiski, 2 — von der Insel Klein-Rogö, Estland.

1. Holotyp. Brachialschale, Schlossrand deutlich gezahnt. — 2. Eine plattgedrückte Brachialschale. — 3. Pedikelschale mit beschädigten Muskelnarben und gezahntem Schlossrand. — 4. Pedikelschale aus dem Vaginatenkalk B$_{III\gamma}$ von Iru. Vergl. Textabb. 2, Taf. II, Fig. 7—9 und Taf. VI, Fig. 33 . . . . . S. 23

5. *Ingria* sp. *a* aff. *nefedyevi* (E i c h w.), eine Pedikelschale aus dem Rogö-Kalksandstein von Paldiski, Estland . . . . . S. 21

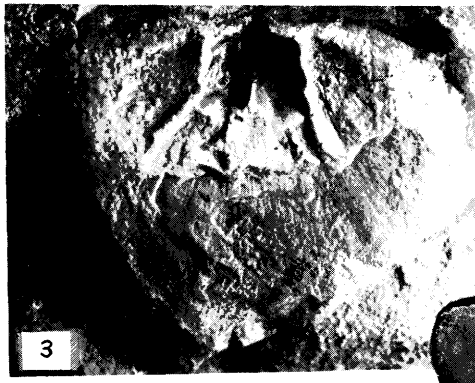
6. *Ingria* sp. *b* aff. *pakriana* n. sp., eine etwas abgenutzte Pedikelschale von der Insel Klein-Rogö, Rogö-Kalksandstein B$_{III\beta}$ . . . . . S. 29



1



2



3



4

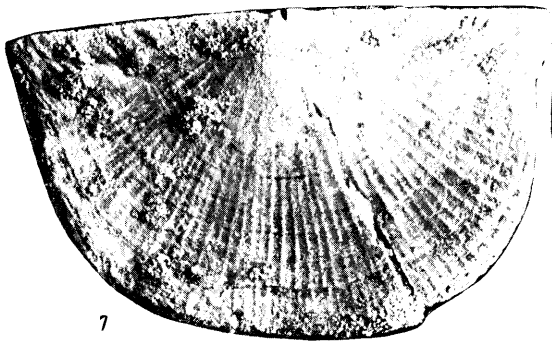


5

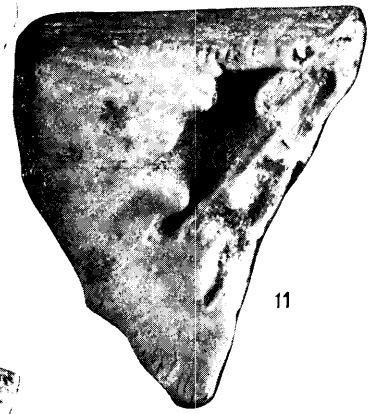


6

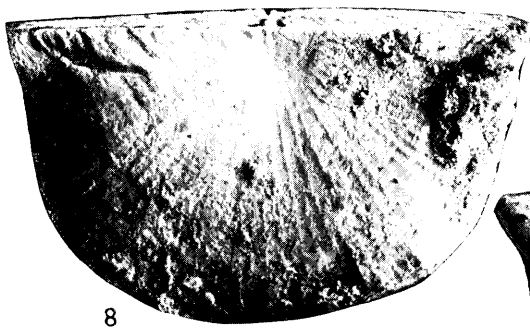
Photo A. Ö.



7



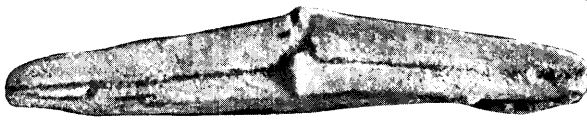
11



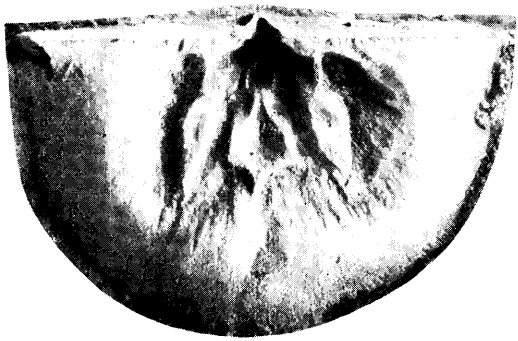
8



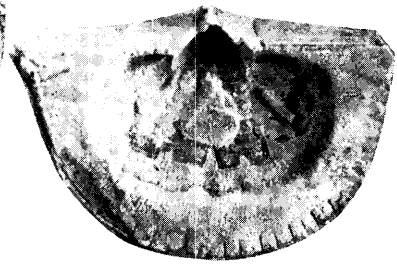
12



9



10



13

Photo A. Ö.

Tafel II.

Alles ca × 2,6 der nat. Grösse.

7—9. Ein und dasselbe ganze Exemplar von *Ingria pakriana* n. sp. in verschiedenen Stellungen. Rogö-Kalksandstein, Halbinsel Paldiski, Estland. Dasselbe Exemplar Textabb. 1 A. Vergl. auch Taf. I, Fig. 1—4, Taf. VI, Fig. 33 . . . . . S. 23

10, 11. *Ingria expressa* n. sp.

10. Holotyp, eine Pedikelschale aus dem Vaginatenkalk $B_{III\gamma}$ von Iru, Estland. Schlossrand gezahnt. — 11. Fragment einer gerontischen Pedikelschale aus dem Rogö-Kalksandstein $B_{III\beta}$ von Paldiski, Estland. Vergl. Textabb. 2 . . . . . S. 29

12. *Ahtiella baltica* n. sp., das Innere einer Pedikelschale aus dem Rogö-Kalksandstein $B_{III\gamma}$ der Insel Klein-Rogö. Dasselbe Exemplar Textabb. 1 E″. Vergl. auch Taf. V, Fig. ohne Nummer . . . . . S. 42

13. *Ingria* sp. *c* aff. *expressa* n. sp., eine Pedikelschale aus dem Megalaspiskalk $B_{II\beta}$ der Insel Klein-Rogö . . . . . S. 31

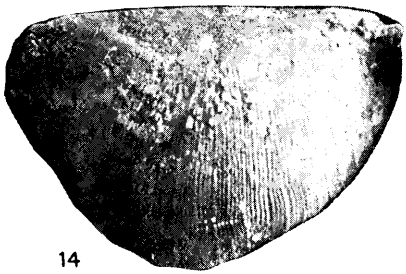
Tafel III.

14—21. *Ahtiella lirata* n. sp., alles aus Tsitri, Estand, unterste C_1-Schichten.

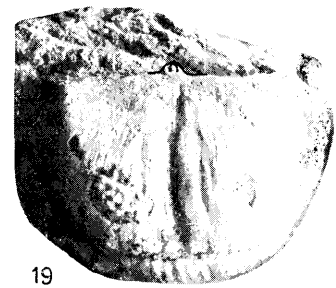
14—15. Eine allseitig auspräparierte ganze Schale, 14 — von der dorsalen Seite, 2,8 mal vergr., 15 — von der ventralen, 2,4 mal vergr. Dasselbe Exemplar Taf. VIII, Fig. 36, 37 und Textabb. 1 B. — 16—18. Holotyp. 16 — Dorsalansicht, × 2,8; 17 — Scheibenansicht, × 2,4; 18 — Hintenansicht, × 2,8. Dasselbe Exemplar Taf. V, Fig. 31 und Textabb. 1 C. — 19. Das Innere einer Brachialschale, Steinkern, × 2,5. Dasselbe Exemplar Textabb. 2 D. — 20. Das Innere einer Pedikelschale, × 2,5. Dasselbe Exemplar Textabb. 1 D. — 21. Eine z. T. abgeblätterte Pedikelschale von innen, × 2,5 . . . . . S. 39

22, 23. *Ahtiella* sp. *a* aff. *baltica* . . . . . S. 44

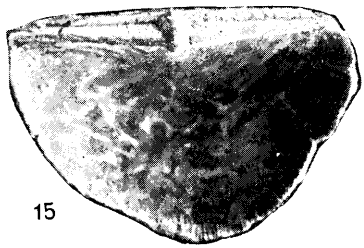
22 — Scheibenansicht, × 2,8; 23 — Ventralansicht, × 2,5. Dasselbe Exemplar Textabb. 1 F und Textabb. 3. Rogö-Kalksandstein B$_{III}\beta$ von Paldiski.



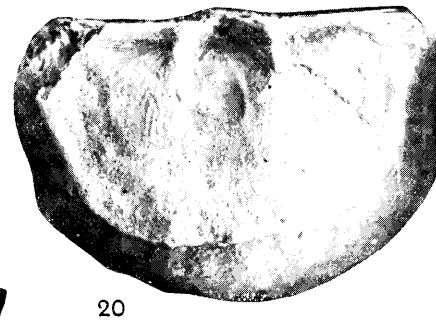
14



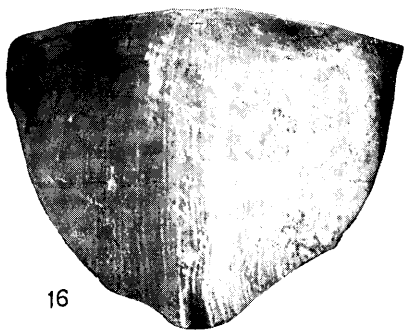
19



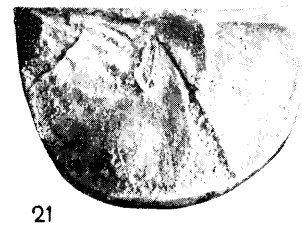
15



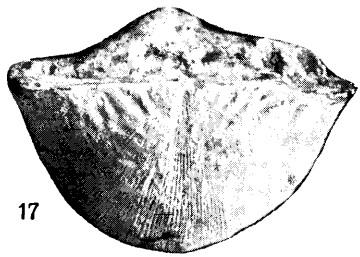
20



16



21



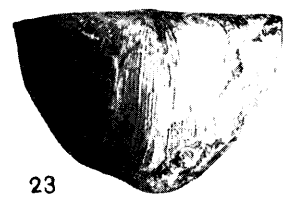
17



22



18



23

Photo A. Ö.

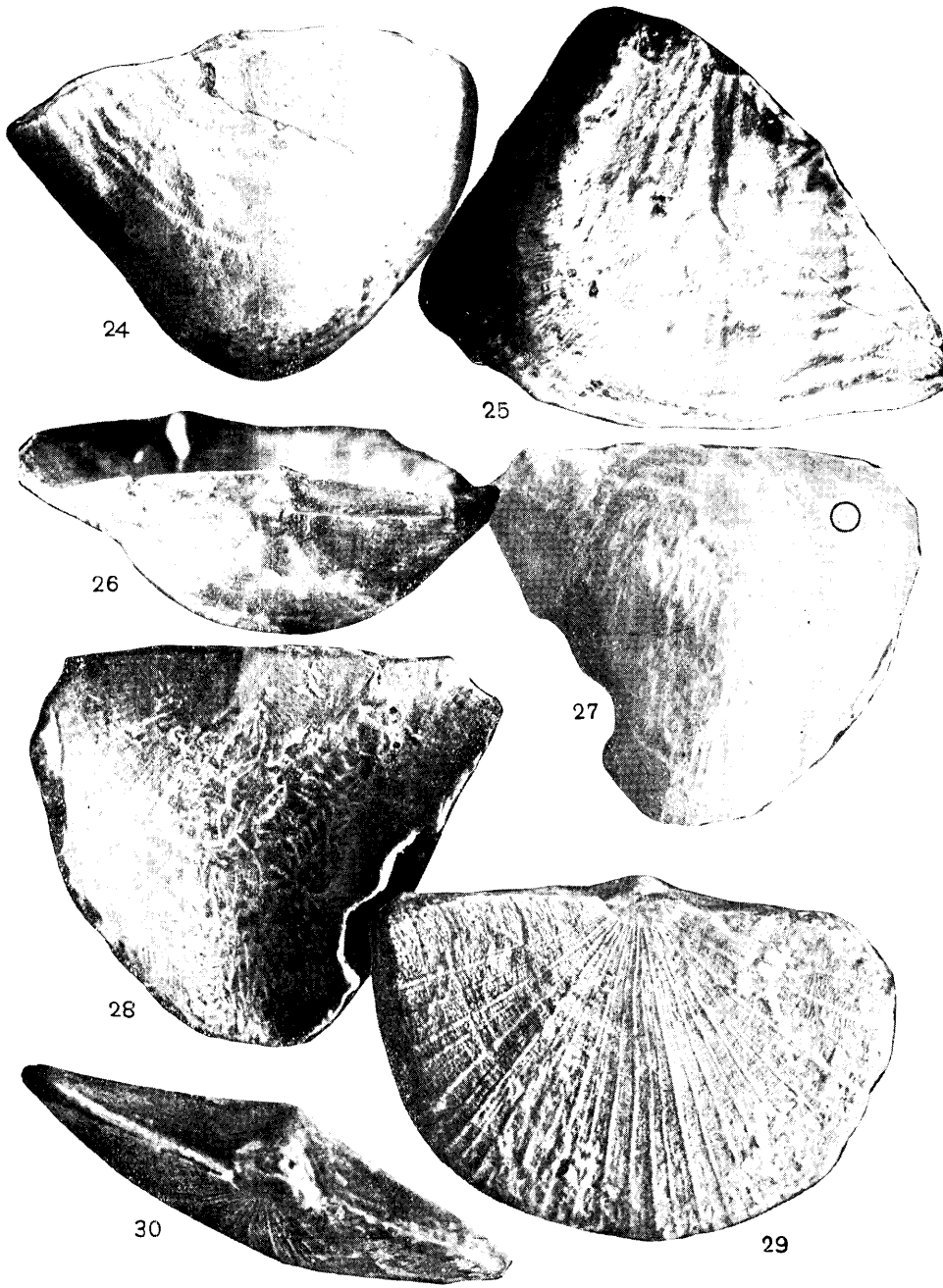


Photo A. Ö.

Tafel IV.

24, 25. *Palaeostrophomena concava* Holtedahl,? unterster Echinosphaeritenkalk C_1, Estland, beides × 2,5 . . . . . S. 36

24. Dorsalansicht. Dasselbe Exemplar Textabb. 1 G. — 25. Innenfläche der Brachialschale (einfacher Schlossfortsatz und Chilidium!). Dieselbe Art Taf. XII, Fig. 49, 50.

26—28. *Ukoa ornata*, n. g. n. sp., unterster Echinosphaeritenkalk C_1, Tsitri, Estland. Verschiedene Ansichten desselben Exemplares (Holotyp) . . S. 33

Der schwarze Ring bei Fig. 27 rechts oben entspricht Taf. VIII, Fig. 35. Dasselbe Exemplar Textabb. 1 H.

29, 30. *Rauna yanischevskyi* (Lessnikov), n. gen., Megalaspiskalk $B_{II\gamma}$, Vaila, Estland, × 2,5 . . . . . S. 70

Zwei Ansichten desselben Exemplares. Dasselbe Exemplar Taf. VIII, Fig. 38.

Tafel V.

Ohne Nummer (oben). *Ahtiella baltica* n. sp., Holotyp, × 6. Rogö-Kalksandstein Bıllβ der Halbinsel Paldiski. Dasselbe Exemplar Textabb. 1 E . S. 42

31. *Ahtiella lirata,* Holotyp, × 6. Die Scheinpunkte treten hier besonders gut hervor. Dasselbe Exemplar Taf. III, Fig. 16—18 . . . . . S. 39

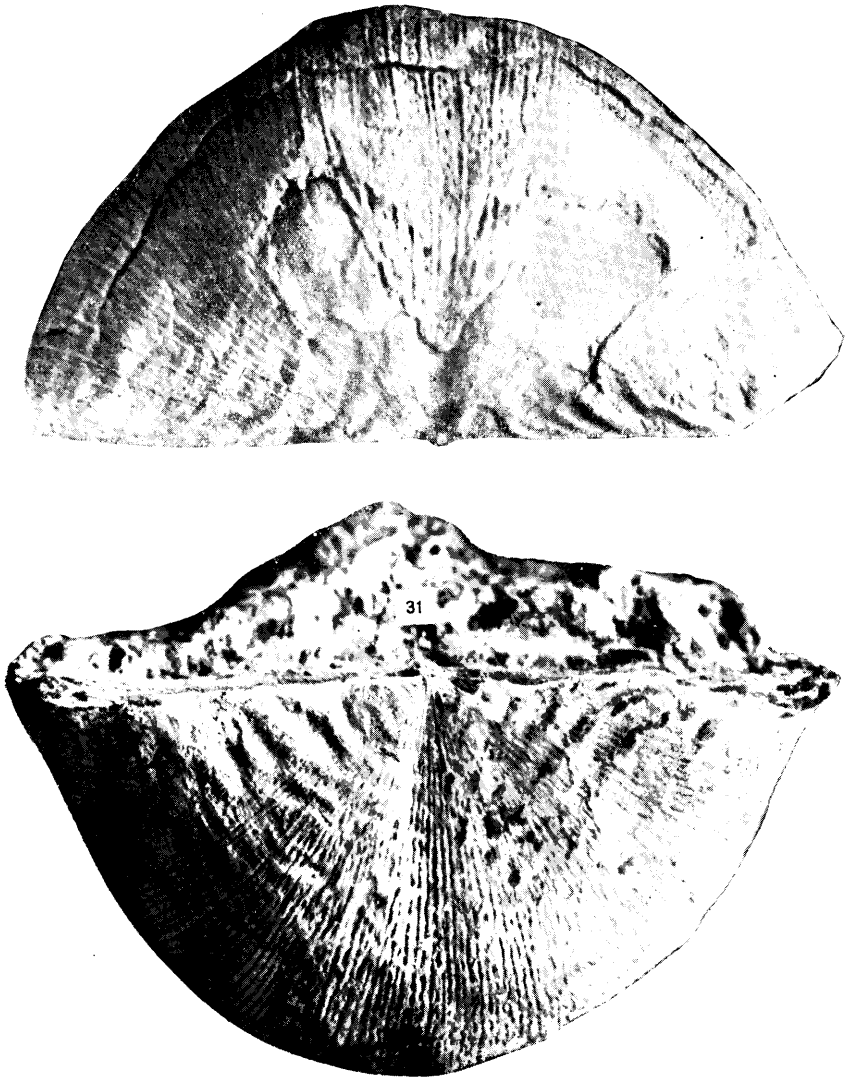


Photo A. Ö.





Photo A. Ö.

Tafel VI.

32. *Ingria nefedyevi* (Eichwald), × 10 . . . . . S. 17

Brachialschale aus dem Expansuskalk von Iswos am Wolchow, Russland. Dieselbe Art Taf. VII und Taf. X, Fig. 41, 43, 44.

33. *Ingria pakriana*, × 10, den gezahnten Schlossrand zeigend . . . . . S. 25

Dasselbe Exemplar Textabb. 2 E.

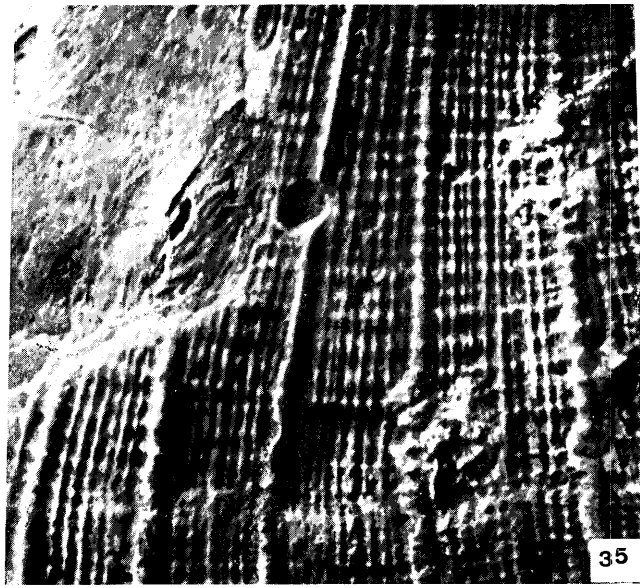
Tafel VII.

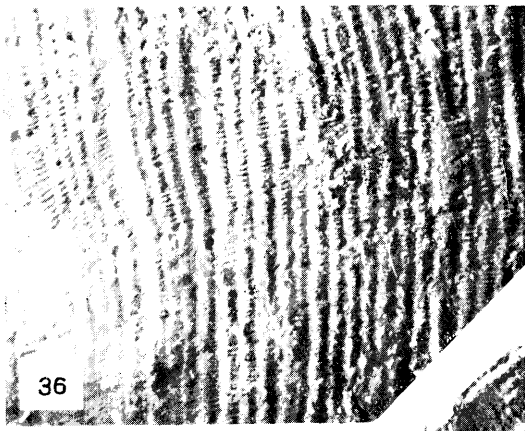
Fig. 34. *Ingria nefedyevi* (Eichwald) . . . . . S. 20

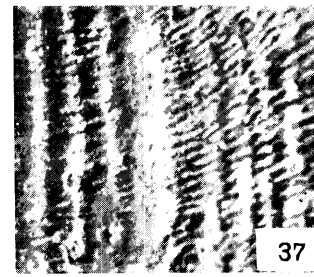
Hinterer Schalenteil einer Pedikelschale von Iswos am Wolchow, Russland, die Skulptur der Oberfläche zeigend. Ca × 17. Dieselbe Art Taf. X, Fig. 41, 43, 44; Taf. VI, Fig. 32.



Photo A. Ö.







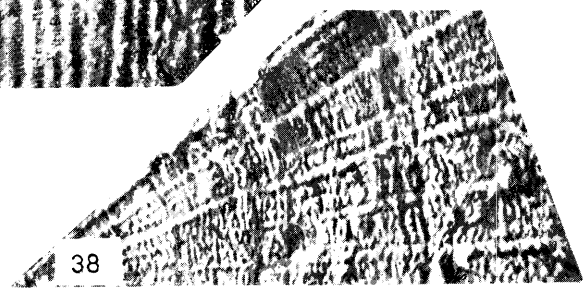


Photo A. Ö.

Tafel VIII.

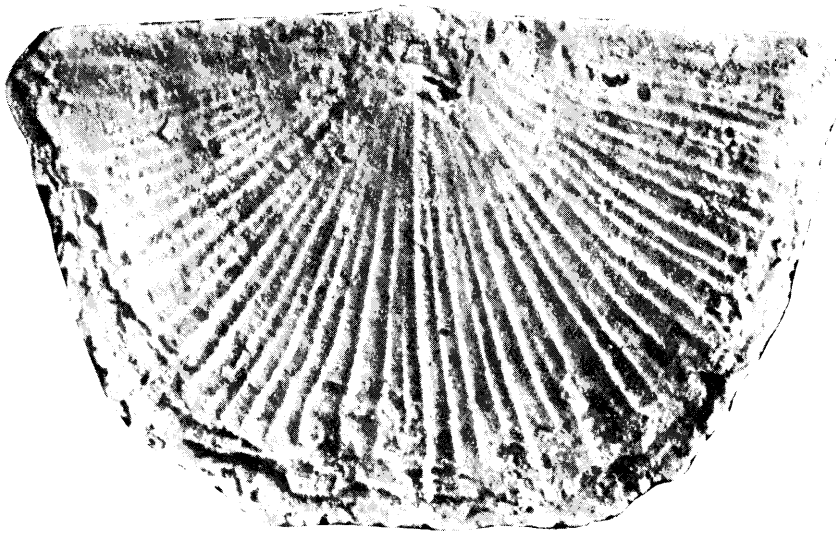
35. *Ukoa ornata*, Schalenskulptur, ca × 23. Dasselbe Exemplar Taf. IV, Fig. 27 . . . . . S. 33

36, 37. *Ahtiella lirata*, Schalenskulptur. 36 — ca × 10; 37 — × 25. Vergl. Taf. III, Fig. 14 . . . . . S. 39

38. *Rauna yanischewskyi*, Schalenskulptur, ca × 8. Vergl. Taf. IV, Fig. 29. S. 70

Tafel IX.

39, 40. *Ingria aka* n. sp., Holotyp, ca × 5 . . . . . S. 32
Zwei verschiedene Ansichten desselben Exemplares.



39



40

Photo A. Ö.

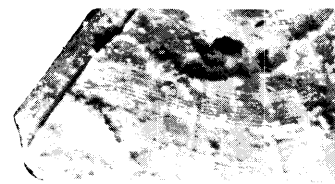




42



43



44

Photo A. Ö.

Tafel X.

41. *Ingria nefedyevi* (Eichwald) . . . . . S. 19

Das Innere einer Pedikelschale aus dem Megalaspiskalk $B_{II\beta}$ vom Jägala-Wasserfall, Estland, ca × 9. Vergl. Taf. VII, Fig. 34 und Taf. VI, Fig. 32.

42. *Ingria flabellum* n. sp., Holotyp, ca × 3 . . . . . S. 22

43, 44. *Ingria nefedyevi* (Eichw.) . . . . . S. 17

Ganzes Exemplar aus dem Megalaspiskalk von Paldiski, Estland. Fig. 43 — × 2,8; Fig. 44 — ca × 6. Vergl. Taf. VII und Taf. VI, Fig. 32.

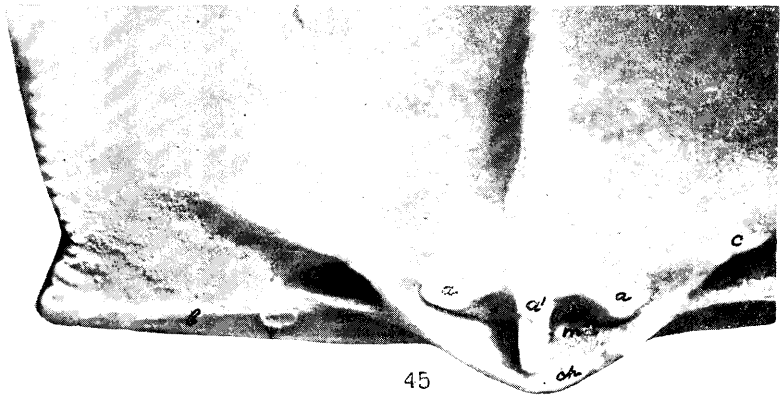
Tafel XI.

45. *Clitambonites maximus* (Pander) [*squamatus* (Pahlen)], Schlossrand und Anker, × 6 [Exemplar Nr. 200 aus A. Öpik (*10*), Taf. XVII] . . . . S. 66

46. *Leptaena juvenilis* Öpik, Anker, ca × 20 [Exemplar Nr. 144 aus A. Öpik (*10*), Taf. XII] . . . . . S. 63

47. *Rafinesquina* aff. *alternata*, Ordovizium von N.-Amerika, Cincinnati, Ohio, Anker, × 9. Der rechte Zapfen trägt einen Bryozoenüberzug . S. 63

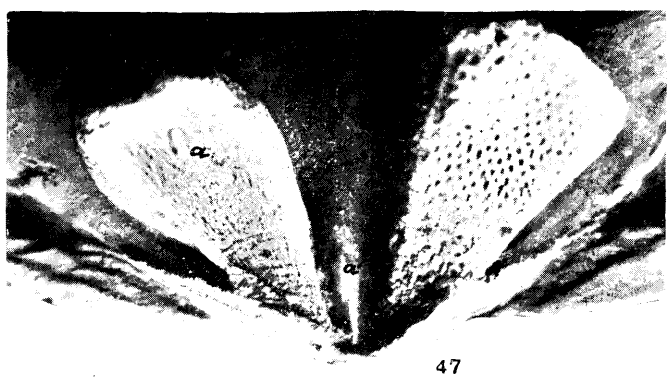
a, a — Nebenzapfen, a′ — Mittelzapfen des Schlossfortsatzes; b — Area; ch — Chilidium; c — Crura; z — Zahngruben; m — Muskelnarbe der Öffner.



45



46

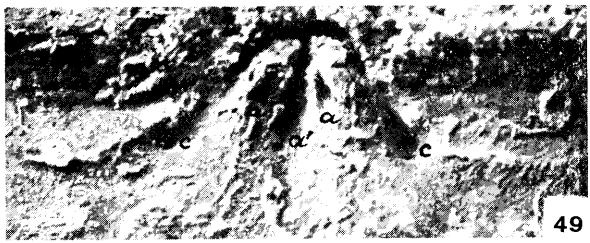


47

Photo A. Ö.



48



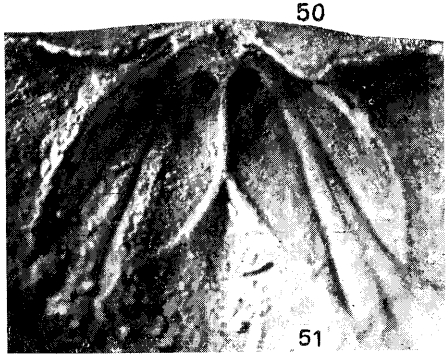
49



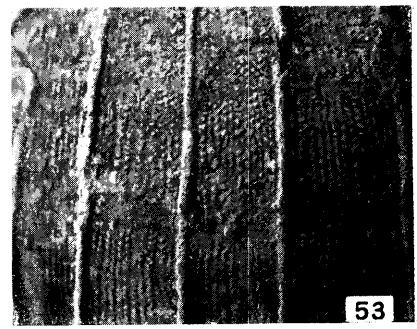
50



52



51



53

Photo A. Ö.

Tafel XII.

48. *Plaesiomys subquadrata* (Hall), Anker, × 9. Aus dem Ordovizium (Richmond) von N.-Amerika, Ohio. Der obere, gefaltete Teil des Schlossfortsatzes ist abgebrochen . . . . . S. 60

49. *Palaeostrophomena concava* Holtedahl, Anker, × 9. Es ist das Exemplar aus Holtedahl (*1*), Taf. VII, Fig. 2 . . . . . S. 36, 67

50. *Palaeostrophomena concava* Holtedahl, Schalenskulptur und -struktur, × 9. Holtedahl (*1*), Taf. VII, Fig. 1 . . . . . S. 36

51. *Sowerbyella* n. sp. aff. *sericea* A. Öpik (*10*), S. 147, die Muskelnarben einer Pedikelschale aus Uksnurme, D_3, Estland, × 9 . . . . . S. 15

52, 53. *Plectella* cf. *extensa* (Lamanski), Hintenansicht und Skulptur, beides × 9. Bei Fig. 52 ist die gefiederte Areastreifung zu beachten. $B_{1}\beta$ (*Megalaspides-* oder *primigenus*-Zone), Umgebung von Leningrad. Aus den Sammlungen des Geol. Instituts der Universität Berlin . . . . S. 11, 16

Erschienen am 15. November 1932.

EINIGE BEMERKUNGEN ÜBER VIERPUNKTAXIOME

VON

J. NUUT

TARTU 1932

K. Mattiesens Buchdruckerei Ant.-Ges., Tartu 1932.

In seiner Abhandlung über die Grundlagen der Geometrie „*Geomeetria alused*“ [1]) entwickelt Prof. J. Sarv ein System, in welchem u. a. der Begriff der Geraden aus dem Fundamentalbegriff „zwischen“ mit Hilfe von 7 linearen Axiomen abgeleitet wird. Diese Axiome werden meines Erachtens einer Analyse besser zugänglich, wenn man ihren Inhalt in symbolischer Schreibweise präzisiert. Ich schreibe $a \vee bc$ für die Aussage „der Punkt a liegt zwischen dem Punkte b und dem Punkte c“ und schreibe andrerseits $a \wedge bc$ für die kontradiktorisch entgegengesetzte Aussage „der Punkt a liegt nicht zwischen dem Punkte b und dem Punkte c“; hierbei ist zu beachten, dass die letztgenannte Nichtzwischenlage sowohl dadurch zustande kommen kann, dass a nicht der Strecke bc, als auch dadurch, dass a überhaupt nicht der Geraden bc angehört. Unter Beibehaltung der von J. Sarv verwendeten Numeration lassen sich dann die erwähnten 7 Axiome sinngemäss etwa folgendermassen wiedergeben:

II. Bei vorgegebenen a, b existiert stets c so, dass $b \vee ca$ gilt.

III. Wenn $b \vee ca$, so auch $b \vee ac$.

IV. Wenn $b \vee ac$, so $c \wedge ab$.

V. Wenn $b \vee ac$ und $c \vee ad$, so besteht $c \vee bd$.

VI. Wenn $b \vee ac$ und $c \vee bd$, so besteht $c \vee ad$.

VII. Wenn $b \vee ac$ und $b \vee ad$, dabei noch $c \wedge bd$, so besteht $d \vee bc$.

VIII. Wenn $b \vee ad$ und $c \vee ad$, dabei noch $b \wedge ac$, so besteht $c \vee ab$.

Hierbei ist den Axiomen VII und VIII statt der von J. Sarv verwendeten Entweder-oder-Fassung die analytisch bequemere definite Form gegeben.

[1]) Acta et Commentationes Univ. Tartuensis A XIX.4, 1931.

Die 4 letzten Axiome V—VIII enthalten Behauptungen über Lagenbeziehungen in Punktquadrupeln; es handelt sich also um „Vierpunktaxiome". Die hier zitierten Vierpunktaxiome stammen inhaltlich von E. H. Moore [2]).

Das System II—VIII enthält sicherlich überzählige Aussagen. Um dies einzusehen, führe man zunächst den Begriff des kollinearen Punkttripels (der kollinearen Lage dreier Punkte) auf Grund folgender Definition ein:

> Ein Punkttripel abc ist kollinear, wenn es möglich ist, diese Punkte so zu bezeichnen, dass $a \vee bc$ gilt.

Sind die Bezeichnungen der Punkte von vornherein fixiert, so enthält die Behauptung $a \vee bc$ offenbar mehr als die blosse Feststellung der Tatsache, dass das Tripel abc eine kollineare Lage hat. Nun ist aber leicht einzusehen, dass VIII durch das dementsprechend weniger fordernde Axiom

VIII*. Wenn $b \vee ad$ und $c \vee ad$, so bildet abc ein kollineares Tripel

ersetzt werden darf. Aus II—VII, VIII* folgt nämlich die Gültigkeit von VIII, denn $a \vee bc$ ist unter den in VIII genannten Voraussetzungen sicher nicht statthaft: $b \vee ad$, $a \vee bc$ würde ja nach III und VI $a \vee cd$ zur Folge haben, was aber der in VIII enthaltenen Annahme $c \vee ad$ wegen IV widerspricht.

Es lässt sich aber auch, unter Beibehaltung sämtlicher übriger Axiome, VI durch das weniger fordernde Axiom

VI*. Wenn $b \vee ac$ und $c \vee bd$, so bildet acd ein kollineares Tripel

ersetzen. Die Annahme $a \vee cd$ würde nämlich bei Verknüpfung mit $c \vee bd$, nach III und V, $c \vee ab$ zur Folge haben, was der Voraussetzung $b \vee ac$, wegen IV, widerspricht. Andrerseits würde die Annahme $d \vee ac$ durch Verknüpfung mit $b \vee ac$ und $b \wedge cd$, wegen III und VIII, notwendigerweise $d \vee bc$ bedingen, im Widerspruch zu der in VI enthaltenen Voraussetzung $c \vee bd$. Als letzte Möglichkeit verbleibt also bloss $c \vee ad$, d. h. VI muss richtig sein.

[2]) Vgl. J. Sarv, a. a. O., S. 3, Fussnote 2.

Die Vierpunktaxiome V—VIII lassen noch in anderer Hinsicht zu wünschen übrig: sie sind schwer im Gedächtnis zu behalten. Es ist aber möglich, sie durch zwei leicht memorierbare zu ersetzen. Das erste, welches ich mit A bezeichnen will, lautet:

A. Wenn abc und abd kollineare Tripel sind, so ist auch das Tripel acd kollinear.

Zwei kollineare Tripel abc und abd lassen sich nach II—IV stets angeben: man nehme a, b beliebig, bestimme nach II hierauf c so, dass $b \vee ca$, und bestimme d so, dass $a \vee bd$ gilt, — dann sind, wegen III, IV — c, d, a, b untereinander sicher verschieden, und die Tripel abc, abd sind beide kollinear. Aus A folgt nun, dass im so gebildeten Quadrupel $abcd$ jedes Tripel kollineare Lage hat. Ein Quadrupel von solcher Beschaffenheit soll ein kollineares Quadrupel heissen. Es existieren also sicherlich kollineare Quadrupel.

Dem zweiten Axiom, das ich mit B bezeichne, gebe ich die folgende Fassung:

B. Es existiert kein kollineares Quadrupel $abcd$, in welchem die 5 Lagenbeziehungen $d \wedge ac$, $d \wedge ca$, $d \wedge bc$, $d \wedge cb$, $d \vee ab$ gleichzeitig gültig wären [3]).

Wird III vorausgeschickt, so sind unter den 5 aufgezählten Lagenbeziehungen 2 überzählig. Man kann dann dem Axiom B auch die kürzere positive Formulierung geben:

Für ein kollineares Quadrupel folgt aus $d \wedge ac$, $d \wedge bc$ stets $d \wedge ab$.

Diese Fassung ist leicht zu behalten, sobald man beachtet, dass in den drei symbolisch geschriebenen Lagenbeziehungen rechts jede der drei Paarkombinationen aus drei Elementen, und links immer das vierte Element auftritt.

Als Folgerung aus B ergibt sich sofort für ein kollineares Quadrupel:

Wenn $d \vee ab$, $d \wedge ac$, so gilt sicher $d \vee bc$.

---

[3]) Vgl. Axiom II_4' in der Arbeit des Verfassers: „Topologische Grundlagen des Zahlbegriffs" — Acta et Comm. Univ. Tartuensis A XV. 5, 1929, S. 13 und 20.

Aber auch die Umkehrung dieses lezteren Satzes ist richtig:

Wenn $d \vee ab$, $d \vee bc$, so gilt sicher $d \wedge ac$.

Wegen A sind hierbei die Tripel acd, abc sicher kollinear. Der Beweis kann demnach folgendermassen geführt werden: wäre $d \vee ab$, $d \vee bc$, $d \vee ac$ möglich, so dürfte infolge der Symmetrie $a \vee bc$ angenommen werden. Verknüpft man letzteres mit $a \wedge cd$, so folgt mittels B sofort $a \vee bd$, was aber doch der Voraussetzung $d \vee ab$ widerspricht.

Die Gesamtheit der drei auf kollineare Quadrupel bezüglichen Aussagen

Aus $d \wedge ac$, $d \wedge bc$ folgt $d \wedge ab$;
Aus $d \vee ac$, $d \wedge bc$ folgt $d \vee ab$;
Aus $d \vee ac$, $d \vee bc$ folgt $d \wedge ab$

bildet den für die Untersuchung linearer Lagenbeziehungen fundamentalen Vierpunktsatz [4]).

Aus dem Axiomensystem II—IV, A, B lässt sich nun die Richtigkeit der Behauptungen V—VIII ableiten.

Es sei $b \vee ac$, $c \vee ad$. Infolge A ist dann $abcd$ ein kollineares Quadrupel. Aus $c \vee ad$, $c \wedge ab$ folgt nach dem Vierpunktsatz nun sofort $c \vee bd$, also die Behauptung V.

Es sei $b \vee ac$, $c \vee bd$; wiederum ist das Quadrupel sicher kollinear. Aus $c \wedge ab$, $c \vee bd$ folgt nach dem Vierpunktsatz $c \vee ad$, also die Behauptung VI.

Es sei $b \vee ac$, $b \vee ad$, $c \wedge bd$. Das Quadrupel ist nach A jedenfalls kollinear. Wäre nun $d \wedge bc$, so hätte man aus $d \wedge ab$, $d \wedge bc$ auf Grund des Vierpunktsatzes die Folgerung $d \wedge ac$, mithin, wegen der kollinearen Lage des Tripels acd, entweder $c \vee ad$ oder $a \vee cd$. Die erste Annahme ergibt nach dem Vierpunktsatz aus $c \vee ad$, $c \wedge ab$ die Beziehung $c \vee bd$, was offenbar $c \wedge bd$ widerspricht. Die zweite Annahme führt über $a \vee cd$, $a \wedge bc$ auf analoge Weise zu $a \vee bd$, was aber der Voraussetzung $b \vee ad$ widerspricht. Die Annahme $d \wedge bc$ ist demnach im kollinearen Tripel bcd überhaupt nicht statthaft; damit ist VII bewiesen.

[4]) Vgl. „Topologische Grundlagen des Zahlbegriffs", S. 14—19.

Es sei endlich $b \vee ad$, $c \vee ad$, $b \wedge ac$. Wieder ist das Quadrupel kollinear. Wäre nun $c \wedge ab$, so folgte aus $c \vee ad$, $c \wedge ab$ nach dem Vierpunktsatz zunächst $c \vee bd$, also $b \wedge cd$. Infolge $b \vee ad$ führt letzteres aber wiederum mit Hilfe des Vierpunktsatzes zu $b \vee ac$, im Widerspruch mit der Voraussetzung $b \wedge ac$. Die Annahme $c \wedge ab$ ist also unter den erwähnten Voraussetzungen für das kollineare Tripel abc nicht gestattet, — dies ist aber gerade die Behauptung VIII.

Die Axiome II—IV, A, B sind untereinander absolut unabhängig. Dies lässt sich auf Grund entsprechend konstruierter Anschauungssubstrate erkennen.

Man erhält nämlich z. B. eine Geometrie, wo II nicht gilt, III, IV, A, B aber wohl gelten, wenn man als Punkte ausschliesslich die Punkte einer abgeschlossenen Strecke ab (also die Endpunkte a, b mit einbegriffen) ansieht, und dabei die Zwischenlage im gewöhnlichen visuellen Sinne definiert. Es existiert dann offenbar kein c, für welches $b \vee ca$ gelten würde, während III, IV, A, B in vollem Masse ihre Gültigkeit beibehalten.

Eine Geometrie, in der III nicht gilt, II, IV, A, B aber wohl gelten, wird erhalten, wenn man als Punkte etwa die Gesamtheit aller rationalen Zahlen ansieht, und dabei $a \vee bc$ dann und nur dann gelten lässt, wenn entweder $b < a < c$, $c - a \leqq a - b$, oder aber $b > a > c$, $b - a \geqq a - c$ erfüllt ist. Diese Zwischenlagendefinition ist offenbar im allgemeinen nicht kommutativ, die Forderung III ist also nicht erfüllt. Die übrigen Axiome behalten ihre Gültigkeit. Das Axiom B ist dabei natürlich in der allgemeinen, die Nichtkommutativität berücksichtigenden Fassung anzuwenden [5]).

Um eine Geometrie zu erhalten, wo nur IV nicht gilt, braucht man sich bloss die Gesamtheit der Punkte einer einfachen geschlossenen Kurve zu denken, bei der dann visuell jeder Punkt zwischen jeden zwei anderen gelegen erscheint. II, III, A, B behalten ihre Richtigkeit.

Um die Gültigkeit des Axioms A auszuschalten, nehme man sämtliche Punkte einer Ebene, resp. komplexe Zahlen, und definiere im allgemeinen die Zwischenlage auf gewöhnliche, visuell vorgeschriebene Weise; ausserdem mögen aber stets

[5]) Vgl. „Topologische Grundlagen des Zahlbegriffs“, S. 20.

auch noch Punkttripel von der Form x_1+yi, x_2+yi, $x_3+(y+1)i$ und auch solche von der Form x_1+yi, $x_2+(y+1)i$, $x_3+(y+1)i$ als kollineare angesehen werden, und zwar soll der jeweilig zweitgenannte Punkt als zwischenliegender gelten, sobald im ersten Tripel $x_2 > x_1$ und im zweiten Tripel $x_2 < x_3$ besteht. Diese Definition lässt sich so auffassen, dass die Axiome II, III, IV erfüllt werden, das Axiom A aber nicht: es sind z. B. im Quadrupel $a \equiv -1-i$, $b \equiv -1$, $c \equiv +1$, $d \equiv 1+i$ die beiden Tripel abc und bcd kollinear, die Tripel abd und acd dagegen nicht. Sobald jedoch bei den getroffenen Vereinbarungen 4 Punkte ein kollineares Quadrupel liefern, ist B erfüllt.

Man erhält endlich eine Geometrie, in der B nicht gilt, auf folgende Weise: als Punkte bezeichne man die Gesamtheit der reellen Zahlen; diese zerfallen in 3 Kategorien, nämlich in ganze Zahlen (g), in von ganzen Zahlen verschiedene rationale Brüche (r) und in irrationale Zahlen (i). Die Zwischenlagendefinition möge nun dahin lauten, dass die gewöhnliche visuelle Auffassung zu gelten hat, sobald im Tripel mindestens 2 Punkte ein und derselben Kategorie angehören; sobald aber im Tripel sämtliche 3 Kategorien vertreten sind, soll stets $g \vee ri$ (kommutativ) gelten. Die Behauptungen II—IV, A sind nun richtig, B dagegen falsch, wie das Beispiel $a \equiv 1$, $b \equiv 2$, $c \equiv \sqrt{2}$, $d \equiv \frac{1}{2}$ zeigt: hier gilt auf Grund der getroffenen Vereinbarungen $d \vee ab$, $d \wedge ac$, $d \wedge bc$ [6]).

Damit ist die gegenseitige absolute Unabhängigkeit im System II—IV, A, B erwiesen.

Es fällt nicht schwer sich zu überzeugen, dass dieses System mit dem von J. Sarv benutzten Axiomkomplex II—VIII gleichwertig ist, indem nämlich die Aussagen A, B im letzteren als Folgerungen enthalten sind. Man kann dies zunächst für A folgendermassen nachweisen:

Es seien abc und abd zwei kollineare Tripel. Auf Grund des Verhaltens des gemeinsamen Punktepaares ab ergibt sich unter Berücksichtigung der Symmetrie folgende ausreichende Disjunktion:

1) $c \vee ab$, $a \vee bd$; 2) $a \vee bc$, $b \vee ad$; 3) $a \vee bc$, $a \vee bd$; 4) $c \vee ab$, $d \vee ab$.

[6]) Vgl. „Topologische Grundlagen des Zahlbegriffs“, S. 13.

Unter beständiger Anwendung von III folgt nun:

Für 1) aus V zunächst $a \vee cd$, also die kollineare Lage des Tripels acd; aus $a \vee cd$, $c \vee ab$ folgt mittels VI $c \vee bd$, also die kollineare Lage des Tripels bcd.

Für 2) aus VI sowohl $b \vee cd$, also die kollineare Lage von bcd, als auch $a \vee cd$, d. h. die kollineare Lage des Tripels acd.

Für 3) aus VII zunächst die kollineare Lage des Tripels acd, und zwar darf aus Symmetriegründen $c \vee ad$ angenommen werden. Hierauf ergibt aber die Kombination $a \vee bc$, $c \vee ad$ nach VI die Folgerung $c \vee bd$, d. h. auch bcd erweist sich als ein kollineares Tripel.

Für 4) aus VIII die kollineare Lage sowohl des Tripels acd als auch des Tripels bcd.

Damit ist der Beweis für die Gültigkeit von A im System II—VIII erbracht[7]). Beachtenswert ist, dass in diesem Beweise die Axiome II und IV nicht benutzt sind; es ist demnach A eine Folge von III, V—VIII allein.

Nun lässt sich aus II—VIII aber auch B folgern. Aus II—IV, A resultiert zunächst, wie schon vorher gezeigt, die Existenz kollinearer Quadrupel. Es sei dann $abcd$ ein solches kollineares Quadrupel, dabei $d \wedge ac$, $d \wedge bc$. Unter Bezugnahme auf III genügt es nun 3 Möglichkeiten zu unterscheiden:

1) $a \vee cd$, $b \vee cd$; 2) $a \vee cd$, $c \vee bd$; 3) $c \vee ad$, $c \vee bd$.

Im Falle 1) hat man nach VIII entweder $a \vee bd$ oder $b \vee ad$, jedenfalls also $d \wedge ab$, im Einklang mit B.

Im Falle 2) ist wegen V zunächst $c \vee ab$; wird dies mit $a \vee cd$ verknüpft, so ergibt sich nach VI $a \vee bd$, also jedenfalls wieder $d \wedge ab$.

Im Falle 3) ist $d \vee ab$ unmöglich, denn $c \vee ad$, $d \vee ab$ hätte nach V $d \vee bc$ zur Folge, was aber der Voraussetzung $c \vee bd$ widerspricht. Es muss also wiederum $d \wedge ab$ sein.

Damit ist B bewiesen. Da VII beim Beweise keine Verwendung findet, so ist B eine Folge von II—VI, VIII allein. Zum Nachweis der Existenz kollinearer Quadrupel bedarf man allerdings auch noch des Axioms VII.

[7]) J. Sarv verwendet den Satz A zum Beweis der Fundamentaleigenschaft der Geraden (a. a. O., S. 5), ohne jedoch A aus dem benutzten Axiomensystem explizite abzuleiten.

Auf Grund obiger Ausführungen sind die Systeme II—VIII und II—IV, *A*, *B* äquivalent, m. a. W., die 2 Vierpunktaxiome *A*, *B* sind mit den 4 Vierpunktaxiomen V—VIII gleichwertig, sobald die Axiome II—IV als gemeinsame Grundlage dienen.

Es dürfte zweckmässig sein, statt der 7 von J. Sarv benutzten linearen Axiome die 5 Axiome II—IV, *A*, *B* zum synthetischen Aufbau der betreffenden Geometrie zu verwenden. Hierdurch wird nicht nur eine Verminderung der Anzahl, sondern auch eine Vereinfachung des Inhalts der Axiome erzielt. Ich lege Wert auf den letzteren Umstand: der Versuch zeigt, dass eine analytische Untersuchung der Lagenbeziehungen in kollinearen Punktgruppen infolge des verhältnismässig komplizierten Inhalts der Sätze V—VIII im allgemeinen ziemlich mühselig ist, solange man sich ausschliesslich auf diese Sätze stützen will; die Verwendung des Vierpunktsatzes, m. a. W. des Axioms *B*, erweist sich für diesen Zweck wohl meistens als bedeutend leichter. Vom Standpunkt der Axiomatik hat zudem noch der Umstand Bedeutung, dass die Axiome II—IV, *A*, *B* untereinander unabhängig sind, während dagegen das System II—VIII zum mindesten überzählige Behauptungen enthält.

Eine für mich noch offene Frage ist es, ob die absolute Unabhängigkeit auch nach Hinzunahme des bei J. Sarv als X bezeichneten Veblenschen ebenen Axioms[8]) bestehen bleibt; wahrscheinlich ist dies nicht der Fall.

[8]) J. Sarv, a. a. O., S. 8.

DIE VERÄNDERUNGEN DER KLIMATISCHEN ELEMENTE NACH DEN METEOROLOGISCHEN BEOBACHTUNGEN VON TARTU 1866—1930

VON

KARL FRISCH

TARTU 1932

K. Mattiesens Buchdruckerei Akt.-Ges., Tartu 1932.

Die Anregung zur folgenden Untersuchung gaben die Arbeiten von N. Ekholm[1]), Wagner[2]) und O. Johanson[3]), in denen eine Abnahme der Kontinentalität in Nordwest-Europa bewiesen wird. Aus den Arbeiten von Ekholm und Wagner ersieht man, dass die Abnahme der Kontinentalität in Nordwest-Europa schon mehrere Jahrhunderte andauert. Unter den hierauf hinweisenden Tatsachen sind in erster Linie zu nennen: das häufigere Zufrieren der Ostsee im Winter bis zum 18. Jahrhundert, die Verschiebung der Grenzen des Weinbaus mehr nach Süden und endlich nach meteorologischen Beobachtungen die Abnahme der Jahresamplitude der Lufttemperatur.

Zur Behandlung dieser Frage in der vorliegenden Arbeit wurden die meteorologischen Beobachtungen von Tartu benutzt, die, beginnend mit dem Jahre 1866, nach ein und demselben Schema durchgeführt und bearbeitet worden sind.

Um über die stattgefundenen Veränderungen eine Übersicht zu gewinnen, sind fünfjährige Monats- und Jahresmittel berechnet worden. Unter Annahme einer linearen Änderung der Monats- bzw. Jahresmitteltemperatur lässt sich für jede Fünfjahr-Gruppe eine lineare Gleichung (zusammen also 13 Gleichungen) von folgender Gestalt aufstellen:

$$t = t_m + x\tau.$$

Hier bedeutet t — das einer Fünfjahr-Gruppe entsprechende Monats- bzw. Jahresmittel; t_m — den entsprechenden Mittelwert für 65 Jahre (1866—1930); x — den unbekannten Koeffizienten, der sich nach der Methode der kleinsten Quadrate aus

---

1) N. Ekholm — On the Variations of the Climate, Quarterly Journal 1901, January.

2) A. Wagner — Untersuchungen der säkularen Änderung der Jahresschwankung der Temperatur in Europa, Gerlands Beiträge zur Geophysik Band XX, Seite 134.

3) O. Johanson — Die abnehmende Kontinentalität in Europa, Mitt. d. Math. Inst. 1929, Helsingfors, Nr. 13.

dem Gleichungssystem berechnen lässt; τ bedeutet den Jahresgruppenindex, der zweckmässig von —6 bis 6 gezählt wird.

In Tabelle 1 sind die aus den 13 Gleichungen berechneten Temperaturveränderungen der Monats- sowie Jahresmittelwerte aufgeführt.

Hier bedeutet: t_m — die 65-jährigen Monats- bzw. Jahresmittel der Lufttemperatur, t_I — den nach der Gleichung berechneten Mittelwert für die erste Fünfjahr-Gruppe (1866—1870), t_{XIII} — den betreffenden Mittelwert für die letzte Fünfjahr-Gruppe (1926—1930), Δ — die Differenz zwischen t_{XIII} und t_I, d. h. die für die ganze

Tabelle 1.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Jahr
t_m	—6.54	—6.67	—3.14	3.54	10.04	14.70	17.04	15.16	10.53	4.92	—0.34	—4.84	4.54
t_I	—6.90	—6.82	—3.73	2.96	9.15	15.55	17.07	15.42	10.61	4.84	—1.15	—5.73	4.28
t_{XIII}	—6.18	—6.52	—2.55	4.12	10.93	13.85	17.01	14.90	10.45	5.00	0.47	—3.95	4.80
Δ	0.72	0.30	1.18	1.16	1.78	—1.70	—0.06	—0.52	—0.16	0.16	1.62	1.78	0.52
f	±0,18	±0.22	±0.16	±0.15	±0.15	±0.08	±0.12	±0.11	±0.08	±0.15	±0.15	±0.13	±0.02

Zeitspanne (1766—1930) berechnete Temperaturerhöhung, f — den nach der Formel:

$$f = 0{,}6745 \sqrt{\frac{\Sigma e^2}{n-1}}$$

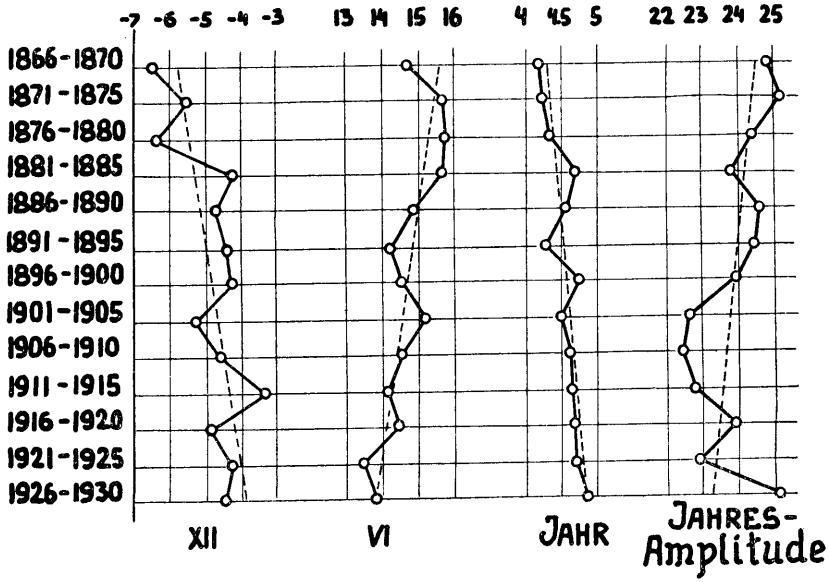
berechneten wahrscheinlichen Fehler.

Aus obiger Tabelle ersehen wir, dass in den Monaten Oktober—Mai eine Zunahme der Temperatur, mit je einem Maximum im Dezember und Mai, feststellbar ist. Im Intervall Juni-September ist dagegen eine Temperaturabnahme mit einem Maximum im Juni ersichtlich. Die mittlere Jahrestemperatur erhöht sich von 4.28° bis 4.80°.

Da die wahrscheinlichen Fehler für die Monate Januar, März, April, Mai, Juni, November, Dezember sowie für das ganze Jahr ca. viermal kleiner sind als die betreffenden Temperaturveränderungen, so darf man die berechneten Grössen Δ als reell bestehend ansehen. Es sei hier betont, dass die in dieser Weise berechneten Temperaturveränderungen keinesfalls als absolute anzusehen sind, sondern nur zeigen, in welcher Richtung die Lufttemperatur im erwähnten Zeitraum sich verändert hat.

Weiter ist aus den mit Hilfe der harmonischen Analyse abgeleiteten Periodizitäten des jährlichen Temperaturganges für jede Fünfjahr-Gruppe die Jahresamplitude bestimmt. Die in gleicher Weise durchgeführten Berechnungen zeigen, dass die Amplituden in Übereinstimmung mit den Untersuchungen von Wagner[1]) im betrachteten Zeitabschnitt eine kleine Abnahme aufweisen. Sie beträgt 1,2° bei einem wahrscheinlichen Fehler von $\pm$ 0,2°.

Fig. 1.



Die Jahresamplitude der Temperatur ändert sich von 24,5° (1866—1870) bis 23,3° (1926—1930).

Zur besseren Übersicht sind in Fig. 1 die berechneten Temperaturänderungen, sowie die Mittelwerte der Fünfjahr-Gruppen graphisch dargestellt. Die betreffenden Monats- und Jahresmittelwerte sowie die Mittelwerte der Jahresamplituden sind durch entsprechend gelegene eingekreiste Punkte angegeben, wobei die Zickzacklinie den wahren Übergang von einer Fünfjahr-Gruppe zur anderen bezeichnet. Die ausgeglichenen Veränderungen sind durch punktierte Gerade angegeben.

1) A. Wagner — Untersuchungen der säkularen Änderung der Jahresschwankung der Temperatur in Europa, Gerlands Beiträge zur Geophysik Band XX, Seite 134.

Weiter sind nach derselben Methode auch die stattgefundenen Luftdruckveränderungen berechnet. Da die gefundenen Veränderungen des Luftdrucks für die einzelnen Monate verhältnismässig klein sind und meistens eine kleine Abnahme zeigen, so beschränken wir uns auf die Angabe der Veränderungen des Jahresmittelwertes. Da im Winter und Frühling die Temperatur im ganzen Zeitraum gestiegen, im Sommer aber gefallen ist, dürfen wir annehmen, dass die zyklonale Tätigkeit sowohl im Winter- als auch im Sommerhalbjahr zugenommen hat. Infolgedessen macht sich eine kleine Luftdruckabnahme bemerkbar. Das Jahresmittel des Luftdrucks für 65 Jahre beträgt in Tartu 753,78 mm. Der Luftdruck hat nach den Berech-

Tabelle 2.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Jahr
e_m	2.82	2.71	3.21	4.60	6.65	8.82	10.78	10.26	8.05	5.88	4.32	3.22	5.95
e_{II}	2.80	2.70	3.09	4.34	6.44	9.06	10.70	10.10	7.97	5.83	4.16	3.14	5.87
e_{XIII}	2.84	2.72	3.33	4.86	6.86	8.58	10.86	10.42	8.13	5.93	4.48	3.30	6.03
Δ	0.04	0.02	0.24	0.52	0.42	−0.48	0.16	0.32	0.16	0.10	0.32	0.16	0.16
f	±0.04	±0.05	±0.04	±0.05	±0.07	±0.05	±0.06	±0.05	±0.04	±0.06	±0.06	±0.03	0.02

nungen von der ersten Fünfjahr-Gruppe (1866—1870) bis zur letzten Fünfjahr-Gruppe um 0,52 mm abgenommen, bei einem wahrscheinlichen Fehler von ± 0,11 mm.

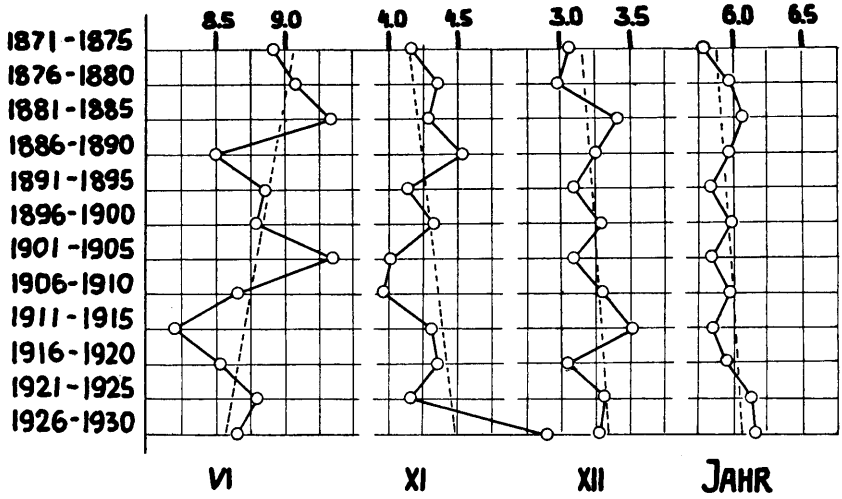
Tabelle 2 charakterisiert die in dem ganzen Zeitraum stattgefundenen Veränderungen der absoluten Feuchtigkeit. Sie enthält, analog der Tabelle 1, aus dem linearen Gleichungssystem erhaltene Daten.

Es bedeuten: e_m — die Monats- bzw. Jahresmittelwerte der absoluten Feuchtigkeit in mm für den Zeitraum 1870—1930[1]); e_{II} — die berechnete absolute Feuchtigkeit für die Fünfjahr-Gruppe 1871—1875[1]); e_{XIII} — dieselbe für die Gruppe 1926—1930; Δ — die Differenz $e_{XIII} - e_{II}$; f — den wahrscheinlichen Fehler der gefundenen Veränderungen der absoluten Feuchtigkeit. Die Tabelle zeigt für alle Monate eine kleine Zunahme der absoluten Feuchtigkeit mit Ausnahme des Juni, was offenbar

1) Für die ersten Jahre fehlen die Beobachtungen der Feuchtigkeit.

durch die starke Temperaturabnahme verursacht wurde. In den Monaten März, April, Mai, Juni und August übersteigt die berechnete Veränderung den betreffenden wahrscheinlichen Fehler um mehr als das Sechsfache. Das Jahresmittel zeigt gleich-

Fig. 2.



falls eine Zunahme um 0,16 mm, bei einem wahrscheinlichen Fehler von 0,02 mm. In Fig. 2 sind durch punktierte Gerade die ausgeglichenen Veränderungen der absoluten Feuchtigkeit

Tabelle 3.

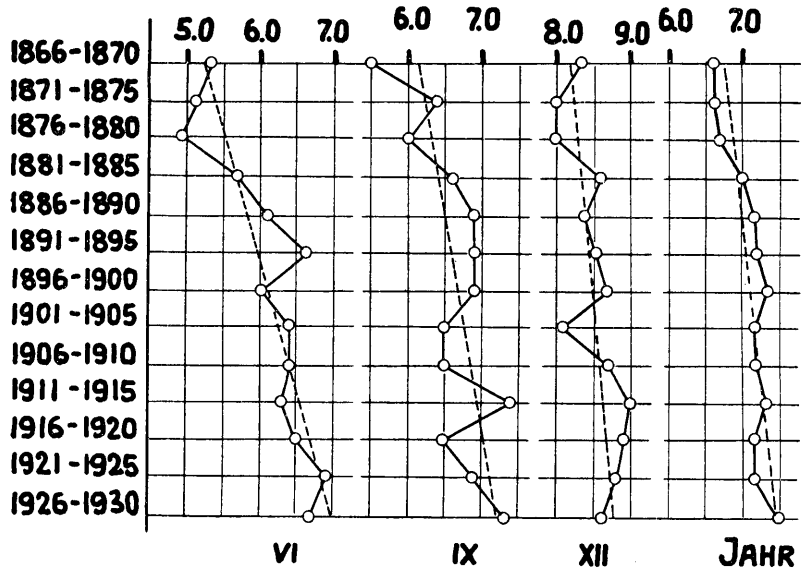
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Jahr
b_m	8.2	7.5	6.8	6.5	6.4	6.1	6.1	6.4	6.7	7.6	8.5	8.5	7.1
b_I	8.1	6.9	6.7	5.9	6.4	5.2	5.8	5.7	6.2	7.3	8.4	8.2	6.7
b_{XIII}	8.3	8.1	6.9	7.1	6.4	7.0	6.4	7.1	7.2	7.9	8.6	8.8	7.5
Δ	0.2	1.2	0.2	1.2	0.0	1.8	0.6	1.4	1.0	0.6	0.2	0.6	0.8
f	$\pm$0.1	$\pm$0.1	$\pm$0.1	$\pm$0.1	$\pm$0.05	$\pm$0.1	$\pm$0.1	$\pm$0.1	$\pm$0.1	$\pm$0.1	$\pm$0.1	$\pm$0.1	$\pm$0.03

für die Monate Juni, November, Dezember und das ganze Jahr dargestellt. Die mit kleinen Ringen eingekreisten Punkte geben die Mittelwerte der absoluten Feuchtigkeit der Fünfjahr-Gruppen an.

Gleicherweise beobachten wir in Übereinstimmung mit den Veränderungen der Lufttemperatur und -feuchtigkeit eine Zu-

nahme der Bewölkung. Die Veränderungen im Gange der Bewölkung sind in Tab. 3 angegeben. Die erste Zeile (b_m) enthält die Monats- bzw. Jahresmittelwerte der Bewölkung für 65 Jahre,

Fig. 3.



die zweite Zeile die berechneten Mittelwerte für die erste Fünfjahr-Gruppe (1866—1870), die dritte dieselben für die letzte Fünfjahr-Gruppe (1926—1930). Darauf folgen, analog den früheren Tabellen, die Differenz $\Delta = b_{XII} - b_I$ und der wahrscheinliche Fehler (f) der Veränderung der berechneten Bewölkung. Ausser dem Mai macht sich in allen Monatsmitteln wie auch im Jahresmittel eine Zunahme der Bewölkung bemerkbar, was durch die Verstärkung der Zyklonentätigkeit zu erklären ist.

In Fig. 3 sind die Veränderungen der Bewölkung für die Monate Juni, September, Dezember, wie auch für das ganze Jahr, in gleicher Weise wie in Fig. 1 und 2 dargestellt.

Die Zunahme der Bewölkung ist ausserdem auch aus den Registrierungen der Sonnenscheindauer ersichtlich.

Die Beobachtungen der Sonnenscheindauer beginnen im Jahre 1901 und umfassen somit eine Zeitspanne von 30 Jahren. In der Tabelle 4 finden wir: s_m — die mittlere Sonnenscheindauer für 30 Jahre in Stunden, s_I — die mittlere berechnete Sonnenscheindauer für die erste Fünfjahr-Gruppe (1901—1905),

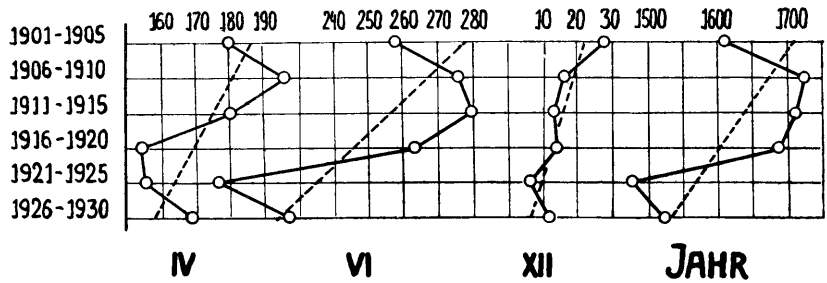
s_{VI} — dieselbe Sonnenscheindauer für die letzte Gruppe (1926—1930). Es folgen weiter Δ — die berechnete Veränderung der Sonnenscheindauer und f — der wahrscheinliche Fehler für Δ.

Tabelle 4.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Jahr
s_m	29.9	53.0	130.2	172.4	254.8	252.5	274.0	196.8	142.5	78.5	23.6	15.1	1623.7
s_I	32.9	52.1	127.0	186.5	257.3	279.3	278.0	195.9	160.5	89.1	26.8	22.9	1708.6
s_{VI}	26.9	53.9	133.4	158.3	252.3	225.7	270.0	197.7	124.5	67.9	20.4	7.3	1538.8
Δ	−6.0	1.8	6.4	−28.2	−5.0	−53.6	−8.0	1.8	−36.0	−21.2	−6.4	−15.6	−169.8
f	±1.5	±1.9	±5.2	±3.4	±6.9	±5.7	±4.2	±5.0	±3.0	±4.7	±1.2	±1.1	±22.6

Wir bemerken ausser dem Februar, März und August in allen anderen Monaten eine mehr oder weniger stark ausgeprägte Abnahme der Sonnenscheindauer, mit einem Maximalwert von 53,6 Stunden im Juni, wo die Bewölkungszunahme am stärksten

Fig. 4.



war. Die Veränderungen der Sonnenscheindauer sind graphisch in Fig. 4 für die Monate April, Juni, Dezember und für das ganze Jahr, analog den vorhergehenden Figuren, dargestellt.

Endlich sind noch die berechneten Veränderungen der Niederschlagsmengen angegeben. Es sei bemerkt, dass nur in einzelnen Monaten im Gange der Niederschläge eine Tendenz steter Zu- oder Abnahme zum Vorschein kommt. Trotzdem wurde angenommen, dass die Veränderungen der Niederschlagsmenge in allen Monaten linear von der Zeit abhängen, um die Möglichkeit zu haben, die berechneten Veränderungen der Niederschläge

mit denen der anderen meteorologischen Elemente zu vergleichen. Die Resultate der Berechnungen sind in Tab. 5 angegeben.

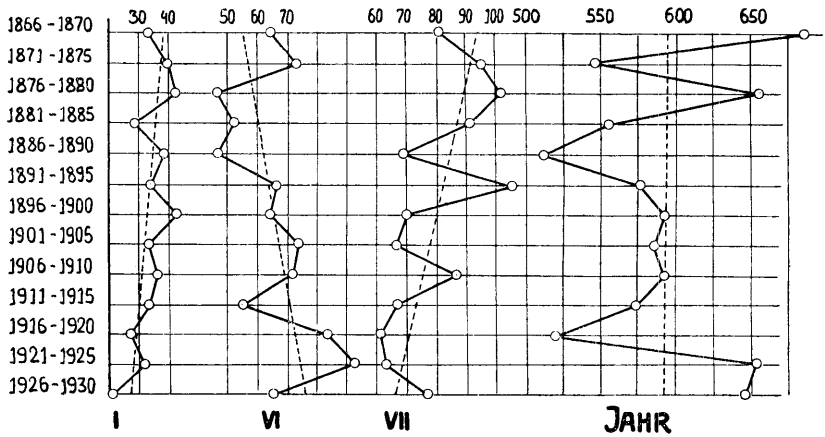
Es sind, wie in den früheren Tabellen, in der ersten Zeile die 65-jährigen Mittel der Niederschlagsmengen in mm ange-

Tabelle 5.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Jahr
n_m	33.9	29.4	27.2	30.4	47.8	65.7	80.0	81.4	58.4	50.1	46.9	40.6	592.6
n_I	39.1	29.5	25.4	28.5	49.7	55.3	94.0	69.5	59.6	51.7	44.4	44.9	593.0
n_{XIII}	28.7	29.3	29.0	32.3	45.9	76.1	66.0	93.3	57.2	48.5	49.4	36.3	592.2
Δ	−10.4	− 0.2	3.6	3.8	−3.8	20.8	−28.0	23.8	−2.4	−3.2	5.0	−8.6	−0.8
f	±0.9	±1.3	±0.9	±1.0	±2.2	±2.2	±2.3	±4.0	±2.7	±2.5	±2.2	±1.6	±10.1

geben, in der zweiten und dritten Zeile die berechneten Niederschlagsmengen für die erste bezw. letzte Fünfjahr-Gruppe. Darauf folgen die schon früher erwähnten Grössen Δ und f. Die berechneten Veränderungen übersteigen den entsprechenden

Fig. 5.



wahrscheinlichen Fehler nur im Januar, Mai und Juli um das 9—10fache, während in den anderen Monaten sowie für das ganze Jahr der wahrscheinliche Fehler zu gross ist. Im Gange der Jahresmenge der Niederschläge bemerken wir ausser 10—15-jährigen Perioden (s. Fig. 5) eine übermässig hohe Niederschlagsmenge in der ersten, dritten und in den beiden letzten Fünf-

jahr-Gruppen, während von 1891 bis 1920 eine mässige Niederschlagsmenge auftritt.

In Fig. 5 sind die berechneten Veränderungen der Niederschläge für die Monate Januar, Juni, Juli und für das ganze Jahr angegeben.

Zusammenfassung.

Die durchgeführten Berechnungen bestätigen die Resultate der Untersuchungen von Wagner über die Abnahme der Kontinentalität in Nordwest-Europa.

Ausser dem Milderwerden der Winter und der Abkühlung der Sommer zeigen die Beobachtungen von Tartu eine entsprechende Abnahme der absoluten Feuchtigkeit, der Sonnenscheindauer und des Luftdrucks, sowie eine Zunahme der Bewölkung.

Alle diese Erscheinungen weisen auf eine Verstärkung der zyklonalen Tätigkeit hin.

Eelmiste köidete sisu. — Contenu des volumes précédents.

A I (1921). **1.** A. Paldrock. Ein Beitrag zur Statistik der Geschlechtskrankheiten in Dorpat während der Jahre 1909—1918. — **2.** K. Väisälä. Verallgemeinerung des Begriffes der Dirichletschen Reihen. — **3.** C. Schlossmann. Hapete mõju kolloiidide peale ja selle tähtsus patoloogias. (L'action des acides sur les colloïdes et son rôle dans la pathologie.) — **4.** K. Regel. Statistische und physiognomische Studien an Wiesen. Ein Beitrag zur Methodik der Wiesenuntersuchung. — **5.** H. Reichenbach. Notes sur les microorganismes trouvés dans les pêches planctoniques des environs de Covda (gouv. d'Archangel) en été 1917. — **Misc.** F. Bucholtz. Der gegenwärtige Zustand des Botanischen Gartens zu Dorpat und Richtlinien für die Zukunft.

A II (1921). **1.** H. Bekker. The Kuckers stage of the ordovician rocks of NE Estonia. — **2.** C. Schlossmann. Über die Darmspirochäten beim Menschen. — **3.** J. Letzmann. Die Höhe der Schneedecke im Ostbaltischen Gebiet. — **4.** H. Kaho. Neutraalsoolade mõjust ultramaksimum-temperatuuri peale *Tradescantia zebrina* juures. (Über den Einfluss der Neutralsalze auf die Temperatur des Ultramaximums bei *Tradescantia zebrina*.)

A III (1922). **1.** J. Narbutt. Von den Kurven für die freie und die innere Energie bei Schmelz- und Umwandlungsvorgängen. — **2.** А. Томсонъ (A. Thomson). Значеніе аммонійныхъ солей для питанія высшихъ культурныхъ растеній. (Der Wert der Ammonsalze für die Ernährung der höheren Kulturpflanzen.) — **3.** E. Blessig. Ophthalmologische Bibliographie Russlands 1870—1920. I. Hälfte (S. I—VII und 1—96). — **4.** A. Lüüs. Ein Beitrag zum Studium der Wirkung künstlicher Wildunger Helenenquellensalze auf die Diurese nierenkranker Kinder. — **5.** E. Öpik. A statistical method of counting shooting stars and its application to the Perseid shower of 1920. — **6.** P. N. Kogerman. The chemical composition of the Esthonian M.-Ordovician oil-bearing mineral „Kukersite". — **7.** M. Wittlich und S. Weshnjakow. Beitrag zur Kenntnis des estländischen Ölschiefers, genannt Kukkersit. — **Misc.** J. Letzmann. Die Trombe von Odenpäh am 10. Mai 1920.

A IV (1922). **1.** E. Blessig. Ophthalmologische Bibliographie Russlands 1870—1920. II. Hälfte (S. 97—188). — **2.** A. Valdes. Glükogeeni hulka vähendavate tegurite mõju üle südame spetsiifilise lihassüsteemi glükogeeni peale. (Über den Einfluss der die Glykogenmenge vermindernden Faktoren auf das Glykogen des spezifischen Muskelsystems des Herzens.) — **3.** E. Öpik. Notes on stellae statistics and stellar evolution. — **4.** H. Kaho. Raskemetallsoolade kihvtisusest taimeplasma kohta. (Über die Schwermetallgiftwirkung in bezug auf das Pflanzenplasma.) — **5.** J. Piiper und M. Härms. Der Kiefernkreuzschnabel der Insel Ösel *Loxia pityopsittacus estiae* subsp. nov. — **6.** L. Poska-Teiss. Zur Frage über die vielkernigen Zellen des einschichtigen Plattenepithels.

A V (1924). **1.** E. Öpik. Photographic observations of the brightness of Neptune. Method and preliminary results. — **2.** A. Lüüs. Ergebnisse der Krüppelkinder-Statistik in Eesti. — **3.** C. Schlossmann. Culture in vitro des protozoaires de l'intestin humain. — **4.** H. Kaho. Über die physiologische Wirkung der Neutralsalze auf das Pflanzenplasma. — **5.** Y. Kauko. Beiträge zur Kenntnis der Torfzersetzung und Vertorfung. — **6.** A. Tammekann. Eesti diktüoneema-kihi uurimine tema tekkimise, vanaduse ja levimise kohta. (Untersuchung des Dictyonema-Schiefers in Estland nach Entstehung, Alter und Verbreitung.) — **7.** Y. Kauko. Zur Bestimmung des Vertorfungsgrades. — **8.** N. Weiderpass. Eesti piparmündi-õli (*Oleum menthae esthicum*). (Das estnische Pfefferminzöl.)

A VI (1924). **1.** H. Bekker. Mõned uued andmed Kukruse lademe stratigraafiast ja faunast. (Stratigraphical and paleontological supplements on the Kukruse stage of the ordovician rocks of Eesti (Estonia).) — **2.** J. Wilip. Experimentelle Studien über die Bestimmung von Isothermen und kritischen Konstanten. — **3.** J. Letzmann. Das Bewegungsfeld im Fuss einer fortschreitenden Wind- oder Wasserhose. — **4.** H. Scupin. Die Grundlagen paläogeographischer Karten. — **5.** E. Öpik. Photometric measures on the moon and the earth-shine. — **6.** Y. Kauko. Über die Vertorfungswärme. — **7.** Y. Kauko. Eigentümlichkeiten der H_2O- und CO_2-Gehalte bei der unvollständigen Verbrennung. — **8.** M. Tilzen und Y. Kauko. Die wirtschaftlichen Möglichkeiten der Anwendung von Spiritus als Brennstoff. — **9.** M. Wittlich. Beitrag zur Untersuchung des Öles aus estländischem Ölschiefer. — **10.** J. Wilip. Emergenzwinkel, Unstetigkeitsflächen, Laufzeit. — **11.** H. Scupin. Zur Petroleumfrage in den baltischen Ländern. — **12.** H. Richter. Zwei Grundgesetze (Funktion- und Strukturprinzip) der lebendigen Masse.

A VII (1925). **1.** J. Vilms. Kõhreglükogeeni püsivusest mõnesuguste glükogeeni vähendavate tegurite puhul. (Über die Stabilität des Knorpelglykogens unter verschiedenen das Glykogen zum Verschwinden bringenden Umständen.) — **2.** E. Blessig. Ophthalmologische Bibliographie Russlands 1870—1920. Nachtrag. — **3.** O. Kuriks. Trachoma Eestis (eriti Tartus) möödunud ajal ja praegu. (Das Trachom in Estland (insbesondere in Dorpat) einst und jetzt.) — **4.** A. Brandt. Sexualität. Eine biologische Studie. — **5.** M. Haltenberger. Gehört das Baltikum zu Ost-, Nord- oder zu Mitteleuropa? — **6.** M. Haltenberger. Recent geographical work in Estonia.

A VIII (1925). **1.** H. Jaakson. Sur certains types de systèmes d'équations linéaires à une infinité d'inconnues. Sur l'interpolation. — **2.** K. Frisch. Die Temperaturabweichungen in Tartu (Dorpat) und ihre Bedeutung für die Witterungsprognose. — **3.** O. Kuriks. Muutused leeprahaigete silmas Eesti leprosooriumide haigete läbivaatamise põhjal. (Die Lepra des Auges.) — **4.** A. Paldrock. Die Senkungsreaktion und ihr praktischer Wert. — **5.** A. Öpik. Beiträge zur Kenntnis der Kukruse-(C_2-)Stufe in Eesti. I. — **6.** M. Wittlich. Einiges über den Schwefel im estländischen Ölschiefer (Kukersit)

und dessen Verschwelungsprodukten. — **7.** H. Kaho. Orientierende Versuche über die stimulierende Wirkung einiger Salze auf das Wachstum der Getreidepflanzen. I.

A IX (1926). **1.** E. Krahn. Über Minimaleigenschaften der Kugel in drei und mehr Dimensionen. — **2.** A. Mieler. Ein Beitrag zur Frage des Vorrückens des Peipus an der Embachmündung und auf der Peipusinsel Pirisaar in dem Zeitraum von 1682 bis 1900. — **3.** M. Haltenberger. Der wirtschaftsgeographische Charakter der Städte der Republik Eesti. — **4.** J. Rumma. Die Heimatforschung in Eesti. — **5.** M. Haltenberger. Der Stand des Aufnahme- und Kartenwesens in Eesti. — **6.** M. Haltenberger. Landeskunde von Eesti. I. — **7.** A. Tammekann. Die Oberflächengestaltung des nordostestländischen Küstentafellandes. — **8.** K. Frisch. Ein Versuch das Embachhochwasser im Frühling für Tartu (Dorpat) vorherzubestimmen.

A X (1926). **1.** M. Haltenberger. Landeskunde von Eesti. II—III. — **2.** H. Scupin. Alter und Herkunft der ostbaltischen Solquellen und ihre Bedeutung für die Frage nach dem Vorkommen von Steinsalz im baltischen Obersilur. — **3.** Th. Lippmaa. Floristische Notizen aus dem Nord-Altai nebst Beschreibung einer neuen *Cardamine*-Art aus der Sektion *Dentaria*. — **4.** Th. Lippmaa. Pigmenttypen bei Pteridophyta und Anthophyta. I. Allgemeiner Teil. — **5.** E. Pipenberg. Eine städtemorphographische Skizze der estländischen Hafenstadt Pärnu (Pernau). — **6.** E. Spohr. Über das Vorkommen von *Sium erectum* Huds. und *Lemna gibba* L. in Estland und über deren nordöstliche Verbreitungsgrenzen in Europa. — **7.** J. Wilip. On new precision-seismographs.

A XI (1927). **1.** Th. Lippmaa. Pigmenttypen bei Pteridophyta und Anthophyta. II. Spezieller Teil. — **2.** M. Haltenberger. Landeskunde von Eesti. IV—V. — **3.** H. Scupin. Epirogenese und Orogenese im Ostbaltikum. — **4.** K. Schlossmann. Mikroorganismide kui bioloogiliste reaktiivide tähtsusest keemias. (Le rôle des ferments microbiens dans la chimie.) — **5.** J Sarv. Ahmese geomeetrilised joonised. (Die geometrischen Figuren des Ahmes.) — **6.** K. Jaansoon-Orviku, Beiträge zur Kenntnis der Aseri- und der Tallinna-Stufe in Eesti. I.

A XII (1927). **1.** E. Reinwaldt. Beiträge zur Muriden-Fauna Estlands mit Berücksichtigung der Nachbargebiete. — **2.** A. Öpik. Die Inseln Odensholm und Rogö. Ein Beitrag zur Geologie von NW-Estland. — **3.** A. Öpik. Beiträge zur Kenntnis der Kukruse-(C_2-)Stufe in Eesti. II. — **4.** Th. Lippmaa. Beobachtungen über durch Pilzinfektion verursachte Anthocyaninbildung. — **5.** A. Laur. Die Titration des Ammoniumhydrosulfides mit Ferricyankalium. — **6.** N. King. Über die rhythmischen Niederschläge von PbJ_2, Ag_2CrO_4 und AgCl im kapillaren Raume. — **7.** P. N. Kogerman and J. Kranig. Physical constants of some alkyl carbonates. — **8.** E. Spohr. Über brunsterzeugende Stoffe im Pflanzenreich. Vorläufige Mitteilung.

A XIII (1928). **1.** J. Sarw. Zum Beweis des Vierfarbensatzes. — **2.** H. Scupin. Die stratigraphische Stellung der Devonschichten im Südosten Estlands. — **3.** H. Perlitz. On the parallelism between

the rate of change in electric resistance at fusion and the degree of closeness of packing of mealltic atoms in crystals. — **4.** K. Frisch. Zur Frage der Luftdruckperioden. — **5.** J. Port. Untersuchungen über die Plasmakoagulation von *Paramaecium caudatum*. — **6.** J. Sarw. Direkte Herleitung der Lichtgeschwindigkeitsformeln. — **7.** K. Frisch. Zur Frage des Temperaturansteigens im Winter. — **8.** E. Spohr. Über die Verbreitung einiger bemerkenswerter und schutzbedürftiger Pflanzen im Ostbaltischen Gebiet. — **9.** N. Rägo. Beiträge zur Kenntnis des estländischen Dictyonemaschiefers. — **10.** C. Schlossmann. Études sur le rôle de la barrière hémato-encéphalique dans la genèse et le traitement des maladies infectieuses. — **11.** A. Öpik. Beiträge zur Kenntnis der Kukruse-(C_2-C_3-)Stufe in Eesti. III.

A XIV (1929). **1.** J. Rives. Über die histopathologischen Veränderungen im Zentralnervensystem bei experimenteller Nebennierenineuffizienz. — **2.** W. Wadi. Kopsutuberkuloosi areng ja kliinilised vormid. (Der Entwicklungsgang und die klinischen Formen der Lungentuberkulose.) — **3.** E. Markus. Die Grenzverschiebung des Waldes und des Moores in Alatskivi. — **4.** K. Frisch. Zur Frage über die Beziehung zwischen der Getreideernte und einigen meteorologischen Faktoren in Eesti.

A XV (1929). **1.** A. Nõmmik. The influence of ground limestone on acid soils and on the availability of nitrogen from several mineral nitrogenous fertilizers. — **2.** A. Öpik. Studien über das estnische Unterkambrium (Estonium). I—IV. — **3.** J. Nuut. Über die Anzahl der Lösungen der Vierfarbenaufgabe. — **4.** J. Nuut. Über die Vierfarbenformel. — **5.** J. Nuut. Topologische Grundlagen des Zahlbegriffs. — **6.** Th. Lippmaa. Pflanzenökologische Untersuchungen aus Norwegisch- und Finnisch-Lappland unter besonderer Berücksichtigung der Lichtfrage.

A XVI (1930). **1.** A. Paris. Über die Hydratation der Terpene des Terpentinöls zu Terpinhydrat durch Einwirkung von Mineralsäuren. — **2.** A. Laur. Die Anwendung der Umschlagselektroden bei der potentiometrischen Massanalyse. Die potentiometrische Bestimmung des Kaliums. — **3.** A. Paris. Zur Theorie der Strömungsdoppelbrechung. — **4.** O. Kuriks. Pisarate toimest silma mikrofloorasse. (Über die Wirkung der Tränen auf die Mikroflora des Auges.) — **5.** K. Orviku. Keskdevoni põhikihid Eestis. (Die untersten Schichten des Mitteldevons in Eesti.) — **6.** J. Kopwillem. Über die thermale Zersetzung von estländischem Ölschiefer Kukersit.

A XVII (1930). **1.** A. Öpik. Brachiopoda Protremata der estländischen ordovizischen Kukruse-Stufe. — **2.** P. W. Thomson. Die regionale Entwickelungsgeschichte der Wälder Estlands.

A XVIII (1930). **1.** G. Vilberg. Erneuerung der Loodvegetation durch Keimlinge in Ost-Harrien (Estland). — **2.** A. Parts. Über die Neutralsalzwirkung auf die Geschwindigkeit der Ionenreaktionen. — **3.** Ch. R. Schlossmann. On two strains of yeast-like organisms cultured from diseased human throats. — **4.** H. Richter. Die Relation zwischen Form und Funktion und das teleologische Prinzip in den Naturphänomenen. — **5.** H. Arro. Die Metalloxyde als photo-

chemische Sensibilatoren beim Bleichen von Methylenblaulösung. — **6.** A. Luha. Über Ergebnisse stratigraphischer Untersuchungen im Gebiete der Saaremaa-(Ösel-)Schichten in Eesti (Unterösel und Eurypterusschichten). — **7.** K. Frisch. Zur Frage der Zyklonenvertiefung. — **8.** E. Markus. Naturkomplexe von Alatskivi.

A XIX (1931). **1.** J. Uudelt. Über das Blutbild Trachomkranker. — **2.** A. Öpik. Beiträge zur Kenntnis der Kukruse-(C_2-C_3-)Stufe in Eesti. IV. — **3.** H. Liedemann. Über die Sonnenscheindauer und Bewölkung in Eesti. — **4.** J. Sarw. Geomeetria alused. (Die Grundlagen der Geometrie.)

A XX (1931). **1.** J. Kuusk. Glühaufschliessung der Phosphorite mit Kieselsäure zwecks Gewinnung eines citrallöslichen Düngmittels. — **2.** U. Karell. Zur Behandlung und Prognose der Luxationsbrüche des Hüftgelenks. — **3.** A. Laur. Beiträge zur Kenntnis der Reaktion des Zinks mit Kaliumferrocyanid. I. — **4.** J. Kuusk. Beitrag zur Kalisalzgewinnung beim Zementbrennen mit besonderer Berücksichtigung der estländischen K-Mineralien. — **5.** L. Rinne. Über die Tiefe der Eisbildung und das Auftauen des Eises im Niederungsmoor. — **6.** J. Wilip. A galvanometrically registering vertical seismograph with temperature compensation. — **7.** J. Nuut. Eine arithmetische Analyse des Vierfarbenproblems. — **8.** G. Barkan. Dorpats Bedeutung für die Pharmakologie. — **9.** K. Schlossmann. Vanaduse ja surma mõistetest ajakohaste bioloogiliste andmete alusel. (Über die Begriffe Alter und Tod auf Grund der modernen biologischen Forschung.)

A XXI (1931). **1.** N. Kwaschnin-Ssamarin. Studien über die Herkunft des osteuropäischen Pferdes. — **2.** U. Karell. Beitrag zur Ätiologie der arteriellen Thrombosen. — **3.** E. Krahn. Über Eigenschwingungszahlen freier Platten. — **4.** A. Öpik. Über einige Karbonatgesteine im Glazialgeschiebe NW-Estlands. — **5.** A. Thomson. Wasserkulturversuche mit organischen Stickstoffverbindungen, angestellt zur Ermittelung der Assimilation ihres Stickstoffs von seiten der höheren grünen Pflanze.

A XXII (1932). **1.** U. Karell. An observation on a peculiarity of the cardiac opening reflex in operated cases of cardiospasmus. — **2.** E. Krahn. Die Wahrscheinlichkeit der Richtigkeit des Vierfarbensatzes. — **3.** A. Audova. Der wirkliche Kampf ums Dasein. — **4.** H. Perlitz. Abstandsänderungen nächster Nachbaratome in einigen Elementen und Legierungen bei Umordnung aus der kubischen flächenzentrierten Anordnung in die kubische raumzentrierte oder die hexagonale dichteste Anordnung.

A XXIII (1932). **1.** J. Port. Untersuchungen über die Wirkung der Neutralsalze auf das Keimlingswachstum bezüglich der Abhängigkeit von ihrer Konzentration. — **2.** E. Markus. Chorogenese und Grenzverschiebung. — **3.** A. Öpik. Über die Plectellinen. — **4.** J. Nuut. Einige Bemerkungen über Vierpunktaxiome. — **5.** K. Frisch. Die Veränderungen der klimatischen Elemente nach den meteorologischen Beobachtungen von Tartu 1866—1930.

B I (1921). **1.** M. Vasmer. Studien zur albanesischen Wortforschung. I. — **2.** A. v. Bulmerincq. Einleitung in das Buch des

Propheten Maleachi. 1. — **3.** M. Vasmer. Osteuropäische Ortsnamen. — **4.** W. Anderson. Der Schwank von Kaiser und Abt bei den Minsker Juden. — **5.** J. Bergman. Quaestiunculae Horatianae.

B II (1922). **1.** J. Bergman. Aurelius Prudentius Clemens, der grösste christliche Dichter des Altertums. I. — **2.** L. Kettunen. Lõunavepsa häälik-ajalugu. I. Konsonandid. (Südwepsische Lautgeschichte. I. Konsonantismus.) — **3.** W. Wiget. Altgermanische Lautuntersuchungen.

B III (1922). **1.** A. v. Bulmerincq. Einleitung in das Buch des Propheten Maleachi. 2. — **2.** M. A. Курчинскій (M. A. Kurtschinsky). Соціальный законъ, случай и свобода. (Das soziale Gesetz, Zufall und Freiheit.) — **3.** A. R. Cederberg. Die Erstlinge der estländischen Zeitungsliteratur. — **4.** L. Kettunen. Lõunavepsa häälik-ajalugu. II. Vokaalid. (Südwepsische Lautgeschichte. II. Vokalismus.) — **5.** E. Kieckers. Sprachwissenschaftliche Miscellen. [I.] — **6.** A. M. Tallgren. Zur Archäologie Eestis. I.

B IV (1923). **1.** E. Kieckers. Sprachwissenschaftliche Miscellen. II. — **2.** A. v. Bulmerincq. Einleitung in das Buch des Propheten Maleachi. 3. — **3.** W. Anderson. Nordasiatische Flutsagen. — **4.** A. M. Tallgren. L'ethnographie préhistorique de la Russie du nord et des États Baltiques du nord. — **5.** R. Gutmann. Eine unklare Stelle in der Oxforder Handschrift des Rolandsliedes.

B V (1924). **1.** H. Mutschmann. Milton's eyesight and the chronology of his works. — **2.** A. Pridik. Mut-em-wija, die Mutter Amenhotep's (Amenophis') III. — **3.** A. Pridik. Der Mitregent des Königs Ptolemaios II Philadelphos. — **4.** G. Suess. De Graecorum fabulis satyricis. — **5.** A. Berendts und K. Grass. Flavius Josephus: Vom jüdischen Kriege, Buch I—IV, nach der slavischen Übersetzung deutsch herausgegeben und mit dem griechischen Text verglichen. I. Lief. (S. 1—160). — **6.** H. Mutschmann. Studies concerning the origin of „Paradise Lost".

B VI (1925). **1.** A. Saareste. Leksikaalseist vahekordadest eesti murretes. I. Analüüs. (Du sectionnement lexicologique dans les patois estoniens. I. Analyse.) — **2.** A. Bjerre. Zur Psychologie des Mordes.

B VII (1926). **1.** A. v. Bulmerincq. Einleitung in das Buch des Propheten Maleachi. 4. — **2.** W. Anderson. Der Chalifenmünzfund von Kochtel. (Mit Beiträgen von R. Vasmer.) — **3.** J. Mägiste. Rosona (Eesti Ingeri) murde pääjooned. (Die Hauptzüge der Mundart von Rosona). — **4.** M. A. Курчинскій (M. A. Kurtschinsky). Европейскій хаосъ. Экономическія послѣдствія великой войны. (Das europäische Chaos.)

B VIII (1926). **1.** A. M. Tallgren. Zur Archäologie Eestis. II. — **2.** H. Mutschmann. The secret of John Milton. — **3.** L. Kettunen. Untersuchung über die livische Sprache. I. Phonetische Einführung. Sprachproben.

B IX (1926). **1.** N. Maim. Parlamentarismist Prantsuse restauratsiooniajal (1814—1830). (Du parlementarisme en France pendant la Restauration.) — **2.** S. v. Csekey. Die Quellen des estnischen Verwaltungsrechts. I. Teil (S. 1—102). — **3.** A. Berendts und K.

Grass. Flavius Josephus: Vom jüdischen Kriege, Buch I—IV, nach der slavischen Übersetzung deutsch herausgegeben und mit dem griechischen Text verglichen. II. Lief. (S. 161—288). — **4.** G. Suess. De eo quem dicunt inesse Trimalchionis cenae sermone vulgari. — **5.** E. Kieckers. Sprachwissenschaftliche Miscellen. III. — **6.** C. Vilhelmson. De ostraco quod Revaliae in museo provinciali servatur.

B X (1927). **1.** H. B. Rahamägi. Eesti Evangeeliumi Luteri usu vaba rahvakirik vabas Eestis. (Die evangelisch-lutherische freie Volkskirche im freien Eesti. Anhang: Das Gesetz betreffend die religiösen Gemeinschaften und ihre Verbände.) — **2.** E. Kieckers. Sprachwissenschaftliche Miscellen. IV. — **3.** A. Berendts und K. Grass. Flavius Josephus: Vom jüdischen Kriege, Buch I—IV, nach der slavischen Übersetzung deutsch herausgegeben und mit dem griechischen Text verglichen. III. Lief. (S. 289—416). — **4.** W. Schmied-Kowarzik. Die Objektivation des Geistigen. (Der objektive Geist und seine Formen.) — **5.** W. Anderson. Novelline popolari sammarinesi. I.

B XI (1927). **1.** O. Loorits. Liivi rahva usund. (Der Volksglaube der Liven.) I. — **2.** A. Berendts und K. Grass. Flavius Josephus: Vom jüdischen Kriege, Buch I—IV, nach der slavischen Übersetzung deutsch herausgegeben und mit dem griechischen Text verglichen. IV. Lief. (S. 417—512). — **3.** E. Kieckers. Sprachwissenschaftliche Miscellen. V.

B XII (1928). **1.** O. Loorits. Liivi rahva usund. (Der Volksglaube der Liven.) II. — **2.** J. Mägiste. *oi-*, *ei*-deminutiivid läänemeresoome keelis. (Die *oi-*, *ei*-Deminutiva der ostseefinnischen Sprachen).

B XIII (1928). **1.** G. Suess. Petronii imitatio sermonis plebei qua necessitate coniungatur cum grammatica illius aetatis doctrina. — **2.** С. Штейн (S. v. Stein). Пушкин и Гофман. (Puschkin und E. T. A. Hoffmann.) — **3.** A. V. Kõrv. Värsimõõt Veske „Eesti rahvalauludes". (Le mètre des „Chansons populaires estoniennes" de Veske.)

B XIV (1929). **1.** Н. Майм (N. Maim). Парламентаризм и суверенное государство. (Der Parlamentarismus und der souveräne Staat.) — **2.** S. v. Csekey. Die Quellen des estnischen Verwaltungsrechts. II. Teil (S. 103—134). — **3.** E. Virányi. Thalès Bernard, littérateur français, et ses relations avec la poésie populaire estonienne et finnoise.

B XV (1929). **1.** A. v. Bulmerincq. Kommentar zum Buche des Propheten Maleachi. 1 (1, 2—11). — **2.** W. E. Peters. Benito Mussolini und Leo Tolstoi. Eine Studie über europäische Menschheitstypen. — **3.** W. E. Peters. Die stimmanalytische Methode. — **4.** W. Freymann. Platons Suchen nach einer Grundlegung aller Philosophie.

B XVI (1929). **1.** O. Loorits. Liivi rahva usund. (Der Volksglaube der Liven.) III. — **2.** W. Süss. Karl Morgenstern (1770—1852). I. Teil (S. 1—160).

B XVII (1930). **1.** A. R. Cederberg. Heinrich Fick. Ein Beitrag zur russischen Geschichte des XVIII. Jahrhunderts. — **2.** E. Kieckers. Sprachwissenschaftliche Miscellen. VI. — **3.** W. E.

Peters. Wilson, Roosevelt, Taft und Harding. Eine Studie über nordamerikanisch-englische Menschheitstypen nach stimmanalytischer Methode. — **4.** N. Maim. Parlamentarism ja fašism. (Parliamentarism and fascism.)

B XVIII (1930). **1.** J. Vasar. Taani püüded Eestimaa taasvallutamiseks 1411—1422. (Dänemarks Bemühungen Estland zurückzugewinnen 1411—1422.) — **2.** L. Leesment. Über die livländischen Gerichtssachen im Reichskammergericht und im Reichshofrat. — **3.** А. И. Стендер-Петерсен (Ad. Stender-Petersen). О пережиточных следах аориста в славянских языках, преимущественно в русском. (Über rudimentäre Reste des Aorists in den slavischen Sprachen, vorzüglich im Russischen.) — **4.** М. Курчинский (M. Kourtchinsky). Соединенные Штаты Европы. (Les États-Unis de l'Europe.) — **5.** K. Wilhelmson. Zum römischen Fiskalkauf in Ägypten.

B XIX (1930). **1.** A. v. Bulmerincq. Kommentar zum Buche des Propheten Maleachi. 2 (1, 11—2, 9). — **2.** W. Süss. Karl Morgenstern (1770—1852). II. Teil (S. 161—330). — **3.** W. Anderson. Novelline popolari sammarinesi. II.

B XX (1930). **1.** A. Oras. Milton's editors and commentators from Patrick Hume to Henry John Todd (1695—1801). I. — **2.** J. Vasar. Die grosse livländische Güterreduktion. Die Entstehung des Konflikts zwischen Karl XI. und der livländischen Ritter- und Landschaft 1678—1684. Teil I (S. 1—176). — **3.** S. v. Csekey. Die Quellen des estnischen Verwaltungsrechts. III. Teil (S. 135—150).

B XXI (1931). **1.** W. Anderson. Der Schwank vom alten Hildebrand. Teil I (S. 1—176). — **2.** A. Oras. Milton's editors and commentators from Patrick Hume to Henry John Todd (1695—1801). II. — **3.** W. Anderson. Über P. Jensens Methode der vergleichenden Sagenforschung.

B XXII (1931). **1.** E. Tennmann. G. Teichmüllers Philosophie des Christentums. — **2.** J. Vasar. Die grosse livländische Güterreduktion. Die Entstehung des Konflikts zwischen Karl XI. und der livländischen Ritter- und Landschaft 1678—1684. Teil II (S. I—XXVII. 177—400).

B XXIII (1931). **1.** W. Anderson. Der Schwank vom alten Hildebrand. Teil II (S. I—XIV. 177—329). — **2.** A. v. Bulmerincq. Kommentar zum Buche des Propheten Maleachi. 3 (2, 10 — 3, 3). — **3.** P. Arumaa. Litauische mundartliche Texte aus der Wilnaer Gegend. — **4.** H. Mutschmann. A glossary of americanisms.

B XXIV (1931). **1.** L. Leesment. Die Verbrechen des Diebstahls und des Raubes nach den Rechten Livlands im Mittelalter. — **2.** N. Maim. Völkerbund und Staat. Teil I (S. 1—176).

B XXV (1931). **1.** Ad. Stender-Petersen. Tragoediae Sacrae. Materialien und Beiträge zur Geschichte der polnisch-lateinischen Jesuitendramatik der Frühzeit. — **2.** W. Anderson. Beiträge zur Topographie der „Promessi Sposi". — **3.** E. Kieckers. Sprachwissenschaftliche Miscellen. VII.

B XXVI (1932). **1.** A. v. Bulmerincq. Kommentar zum Buche des Propheten Maleachi. 4 (3, 3—12). — **2.** A. Pridik. Wer war Mutemwija? — **3.** N. Maim. Völkerbund und Staat. Teil II (S. I—III. 177—356).

B XXVII (1932). **1.** K. Schreinert. Johann Bernhard Hermann, Briefe an Albrecht Otto und Jean Paul. I. Teil (S. 1—128). — **2.** A. v. Bulmerincq. Kommentar zum Buche des Propheten Maleachi. 5 (3, 12—24). — **3.** M. J. Eisen. Kevadised pühad. (Frühlingsfeste.) — **4.** E. Kieckers. Sprachwissenschaftliche Miscellen. VIII.

B XXVIII (1932). **1.** P. Põld. Üldine kasvatusõpetus. (Allgemeine Erziehungslehre.) Redigeerinud (redigiert von) J. Tork. — **2.** W. Wiget. Eine unbekannte Fassung von Klingers Zwillingen. — **3.** A. Oras. The critical ideas of T. S. Eliot.

C I—III (1929). **I 1.** Ettelugemiste kava 1921. aasta I poolaastal. — **I 2.** Ettelugemiste kava 1921 aasta II poolaastal. — **I 3.** Dante pidu 14. IX. 1921. (Dantefeier 14. IX. 1921.) R. Gutmann. Dante Alighieri. W. Schmied-Kowarzik. Dantes Weltanschauung. — **II 1.** Ettelugemiste kava 1922. aasta I poolaastal. — **II 2.** Ettelugemiste kava 1922. aasta II poolaastal. — **III 1.** Ettelugemiste kava 1923. aasta I poolaastal. — **III 2.** Ettelugemiste kava 1923. aasta II poolaastal.

C IV—VI (1929). **IV 1.** Ettelugemiste kava 1924. aasta I poolaastal. — **IV 2** Ettelugemiste kava 1924. aasta II poolaastal. — **V 1.** Ettelugemiste kava 1925. aasta I poolaastal. — **V 2.** Ettelugemiste kava 1925. aasta II. poolaastal. — **VI 1.** Ettelugemiste kava 1926. aasta I poolaastal. — **VI 2.** Ettelugemiste kava 1926. aasta II poolaastal.

C VII—IX (1929). **VII 1.** Ettelugemiste kava 1927. aasta I poolaastal. — **VII 2.** Ettelugemiste kava 1927. aasta II poolaastal. — **VIII 1.** Ettelugemiste kava 1928. aasta I poolaastal. — **VIII 2.** Ettelugemiste kava 1928. aasta II poolaastal. — **IX 1.** Ettelugemiste kava 1929. aasta I poolaastal. — **IX 2.** Ettelugemiste kava 1929. aasta II poolaastal. — **IX 3.** Eesti Vabariigi Tartu Ülikooli isiklik koosseis 1. detsembril 1929.

C X (1929). Eesti Vabariigi Tartu Ülikool 1919—1929.

C XI—XIII: *ilmuvad hiljemini* (*paraîtront plus tard*).

C XIV (1932). Tartu Ülikooli ajaloo allikaid. I. Academia Gustaviana. a) Ürikuid ja dokumente. (Quellen zur Geschichte der Universität Tartu (Dorpat). I. Academia Gustaviana. a) Urkunden und Dokumente). Koostanud (herausgegeben von) J. Vasar.

C XV (1932). L. Villecourt. L'Université de Tartu 1919—1932.

---

7. aprillil 1932. a. „Toimetuste" toimkond on otsustanud, et kõigi tööde tiitellehtedel ilmumiskoht peab esinema eesti keeles.

Le 7 avril 1932, le Comité de rédaction a décidé que dorénavant sur les frontispices de tous les ouvrages publiés dans les „Acta et Commentationes" le lieu d'impression doit être donné en estonien.

TARTU ÜLIKOOLI TOIMETUSED ilmuvad kolmes seerias:

A: Mathematica, physica, medica. (Matemaatika-loodusteaduskonna, arstiteaduskonna, loomaarstiteaduskonna ja põllumajandusteaduskonna tööd.)

B: Humaniora. (Usuteaduskonna, filosoofiateaduskonna ja õigusteaduskonna tööd.)

C: Annales. (Aastaaruanded.)

Ladu: Ülikooli Raamatukogus, Tartus.

LES PUBLICATIONS DE L'UNIVERSITÉ DE TARTU (DORPAT) se font en trois séries:

A: Mathematica, physica, medica. (Mathématiques, sciences naturelles, médecine, sciences vétérinaires, agronomie.)

B: Humaniora. (Théologie, philosophie, philologie, histoire, jurisprudence.)

C: Annales.

Dépôt: La Bibliothèque de l'Université de Tartu Estonie.
