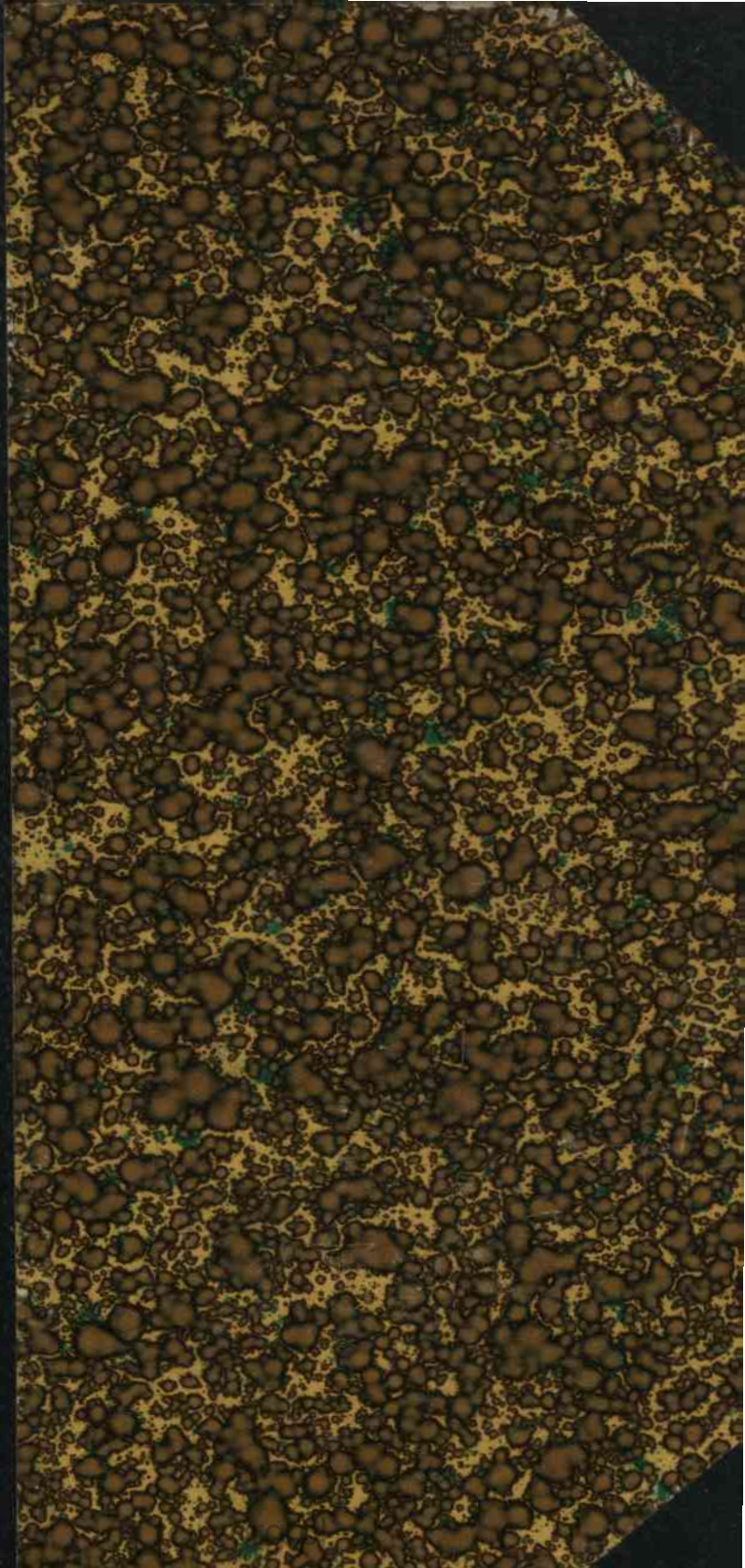
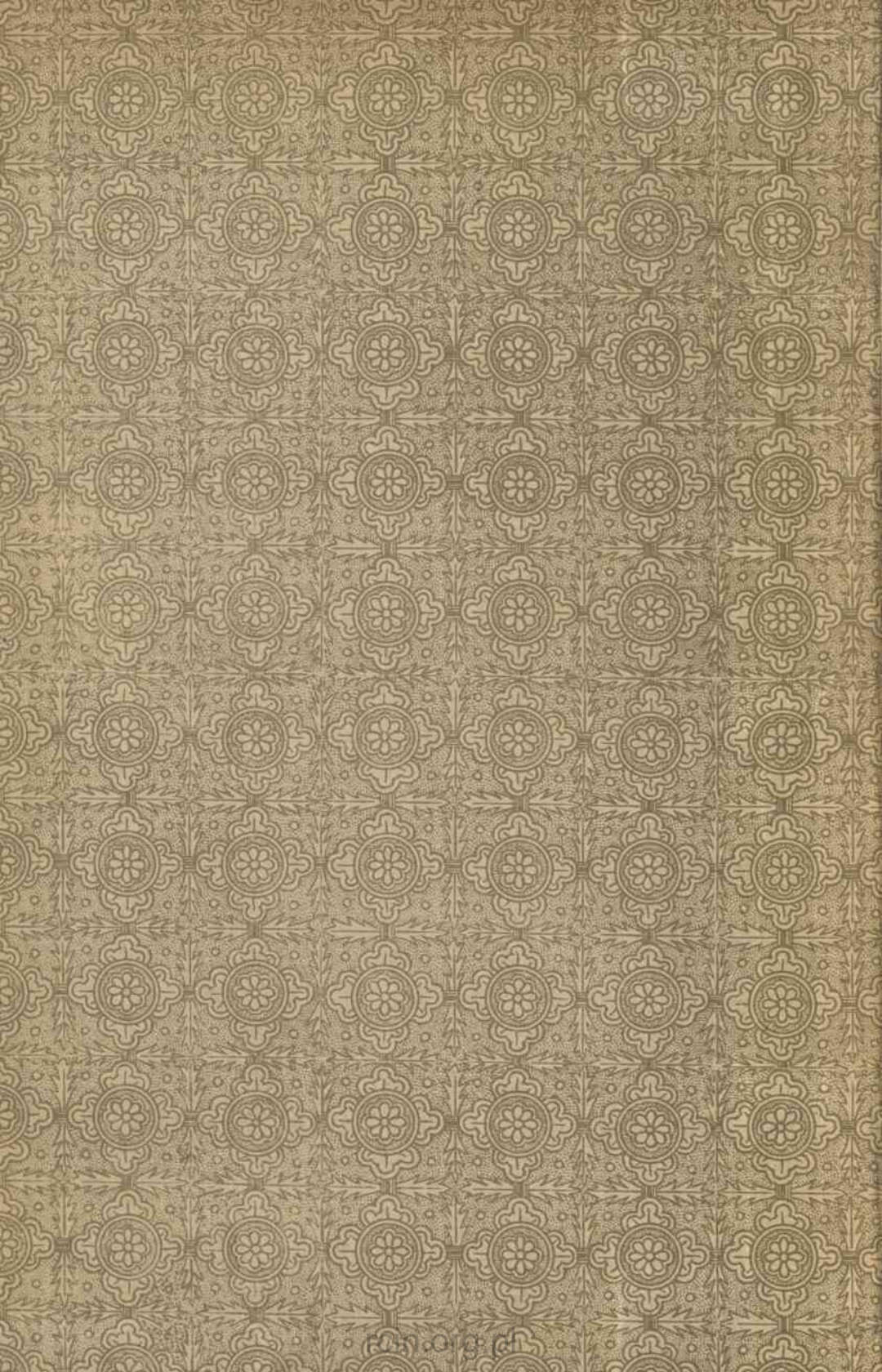
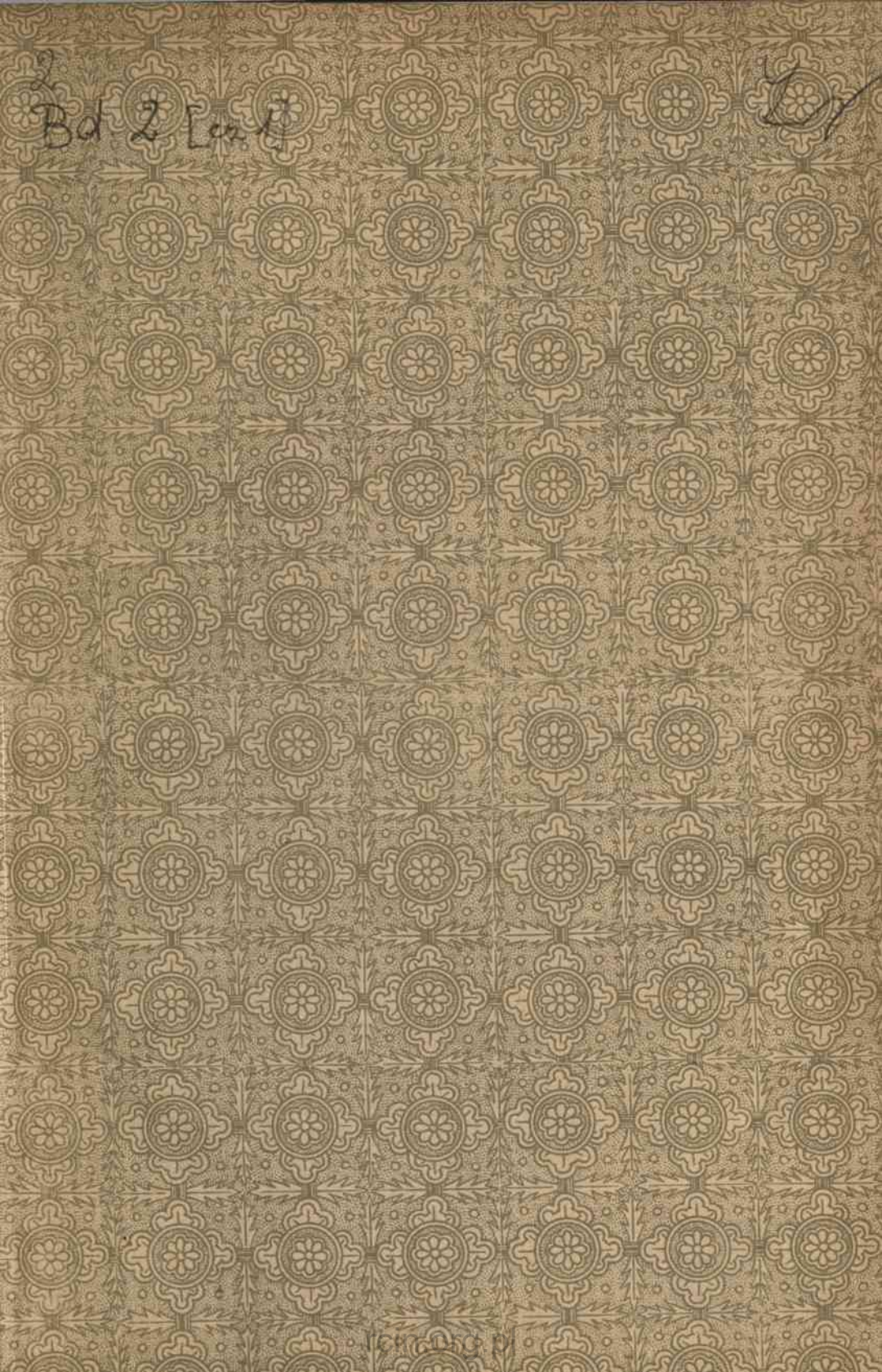


F.W.







2  
Bd 2 L. 1

2

inw. 2.694 2. [ca. 1] 2.694 II [ca. 1] K. 27/53 ± 1-2 a b  
afa: 3  
ka: 14 90,-

## Kapitel I.

### Die Wachsthumsbewegung.

#### § 1. Allgemeines.

Der zureichende Betriebsstoffwechsel ist die unerlässliche Voraussetzung für alle Thätigkeit und somit für alle Leistungen, die durch Vermittlung und im Dienste der Pflanze vollbracht werden. Zu diesen Leistungen zählt auch das Wachstum, also diejenige Wachsthumsbewegung, durch deren regulatorische Leitung und Verwendung der specifische Entwicklungsgang der Pflanze erzielt wird. Diese und andere allgemeine Beziehungen sind in der Einleitung (Bd. I, Kap. I) geschildert, auf die hier verwiesen werden muss. An dieser Stelle ist u. a. auch hervorgehoben, dass, wie es nicht anders sein kann, die erblich überkommenen Eigenschaften — sagen wir kurz die specifische Organisation oder specifische Structur — den Verlauf der Ontogenese bestimmen, dass ferner Hand in Hand mit dem Fortschreiten der Entwicklung selbstthätig und selbstregulatorisch eine Verstellung der maassgebenden Constellationen erzielt und dadurch die formative Thätigkeit in der für eine jede Pflanzenart specifischen Weise gelenkt wird. Leider haben wir aber nicht eine genügende Einsicht in das Lebensgetriebe, um, wie es bei einem wohlbekannten Mechanismus möglich ist, die Leistungen als nothwendige Folge aus den maassgebenden Constellationen, also aus Bau und Betrieb, ableiten zu können. Desshalb ist auch eine solche deductive Behandlung unmöglich, mit der das ideale Ziel der Physiologie und die Möglichkeit einer leichten Orientirung in der Mannigfaltigkeit der Leistungen erreicht sein würde.

Um aber bei einer derartigen Sachlage ein Bild unserer Erfahrungen und Auffassungen zu entwerfen, dürfte es vortheilhaft sein, unter Abstraction von morphologischen Besonderheiten zunächst das Wesen und den Verlauf der formativen Wachsthumsthätigkeit unter normalen und constanten Aussenbedingungen zu kennzeichnen und darauf (Kap. II) die mechanische Ausführung des Wachsens, also die allgemeine Wachsthumsmechanik zu behandeln. Das Kap. VI ist dann der Bedeutung und dem Einfluss der äusseren Bedingungen (Factoren), Kap. VII den inneren Factoren gewidmet.

Das Kap. VII umfasst naturgemäss die schwierigsten Probleme, in die eine tiefere Einsicht nur theilweise und immer nur in lückenhafter Weise gewonnen ist. Denn es handelt sich um die Gesammtheit des verwickelten Waltens und

Schaffens, durch das die Thätigkeiten und Leistungen erzielt und regulirt werden. Zu den mitwirkenden Factoren zählen somit auch die mannigfaltigen (auslösenden und mechanischen) Wechselwirkungen zwischen den Organen, zwischen den Zellen und innerhalb des Protoplasten, durch welche die Partialfunctionen regulatorisch gelenkt und je nach den Zielen in verschiedener Weise zu einheitlichem Zusammenwirken combinirt werden (Bd. I, § 4; II, Kap. VII).

In einer jeden formativen Leistung tritt uns das Resultat der Eigenthätigkeit des Organismus, also eine Automorphose, entgegen, und dieses ist auch dann der Fall, wenn durch die äusseren Bedingungen die formative Wachsthumsthätigkeit im zeitlichen Verlaufe modificirt oder in andere Bahnen gelenkt wird. Demgemäss ist, wenn wir von Photomorphose, Chemomorphose, Barymorphose u. s. w. reden, zunächst nur die Qualität des äusseren Anstosses gekennzeichnet, aber damit keine Einsicht in die Kette von Actionen und Factoren gewonnen, die zu der Modification der Thätigkeit und zu dem endlichen Erfolge führte (I, § 4; II, Kap. VI und VII). Jedoch auch ohne eine nähere Einsicht in die Causalverkettungen sind diese und ähnliche Erfahrungen von hoher Bedeutung, da sie in jedem Falle spezifische Eigenschaften und Fähigkeiten kennzeichnen. Auch ist es möglich, auf Grund solcher Erfahrungen die Existenzbedingungen eines Organismus zu präcisiren und die Bedeutung bestimmter Aussenbedingungen für die Hemmung oder Förderung der Wachsthumsthätigkeit oder für die Erzielung bestimmter formativer Erfolge zu beurtheilen.

Nach der Erreichung und der Fixirung der äusseren Form durch morphogenes oder formatives Wachsthum können sich natürlich im Inneren noch Wachsthumsprozesse abspielen (ausbauendes oder inneres Wachsthum). Es genügt, hier an das gleitende Wachsthum gewisser Zellen (II, § 13), an die Verdickung von Zellwänden, an die Bildung und das Wachsthum von Stärkekörnern, sowie von Krystallen (Calciumoxalat, Proteinkrystalle) zu erinnern. In dem letztgenannten Falle handelt es sich offenbar um ein einfaches Auskrystallisiren, das nur die Production oder die Zusammenführung der bezüglichen Stoffe voraussetzt. Dagegen kommt vielleicht schon bei der Stärke, jedenfalls aber bei der Bildung und dem Wachsthum der Zellwand, die besondere organisatorische Thätigkeit des Protoplasten in Betracht. Jedoch dreht es sich auch bei der Zellhaut um ein an sich nicht lebendiges Product, um eine Partialfunction, in die im allgemeinen eher eine Einsicht zu gewinnen sein wird, als in das verwickelte Getriebe des lebendigen Protoplasten (I, Kap. II). Wie dieses, bietet auch das damit verknüpfte Wachsen des Protoplasten und seiner Organe das fundamentale, aber auch das schwierigste Problem der organisatorischen Thätigkeit. Auf dieses vitale Getriebe in dem normalen, beziehungsweise in dem dauernd oder transitorisch modificirten Protoplasten stossen wir auch immer bei dem Studium der überaus mannigfaltigen Wechselwirkungen der Zellen. Auch hierbei ist es klar, dass die in dem Protoplasten sich abspielenden Vorgänge noch schwieriger zu präcisiren sind, als die Mittel, durch welche die wechselseitige Beeinflussung von Zellen oder Organen erzielt wird.

Die mannigfachen Wachsthumsvorgänge lassen sich natürlich nach der formalen Erscheinung, nach Vermittlung und Ausführung, nach Zielen und Zwecken

in verschiedener Weise rubriciren. Jedoch ist es z. B. nicht nöthig, für Wachstum mit oder ohne Zelltheilung oder durch Zellverschmelzung besondere Kunstausdrücke einzuführen<sup>1)</sup>. Von Wachstum durch Intussusception und Apposition wird in II, Kap. II, von gleitendem Wachsen in II, § 13 die Rede sein. Es liegt übrigens in der Natur der Sache, dass es keine übergangslosen Abgrenzungen geben kann. Zudem liegt es in der Hand des Menschen, »Wachstum« im engeren oder weiteren Sinne zu umgrenzen. Jedoch wird man im allgemeinen alle formativen Vorgänge, die zu einer bleibenden Aenderung der Gestaltung führen, als Wachstum bezeichnen. Ein solcher Vorgang ist der Regel nach mit einer Volumzunahme verknüpft, die z. B. auch dann eintritt, wenn ein Gewebecomplex nur durch Vergrößerung der luftführenden Intercellularen, also ohne Zunahme der organisirten Masse wächst. Vergrößert sich aber ein Organ in einer Richtung, während es gleichzeitig in einer anderen Richtung an Durchmesser abnimmt (vgl. II, § 4), so kann eine bleibende Formänderung ohne Zunahme des Volumens zu Stande kommen.

Nach dem hier und an anderen Stellen (I, Kap. I; II, Kap. II u. s. w.) Gesagten ist es selbstverständlich, dass das organisatorische Wachsen das Resultat einer verwickelten Thätigkeit ist, in welcher Energiewechsel, Stoffwechsel und realisirte Leistungen in wechselseitiger Verkettung und Regulation zusammenwirken. Bei richtiger Würdigung dieser Beziehungen ergibt sich ohne weiteres, dass und warum der Energie- und Stoffwechsel zwar unerlässliche Bedingungen sind, jedoch auch bei Fortdauer beider das Wachstum dauernd oder zeitweise zum Stillstand kommen kann. Auch in einer Fabrik kann die Arbeit ruhen, obgleich die Dampfmaschine im Gange ist und somit die generelle Betriebskraft zur Verfügung steht. Beide, Fabrik und Organismus, können natürlich ihre Thätigkeit auf die Dauer nur dann aufrecht halten, wenn das zu verarbeitende Material und die Betriebsenergie in zureichender Weise zur Verfügung stehen und dementsprechend zugeführt werden. Damit ist also auch die Bedeutung des Nahrungsgewinnes für den Stoffwechsel und für die Leistungen des Organismus im allgemeinen gekennzeichnet.

Wachstumsthätigkeit und alles was damit erreicht wird (also auch jede Entwicklung) bilden einen integrierenden Theil der Physiologie, dessen causale Erforschung nur unter Berücksichtigung des ganzen vitalen Betriebes möglich ist. In diesem Sinne ist auch die Sachlage in der Botanik schon seit langer Zeit aufgefasst und gehandhabt<sup>2)</sup>; ja schon zu Anfang des 19. Jahrhunderts hatte ein grosser Theil der experimentellen Untersuchungen die causale Erforschung

1) Vgl. Wiesner, *Elementarstructur* 1892, p. 194, 222; Roux, *Ergebnisse d. Anatomie u. Entwicklungsgesch.* von Merkel u. Bonnet 1892, Bd. 2, p. 434; *Programm d. Forschungsmethoden d. Entwicklungsmechanik* 1897, p. 28. — Auf die Verschiedenartigkeit des Wachstums wurde auch schon hingewiesen von Meyen, *Pflanzenphysiol.* 1838, Bd. 2, p. 336.

2) Vgl. u. a. die I. Aufl. dieses Werkes 1884, Bd. I, Einleitung, Bd. II, Kap. 4, 5 u. s. w.; Sachs, *Lehrbuch der Botanik* 1873; Vöchting, *Ueber Organbildung im Pflanzenreich* 1878, p. 4, 241 u. s. w. — An verschiedenen Stellen ist auch nicht nur auf das praktisch erreichte Rücksicht genommen, sondern auch auf die ferneren und endlichen Ziele hingewiesen. Bemerkenswerth ist auch, trotz vieler Irrthümer im Einzelnen, das Streben Hofmeister's (*Allgem. Morphologie* 1868), die morphologische Entwicklung und Gestaltung thunlichst auf physiologischen Boden zu stellen. Andererseits versuchte z. B. Nägeli (*Die Stärkekörner* 1858) die Wachstumsmechanik und die spezifische Gestaltung der Stärkekörner sogar bis auf die molecularen Vorgänge zu verfolgen und aus diesen zu erklären (vgl. dieses Buch Bd. II, § 10).

einzelner bestimmt gerichteter Wachsthumsvorgänge zum Ziele. Erfreulicherweise sind solche physiologischen Studien in jüngerer Zeit auch auf zoologischem Gebiete von verschiedenen Forschern (Roux, O. und R. Hertwig, Herbst, Driesch, Loeb etc.) energisch und zielbewusst in Angriff genommen, während sich bisher die Thierphysiologie fast nur mit den anderweitigen Functionen (Erhaltungsfunktionen) des Organismus beschäftigt hatte<sup>1)</sup>. Diese Beschränkung kann indess keinen zureichenden Grund abgeben, die Entwicklungsphysiologie, oder wie sie Roux<sup>2)</sup> nennt, die Entwicklungsmechanik, als eine von der Physiologie abzutrennende Disciplin hinzustellen.

Im Princip kommen in diesen zoologischen entwicklungsmechanischen Arbeiten dieselben Fragestellungen und Forschungsmethoden zur Anwendung, wie in den analogen pflanzenphysiologischen Studien. Auch darf wohl behauptet werden, dass die verschiedenen theoretischen Erörterungen dieser Probleme (Driesch, Roux etc.) nur mit den Factoren operiren, die dem Wesen nach in der Pflanzenphysiologie nicht nur anerkannt, sondern auch practisch angewandt wurden und werden.

## § 2. Der Verlauf des Wachsthums unter constanten Aussenbedingungen.

Der spezifische Verlauf der Ontogenese der ganzen Pflanze und der einzelnen Organe lehrt ohne Weiteres, dass die Mannigfaltigkeit der Formenwandlung, der Neubildung und der endlichen Gestaltung erzielt wird, indem die Wachsthumsthätigkeit in selbstregulatorischer Weise örtlich und zeitlich in verschiedenem Maasse einsetzt und thätig ist<sup>3)</sup>. Dabei ist bei der Mehrzahl der Pflanzen (den Somatophyten) die Bildungsthätigkeit auf die Herstellung und den Ausbau von ausgewachsenen Körperteilen und Organen berechnet. Jedoch lehren Bacterien, Spirogyra, Oscillaria und andere Asomatophyten, dass eine Differencirung in ausgewachsene (somatische) und wachstumsthätige (asomatische, embryonale) Theile keine generelle und unbedingte Nothwendigkeit ist. Denn bei den Asomatophyten vermag jede einzelne Zelle den embryonalen Zustand zu bewahren und sich demgemäss in derselben Weise wie die Ahnen durch Wachstum und Theilung fortzubilden und zu vermehren. Ein solches Verhalten ist indess nur bei kleinen und niederen Organismen möglich, da die Ausgestaltung von Organen und Geweben besonderer morphologischer und functioneller Bedeutung eine bestimmte Differencirung fordert (vgl. Bd. I, § 6), da ferner die embryonalen Zellen ungeeignet sind, um bei grösseren Pflanzen die genügende Festigkeit und Tragfähigkeit herzustellen (II, Kap. IV).

1) Uebrigens wurde z. B. von Cl. Bernard (*Leçons s. l. phénomènes d. l. vie* 1885, Bd. I, p. 390) die causale Aufhellung der Entwicklungsprocesse nachdrücklich als eine der Aufgaben der Thierphysiologie bezeichnet.

2) W. Roux, *Programm u. Forschungsmethoden d. Entwicklungsmechanik* 1897, p. 171 und die hier citirte Literatur. — Uebrigens kommt es nicht auf Namen, sondern auf Thaten an. Ueber den Umfang der Physiologie in unserem Sinne vgl. Pfeffer, *Physiologie* II. Aufl., Bd. I, p. 8. Ferner z. B. H. Driesch, in *Ergebnisse d. Anatom. u. Entwicklungsgesch.* von Merkel u. Bonnet 1898, Bd. 8, p. 742.

3) Auf den morphologischen Aufbau, sowie auf die Entwicklungsgeschichte etc. haben wir nicht einzugehen. Man vgl. hierüber z. B. Hofmeister, *Allgem. Morphologie* 1868; Goebel, *Vergl. Entwicklungsgeschichte d. Pflanzenorgane* 1883, *Organographie der Pflanzen* 1898.



Da aber die somatischen Theile nicht fortbildungsfähig sind und nach kürzerer oder längerer Lebensdauer unvermeidlich dem Tode anheimfallen<sup>1)</sup>, so ist bei den Somatophyten die Conservirung embryonaler Zellen unerlässlich für die Erhaltung der Art. In der That sind Eizelle, Spore, Steckling und andere Vermehrungsmittel nur durch ihren embryonalen Zustand, bezw. durch den Besitz von embryonalen Theilen zur Fortbildung und zur Reproduction eines neuen Individuums befähigt. Jedoch ist es bei den Somatophyten nicht nur auf die Production der sich von den Mutterpflanzen ablösenden Fortpflanzungsmittel abgesehen, sondern zumeist auch auf die Erhaltung von embryonalen Zellen und Geweben, die im Verbands und im Anschluss an die auswachsenden Theile eine weitere Fortbildung und Ausgestaltung einzelner Organe und des Individuums ermöglichen. Auf diese Weise pflegen die meisten Asomatophyten bis an ihr Lebensende zu wachsen und zu produciren. Das wird bekanntlich durch das Urmeristem (Vegetationspunkte und Vegetationszonen) vermittelt, das sich in seiner Thätigkeit selbst dauernd verjüngt und zugleich für die Schaffung des Zellenmaterials sorgt, durch dessen Fortbildung und Ausgestaltung der Zuwachs der bestehenden Theile, sowie die Production von neuen Organen besorgt wird. In dieser Weise arbeitet das conservirte embryonale Gewebe sowohl bei einjährigen Pflanzen als auch bei Bäumen, bei denen alljährlich neue Triebe entstehen und die absterbenden Blätter durch neue ersetzt werden, bei denen ferner das Dickenwachsthum von Holz und Rinde durch den Cambiumring vermittelt wird. Aber nicht nur in diesem, sondern auch in vielen anderen Fällen werden intercalare Vegetationszonen von kurzer oder langdauernder Thätigkeit zur Erreichung bestimmter Ziele und Zwecke ausgebildet<sup>2)</sup>.

In diesem dauernden Wachsen und Neugestalten besitzt die Mehrzahl der Pflanzen, im Vereine mit der Fixirung an die Scholle, Eigenschaften, durch die ihrem Lebenslaufe ein wesentlich anderer Character aufgeprägt wird, als dem der Thiere, die noch lange fortleben, nachdem die äussere Gestaltung vollendet ist. Jedoch handelt es sich auch in dieser Hinsicht nicht um einen durchgreifenden Unterschied zwischen beiden Reichen, denn unter den niederen animalischen Organismen fehlt es nicht an solchen (Infusorien etc.), bei denen die Differencirung eines somatischen Theiles nicht zu Stande kommt.

In allen Fällen aber folgt aus der empirischen Erfahrung, dass jedes Lebewesen von Seinesgleichen abstammt, dass die Continuität der fortbildungsfähigen, d. h. der embryonalen Substanz des Keimplasmas (I, p. 49; II, Kap. VII) für die Erhaltung des Lebendigen unerlässlich ist, oder mit anderen Worten ausgedrückt, dass die consecutiven Generationen durch die embryonale Substanz zu einem einheitlichen, sich rhythmisch wiederholenden Lebensprocess verknüpft sind. Da aber die Ontogenese einer Species immer wieder mit derselben embryonalen Substanz, derselben bestimmt organisirten Masse beginnt, so ist damit auch immer wieder dieselbe Entwicklungsbahn vorgeschrieben.

Diese Wiederholung vollführen bei den Somatophyten natürlich nicht diejenigen

1) Ueber die Lebensdauer somatischer und embryonaler Zellen vgl. II, § 64.

2) Bspl. u. a. bei Goebel, Entwicklungsgesch. d. Pflanzenorgane 1888, p. 153, 179, 212 etc.; Hofmeister, Allgem. Morphol. 1868, p. 420, 465 u. s. w. Einige Angaben auch in II, § 3.

Zellen, die zur Formirung der verschiedenen somatischen Organe und Gewebe dienen und demgemäss bis zu der endlichen Ausbildung einen specifisch gelenkten Entwicklungsgang durchlaufen. In diesem Entwicklungsgang wird dann häufig ein sehr ansehnliches Wachstum ausgeführt, durch welches z. B. die embryonale Anlage eines Internodiums von Humulus, Phaseolus u. s. w. um mehr als das Hundertfache verlängert und ebenso eine winzige Blattanlage zu einem mächtigen Laubblatt ausgestaltet wird. Der Beginn solcher Ausgestaltung (Streckung) ist gewöhnlich von Zelltheilung begleitet, die mehr und mehr nachlässt, so dass gerade das schnellste und ausgiebigste Wachstum vorwiegend oder allein durch Zellstreckung erreicht wird (Definition von Wachstumsschnelligkeit siehe II, § 5).

Bei solchem Walten wird somit die schnellste Wachstumsbewegung in der Streckungszone ausgeführt und es genügt demgemäss eine geringe Zuwachsthätigkeit im Urmeristem, um einen sehr ansehnlichen Gesamtzuwachs zu erzielen (vgl. II, § 3). Jedoch arbeiten nicht alle Pflanzen und Pflanzentheile nach diesem Schema, das ohnehin nicht für die Asomatophyten passt, unter denen z. B. die Bacterien eine ungemein schnelle Zuwachsbewegung in den embryonalen Zellen vollbringen (II, § 5). Ferner ist bei vielen sehr schnell wachsenden Pilzfäden (*Botrytis*<sup>1)</sup>, *Mucorineen*<sup>2)</sup>, *Aspergillus* u. s. w.) das Wachstum auf den äussersten Spitzenthail, auf eine Zone beschränkt, deren Länge theilweise nicht einmal den geringen Durchmesser der Pilzhyphe zu erreichen scheint. Aehnliche Verhältnisse finden sich z. B. bei gewissen Algen (*Vaucheria*, *Caulerpa*<sup>3)</sup> etc.), bei Moosprotonemen, bei Rhizoiden, sowie auch bei Wurzelhaaren<sup>4)</sup>, also bei Organen von Phanerogamen. Jedenfalls nimmt also Sachs<sup>5)</sup> mit Unrecht an, dass in dem embryonalen Scheitel nie die ausgiebigste Zuwachsbewegung liege und liegen könne. Uebrigens wird nach *Westermaier*<sup>6)</sup> auch bei verschiedenen Gefässkryptogamen das schnellste Wachstum (Volumzunahme) in der Scheitelzelle oder nahe bei dieser ausgeführt.

Thatsächlich ist es gar nicht möglich, dass alle Pflanzen und Pflanzentheile nach einer eng begrenzten Schablone arbeiten. So bieten die einzelligen Somatophyten *Vaucheria*, *Mucor* etc. ein Beispiel, dass zwar der ganze Protoplast den embryonalen Zustand bewahrt, das Wachstum der Zellhaut und somit der Pflanze aber nur an der Spitze stattfindet. Dasselbe ist der Fall bei *Aspergillus*, *Penicillium*, *Sphacelaria*<sup>7)</sup> etc., bei welchen aber in einiger Entfernung von der Spitze, in den ausgewachsenen Theilen, eine Fächerung der Zelle eintritt. Da-

1) Reinhardt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 494, 554 und die dort citirte Lit.; Eidam, Cohn's Beiträge 1887, Bd. 4, p. 209.

2) Errera, Bot. Zeitung 1884, p. 535, 564.

3) Askenasy, Neue Methode, d. Vertheilung d. Wachstumsintensität zu bestimmen 1878, p. 28 (Separat a. Verhdlg. d. naturw.-med. Vereins zu Heidelberg, N. S. Bd. II. Heft 2); Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 274; Reinke, Ueber *Caulerpa* 1899, p. 71 (Separat a. Wissenschaftl. Meeresunters., Kiel N. F. Bd. 5).

4) Haberlandt, Function u. Lage des Zellkerns 1887 u. Oesterr. Bot. Zeitschrift 1889, Nr. 3; Reinhardt l. c., p. 552; Sokolowa, Wachstum d. Wurzelhaare u. Rhizoiden 1897.

5) Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 1887, II. Aufl., p. 358.

6) *Westermaier*, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879—81, Bd. 12, p. 439.

7) Geyler, Jahrb. f. w. Bot. 1865—66, Bd. 4, p. 479; Pringsheim, Ueber d. Gang d. morphol. Differencirung d. *Sphacelarien*-Reihe 1873, p. 145.

gegen schliessen sich Characeen, Pterothamnion, Callithamnion u. s. w.<sup>1)</sup> den Laubsprossen darin an, dass die von der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmente durch fernere, und z. Th. durch sehr erhebliche Streckung ihre definitive Ausgestaltung gewinnen. Auch bei vielen Hutpilzen und anderen grösseren Pilzen<sup>2)</sup> findet ein sehr ansehnliches Streckungswachstum statt.

In dem Entwicklungsgang, wie er nun einmal für die Spross- und Wurzelsysteme der Blütenpflanzen üblich ist, werden natürlich zunächst mit Hilfe der embryonalen Zellen die Anlagen geschaffen und damit Zahl und Stellung der Organe bestimmt, die dann durch weitere Fortbildung ihre endliche Gestaltung erreichen. Man kann desshalb mit Sachs<sup>3)</sup> den erstgenannten Abschnitt als morphologische Periode, den folgenden Abschnitt als physiologisch-ökologische Periode bezeichnen. Nur darf man nicht vergessen, dass die Entwicklung continuirlich ist und dass demgemäss keine scharfe Abgrenzung dieser Perioden möglich ist.

Auch lässt sich keine scharfe Grenze zwischen somatischen und embryonalen Zellen ziehen. Denn abgesehen davon, dass unter Umständen typische Vegetationspunkte für immer ruhen, giebt es zahlreiche Beispiele dafür, dass Zellen normalerweise den somatischen Character annehmen und bewahren, bei Verletzungen und anderen Eingriffen aber zur embryonalen Thätigkeit zurückkehren (II, § 47). Ebenso werden Somatophyten und Asomatophyten durch Uebergangsglieder verknüpft. Zu diesen zählt u. a. die schon erwähnte Vaucheria mit ihrem embryonalen Protoplasten. Ausserdem begnüge ich mich mit dem Hinweise, dass z. B. gewisse Schimmelpilze als Somatophyten, in der Hefeform (II, § 32) aber als Asomatophyten wachsen.

In diesen und anderen Erwägungen ist es begreiflich, dass der Character der Zelle nicht in allen Fällen durch das mikroskopische Bild gekennzeichnet wird. Allerdings sind die Zellen in den typischen Vegetationspunkten der höheren Pflanzen durch die reichliche Ausstattung mit Protoplasmamasse und durch einen relativ ansehnlichen Kern ausgezeichnet. Dass aber dieses nicht eine generelle Bedingung für die embryonale Eigenschaft ist, lehren z. B. die Zellen von Spirogyra, die neben der dauernden Selbstverjüngung die Gesamtheit der vitalen Functionen zu vollbringen haben. Es muss also dahingestellt bleiben, ob die besagte Gestaltung im Urmeristem hauptsächlich darauf berechnet ist, das Streckungswachstum unter Bildung von Vacuolen, also ohne wesentliche Vermehrung der Protoplasmamasse auszuführen (I, p. 36), oder ob, was wahrscheinlicher ist, diese Zusammendrängung des Protoplasten auf kleinen Raum noch anderweitige Bedeutung hat (II, Kap. II und III).

Immer liegt es aber im Wesen der Entwicklung, dass jede Zelle und jedes Zellenstück, jedes Organ, sowie die ganze Pflanze aus inneren Ursachen einen specifischen Entwicklungsgang (Ontogenese), die »Entwicklungsperiode« oder

1) Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Bd. I, p. 60; Askenasy, l. c. p. 28.

2) de Bary, Morphol. u. Biologie d. Pilze 1884, p. 53; A. Möller, in Schimper's botan. Mitthlg. a. d. Tropen 1895, Heft 7, p. 119 etc.

3) Eine nähere Ausmalung für dieses Schema bei Sachs, Flora 1893, p. 217. Uebrigens sind diese Verhältnisse bereits von Harting (Linnaea 1847, Bd. 49, p. 474) in den Hauptzügen richtig gesehen und gedeutet. Vgl. Wiesner, Sitzungsab. d. Wiener Akad. 1883, Bd. 58, Abth. 4, p. 464.

»grosse Periode«<sup>1)</sup> schnell oder langsam durchlaufen. In dieser Entwicklungsperiode, die einen Anfang und ein Ende hat, wird naturgemäss die Thätigkeit in irgend einer Phase ein Maximum erreichen, gleichviel ob die Curve secundäre Maxima aufzuweisen hat oder nicht. Es gilt dieses übrigens ebenso für die Entwicklung der Pflanzen, wie für die Entwicklung des Menschen, dessen geistige und körperliche Fähigkeiten mit der allmählichen Ausbildung in irgend einer Periode des Lebens zu dem Höhepunkt gelangen. Auch ist es selbstverständlich, dass die grosse Periode der einzelnen Organe und Functionen einen zeitlich und räumlich verschiedenen Verlauf nimmt.

Es genügt darauf hinzuweisen, dass z. B. die Entwicklung eines Internodiums häufig einer Curve mit einem einzelnen Maximum entspricht, während sich z. B. in der Entwicklungsperiode eines Baumes in Folge der Ruhezeiten alljährlich ein Minimum einstellt (II, § 59). Dabei erreicht aber die Massenproduction erst in einem gewissen höheren Lebensalter den Maximalwerth<sup>2)</sup>, und erst nach einer Reihe von Jahren tritt Blühen und Fruchten ein<sup>3)</sup>. Ferner pflegen die Blätter und ebenso die Internodien<sup>4)</sup> an jedem Triebe von der Basis ab an Grösse zuzunehmen. Auch nimmt gewöhnlich die Länge der Zellen von der Basis der Triebe ab gerechnet, sowie in den successiven Jahresringen bis zu einem Maximum zu, um weiterhin wieder zurückzugehen<sup>5)</sup>.

Dieses und anderes ist das Resultat eines regulatorischen und correlativen Waltens (II, Kap. VII), durch das auch schon der Ort und die Grösse der embryonalen Anlagen bestimmt wird. Dass aber die Grösse einer Anlage zwar auch, jedoch nur in gewissen Grenzen, maassgebend ist, ergibt sich u. a. daraus, dass eine Anlage, die normal ein Niederblatt liefert, in Folge von correlativen Reizen zu einem Laubblatt werden kann (II, § 45). Desshalb ist es aber doch möglich, dass, wie es nach Harting<sup>6)</sup> und Moll zutrifft, die geringere Länge der basalen Internodien an einem Zweige wesentlich durch die Verwendung einer geringeren Menge von embryonalen Zellen erzielt wird. Doch lehrt z. B. ein Vergleich der Nodien und Internodien von Nitella, sowie von höheren Pflanzen, dass in consecutiven Gliedern auch das Streckungswachsthum in einem ungleichen Maasse thätig sein kann.

1) Diese Verhältnisse wurden richtig erkannt von Harting (Linnaea 1847, Bd. 49, p. 447, 557; Waarnemingen over d. groei van den plantenstengel 1867. Vgl. darüber Sachs, Arbeit. d. Würzburger Instituts 1874, Bd. I, p. 490 u. Wiesner, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1883, Bd. 88, Abth. 1, p. 464) und von Sachs (1874 l. c., Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 344) näher studirt. Sachs (Lehrbuch 1873, III. Aufl., p. 734) wandte die Bezeichnung »grosse Periode« an.

2) Vgl. R. Hartig, Lehrbuch d. Anat. u. Physiol. 1894, p. 259, 267.

3) Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1884, II. Th., p. 127; Möbius, Lehre von d. Fortpflanzung d. Gewächse 1897, p. 88.

4) Die sog. Längenperiode der Internodien war schon Hales (Statik d. Gewächse 1784, p. 484) bekannt und wurde von Moll (De invloed van Celdeeling en Cellstrecking op den Groei 1876) näher verfolgt. Vgl. auch Wiesner, l. c. p. 467; L. Montemartini, Ricerche intorno all' accrescimento delle piante 1897, p. 6 (Sep. aus Atti d'istituto botanico di Pavia); Büsgen, Bau u. Leben d. Waldbäume 1897, p. 6. — Die Grössenperiode der Blätter ist seit Göthe bekannt.

5) Sanio, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 7, p. 402; R. Hartig, l. c. p. 286; Büsgen, Bau u. Leben d. Waldbäume 1897, p. 110, 116.

6) Harting, Moll, Wiesner, Montemartini in den citirten Arbeiten. Vgl. auch Askenasy (Neue Methode, um die Vertheilung d. Wachsthumintensität zu bestimmen 1878, p. 30) für Segmentzellen von Algen.

§ 3. Fortsetzung.

Ist es auch nicht unsere Aufgabe, auf die so überaus mannigfache Gestaltung des formativen Wachsens einzugehen, so dürfte es doch vortheilhaft sein, zur Illustration der allgemeinen Behandlung des Themas (II, § 2) einige einfachere Fälle kurz zu beleuchten.

Zunächst wenden wir uns zu dem vielfach studirten Längenwachsthum der Wurzel<sup>1)</sup>. Da dieses continuirlich in derselben Weise fortschreitet, so überblickt man an einer Wurzelspitze alle die Phasen (Wachstumsschnelligkeit, Gewebedifferencirung), die ein von dem apicalen Urmeristem geschaffenes Zuwachselement (Zellenplatte) zu durchlaufen hat. Aus dem Auseinanderrücken der zu Beginn (Fig. 1A)aequidistantenTuschmarken nach 6 Stunden (Fig. 1B und Fig. 2, Curve B) geht also hervor, dass in der Entwicklungsperiode eines solchen Zuwachselementes das Wachstum so lange beschleunigt wird, bis jenes durch den Nachschub und sein eigenes Wachsen 4—5 mm von der Wurzelspitze entfernt liegt. Von diesem Maximum nimmt dann die Wachstumsschnelligkeit continuirlich ab, so dass der ausgewachsene Zustand erreicht wird, wenn die fragile Zone 10 mm von der Spitze fortgerückt ist.

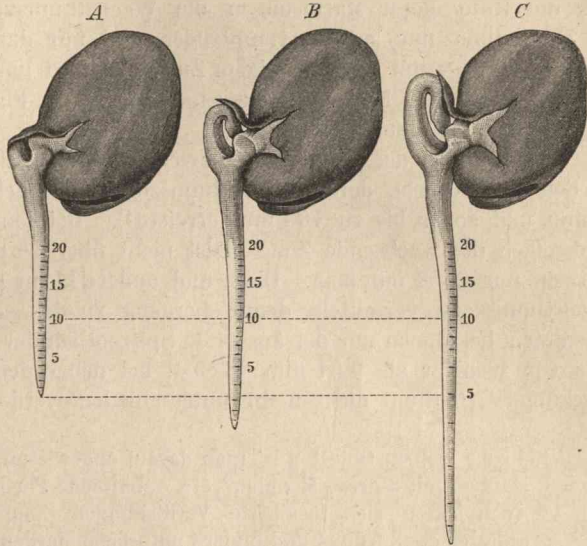


Fig. 1. Keimpflanze von *Vicia faba*, nat. Grösse. A nach dem Auftragen der Tuschstriche in einem Abstand von je 1 mm; B nach 6stündigem; C nach 24stündigem Wachsen bei 23° C. Cultur in Sägespähnen hinter Glasscheibe. B hat in der angegebenen Zeit einen Gesamtzuwachs von 4,6 mm; C einen solchen von 20 mm gewonnen.

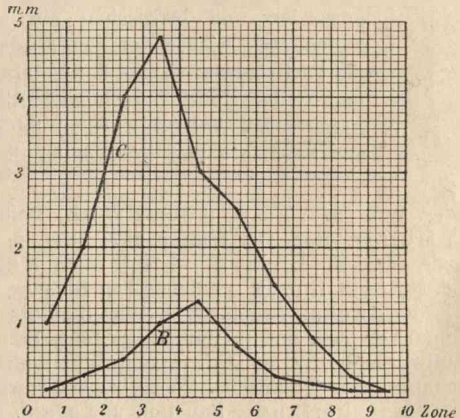


Fig. 2. Graphische Darstellung der durch die Fig. 1 B und C dargestellten Partialgewächse in den Zonen 0—10. B bezieht sich auf die 6stündige, C auf die 24stündige Wachstumsthätigkeit.

1) Sachs, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1873, p. 414, 590. — Der Hauptsache nach wurde der Verlauf des Wachsens bereits festgestellt durch Ohlert, Linnaea 1837, Bd. 11, p. 615; Wigand, Botan. Unters. 1854, p. 159; Hofmeister, Jahrb. f.

Aus diesem Verhalten, sowie aus Fig. 4 C (vgl. Fig. 2, Curve C), welche zeigt, dass sich in 24 Stunden die apicale Zone von 4 mm nur verdoppelte, der Gesamtzuwachs aber 20 mm betrug, ergibt sich ohne weiteres, dass die Verlängerung der Wurzel vorwiegend durch das Streckungswachstum der embryonalen Zuwachselemente erzielt wird. Uebrigens ist es selbstverständlich, dass mit Hilfe dieser Markierungen die Wachstumsvertheilung und die Lage des Maximums nur in den Hauptzügen und nur dann einigermaassen correct ermittelt wird, wenn nach mässigem Zuwachs, also nach mässiger Verschiebung der ursprünglichen Marken gemessen wird. (Vgl. Fig. 4 B und C, sowie die graphische Darstellung in Fig. 2.)

Dieser Modus der Wachstumsbewegung ist bei allen Wurzeln üblich, auch bei den Luftwurzeln, deren Wachstumszone aber nicht selten eine Länge von 30 mm und sogar bis zu 400 mm erreicht<sup>1)</sup>. Bei den Erd- und Wasserwurzeln ist dagegen die wachsende Zone meist nicht über 40 mm, bei manchen kleinen Wurzeln nur 2—3 mm lang. Diese und andere kleine Objecte mit noch kürzerer Wachstumszone vermitteln den Uebergang zu den schon (II, p. 6) erwähnten Pilzen etc., bei denen nur der äusserste Spitzenthail der Endzelle, also öfters eine Zone von weniger als 0,04 mm wächst, bei denen demgemäss embryonales und Streckungswachstum nicht mehr unterschieden werden können.

Bei sehr kleinen Objecten ist man darauf angewiesen, zufällig oder nach dem Bestäuben mit Stärke, Mennige<sup>2)</sup> etc. anhaftende Partikel als Marken zu benutzen. Auch lassen sich localisirte Verdickungen (Zäpfchen in Rhizoiden, Ringe, Spiralen etc.), Tüpfel und andere natürliche Marken nutzbar machen<sup>3)</sup>. Ebenso kann man bei grossen Pflanzen aus der Länge der Internodien in dem wachsenden Sprosstheil, oder in einem Algenfaden aus der Länge der Glieder auf die Wachstumsvertheilung und die Länge der wachsenden Region schliessen. Denn wenn z. B. in Fig. 3, 3 = 4 (ausgewachsen), 2 = 3 geworden und inzwischen ein neues Segment 2 aufgetreten, der ganze Faden aber wieder auf den Ausgangspunct zurückgekehrt ist, so lassen sich die Partialzuwächse und der Totalzuwachs in dem verfloffenen Entwicklungs- und Zeitabschnitt berechnen. Allerdings gestattet diese Methode, über die Näheres bei Askenasy<sup>4)</sup> zu finden ist, keine grosse Genauigkeit, da nicht alle Segmente und Internodien dieselbe endliche Länge erreichen.



Fig. 3.

wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 96; Frank, Beiträge z. Pflanzenphysiol. 1868, p. 34; N. J. C. Müller, Bot. Ztg. 1869, p. 387; 1874, p. 727; Cisielski, Cohn's Beiträge z. Biologie 1874, Bd. I, 2, p. 3. — Vgl. auch Wettstein, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1884, Bd. 89, Abth. I, p. 59. — Ueber das Dickenwachstum siehe II, § 4.

1) Sachs, Arbeit. d. Botan. Instituts zu Würzburg 1874, Bd. I, p. 593; Went, Annal. d. jard. bot. d. Buitenzorg 1895, Bd. 12, p. 20. — Bei den langsam wachsenden Luftwurzeln, die als Haftwurzeln functioniren, ist nach Went die Länge der Wachstumszone nicht ansehnlicher, als bei Erdwurzeln.

2) Haberlandt, Function u. Lage d. Zellkerns 1887, p. 55; Reinhardt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 23, p. 532; Pfeffer, Unt. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 277 Anmerk.

3) Bspl. dafür: Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Bd. 4, p. 60; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 545; Noll, Unters. über das Wachstum d. Zellmembran 1887, p. 129; A. Nathanson, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 674 etc.

4) Askenasy, Neue Methode, um die Vertheilung d. Wachstumsintensität zu bestimmen, in Verhandl. d. naturh.-med. Vereins z. Heidelberg 1878, Bd. 2, p. 4 ff.

In dem Stengel ist eine ungleiche Verwendung der vom Vegetationspunct erzeugten Zuwachselemente nothwendig, um die Differencirung in Nodien und Internodien zu schaffen, von denen bekanntlich nur die letzteren bei der Entfaltung der Knospen ein ansehnliches Streckungswachsthum ausführen. Analoges findet bei *Nitella* statt, bei welcher die von der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmente abwechselnd zu einem Nodium und Internodium werden.

Nicht selten hat aber wiederum die Wachstumsthätigkeit einen ungleichen Verlauf in den verschiedenen Zonen eines Internodiums. Das tritt besonders auffällig hervor, wenn sich intercalare Vegetationszonen ausbilden. Diese, die z. B. an der Basis der Stengelinternodien von Gramineen, Polygoneen, Equisetaceen, Cannaceen etc. auftreten, sind zwar nur begrenzt thätig, bringen aber doch die Einschaltung von ansehnlichen Stengelstücken zu Stande, die bei *Polygonum orientale*, *Canna indica* bis zu 80 mm Länge erreichen, bei *Molinia caerulea* aber beträchtlich länger werden<sup>1)</sup>. Noch mannigfaltiger gestalten sich die Verhältnisse bei Blättern, von denen manche ebenfalls längere Zeit mit basalen intercalaren Vegetationszonen arbeiten (z. B. *Allium*, *Tulipa*, *Welwitschia*). Ausserdem lehrt der Entwicklungsgang der so mannigfaltig gestalteten einfachen und getheilten Blätter ohne weiteres, dass das Wachstum sehr verschieden gelenkt wird und dass oft gleichzeitig oder nacheinander verschiedene Wachsthummaxima in der Lamina oder auch im Blattstiel thätig sind<sup>2)</sup>.

Ebenso sind für Haare, Algen, Pilze verwickelte Wachstumsverhältnisse mit apicalen und intercalaren Vegetationspuncten sowie durch Streckungsthätigkeit bekannt<sup>3)</sup>. Ein ausgezeichnetes Beispiel für localisirtes Wachsen ist *Oedogonium*<sup>4)</sup>, in dessen Gliedzellen durch die Dehnung eines zuvor angelegten Zellstoffringes ein cylindrisches Wandstück eingeschaltet, also ein plötzliches Längenwachsthum ausgeführt wird. Ferner lehren z. B. die sich absonderlich

1) Grisebach, Archiv f. Naturgesch. v. Erichson 1843, IX, Bd. 1, p. 275, u. 1844, X, Bd. 1, p. 134. — Weitere Lit. bei Harting, *Linnaea* 1847, Bd. 19, p. 479; Münter, *Linnaea* 1841, Bd. 15, p. 209, u. Bot. Ztg. 1843, p. 69; Sachs, Arbeit. d. Würzb. Institut. 1872, Bd. I, p. 127, u. Flora 1873, p. 323; Strehl, Unters. über Längenwachsthum d. Wurzel u. d. hypocotyl. Gliedes 1874; Bennet, Botan. Jahresb. 1876, p. 743; Askenasy, 1878, l. c.; Rützow, Bot. Centralbl. 1882, Bd. 9, p. 82; Wiesner, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1883, Bd. 98, Abth. I, p. 454; Schwendener und Krabbe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 23, p. 340; Rothert, Cohn's Beitr. z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 77. — Zusammenfassungen bei Hofmeister, Allgem. Morphol. 1868, p. 447, 528. Vgl. auch Goebel, Vergl. Entwicklungsgesch. der Pflanzenorgane 1883.

2) Hofmeister, l. c. p. 519; Goebel, l. c. p. 212; Stebler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1878, Bd. 11, p. 47; Sonntag, ebenda 1887, Bd. 18, p. 246; Uhlitzsch, Unters. über das Wachsthum der Blattstiele 1887, u. Neue Beitr. z. Wachsthum der Blattstiele 1887; Rothert, l. c. p. 28; Meissner, Bot. Ztg. 1897, p. 203 (Coniferennadeln); Goebel, Organographie 1900, p. 503; W. Arnoldi, Flora 1900, p. 440. — Ueber Blumenblätter siehe z. B. Pfitzer, Verhandl. d. naturh.-med. Vereins zu Heidelberg 1882, N. F., Bd. 2, Heft 2; Janse, Bot. Centralbl. 1888, Bd. 34, p. 325. — Ueber Ranken u. s. w. vgl. Kap. XII.

3) Beispiele finden sich in der § 2 citirten allgemeinen und Special-Literatur. In Bezug auf das Streckungswachsthum in den Segmenten vgl. u. a. die in § 2 citirten Arbeiten von Nägeli, Askenasy, Berthold. — Ueber *Cladophora* siehe Klebs, Unters. a. d. bot. Institut z. Tübingen 1888, II, p. 536; F. Brand, Bot. Centralbl. 1899, Bd. 79, p. 145; M. Nordhausen, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 367. — Ueber Haare W. Hirsch, in Fünfstück's Beit. z. wiss. Bot. 1900, Bd. 4, p. 1.

4) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 402; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 546; Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 275.

gestaltenden einzelligen Organismen (Desmidiaceen etc.), dass an der einzelnen Zelle, auch dann wenn sie dauernd den embryonalen Character bewahrt, eine localisirt verschiedenartige Wachstumsthätigkeit entwickelt werden kann<sup>1)</sup>.

Den entwicklungsgeschichtlichen Erfahrungen ist ohne weiteres zu entnehmen, dass die grosse Periode in den differenten Organen derselben Pflanze einen verschiedenen Verlauf nimmt, dass sie bei den einen Organen schnell, bei den anderen langsam abläuft, dass sie in dem einen Falle durch eine steil, in dem anderen durch eine langsam steigende Curve mit oder ohne secundäre Maxima und Minima repräsentirt wird. Ich erinnere nur daran, dass z. B. da, wo Nebenblätter als Knospenhüllen functioniren, die bezüglichen Theile des Blattes in der Entwicklung weit vorausseilen, dass in anderen Fällen in einer Zeit langsamen Wachsens eine später einsetzende schnelle Entwicklungsthätigkeit vorbereitet wird. So erreicht z. B. der Stiel des Sporogoniums von *Pellia epiphylla* in einigen Monaten nur die Länge von 1—2 mm, um dann durch das Streckungswachstum in 3—4 Tagen bis zu 80 mm verlängert zu werden<sup>2)</sup>.

Ferner tritt nach der Bildung der Winterknospen eine fast völlige Ruhe ein (II, § 59), und in den nicht zur Fortbildung bestimmten Knospen kommt es

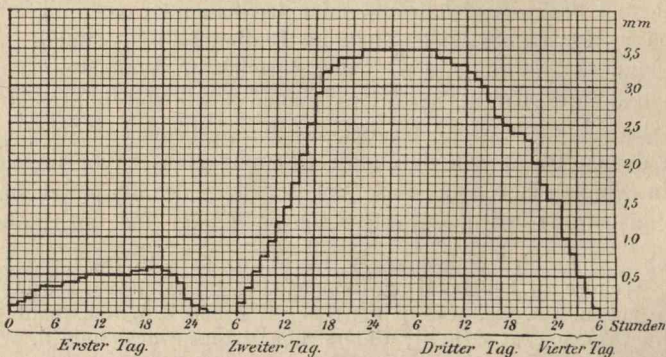


Fig. 4. Wachstumscurve der grossen Periode des Sporangiumträgers von *Phycomyces nitens* für eine Entwicklung unter constanten und günstigen Verhältnissen. Die Ordinaten geben den stündlichen Zuwachs in Millimetern an.

normalerweise nicht zu einem Wiedererwachen. Ein schönes Beispiel einer correlativen Hemmung bietet u. a. auch die grosse Periode des Sporangiumträgers von *Phycomyces nitens*, deren Verlauf nach den Studien von Errera<sup>3)</sup> in Fig. 4 graphisch dargestellt ist. Wie man sieht, wird nach dem Hervortreten aus dem Substrate das Längenwachstum zunächst beschleunigt, nimmt dann ab und kommt nach 27 Stunden für einige Stunden, d. h. in der Zeit zum Stillstand, in welcher die Thätigkeit auf die Herstellung des Sporangiums concentrirt ist. Nachdem dieses geschaffen ist, beginnt ein sehr schnelles apicales

1) Ueber die ungleiche Wachstumsthätigkeit in den Zellen von *Spirogyra* siehe Hofmeister, Jahreshefte d. Vereins f. vaterl. Naturkunde in Württemberg 1874, Bd. 30, p. 249.

2) Askenasy, Bot. Ztg. 1874, p. 237. — Ueber die Staubfäden der Gramineen vgl. II, § 5.

3) Errera, Bot. Ztg. 1884, p. 501 u. Tafel 8.



Wachsthum, das den Sporangiumträger durch ein Maximum der Zuwachsbe-  
 wegung dem Ende seiner Entwicklungsperiode entgegenführt. Aehnlich ver-  
 halten sich *Mucor mucedo* und viele andere Mucorineen, während *Pilobolus*  
*crystallinus* mit der Production des Sporangiums das Wachsthum einstellt. In  
 diesem Falle beschränkt sich also die grosse Periode auf den ersten Abschnitt  
 der in Fig. 4 dargestellten Curve. Da aber ohne Lichtwirkung das Sporangium  
 von *Pilobolus* nicht entsteht, ohne dessen Bildung aber das Spitzenwachsthum  
 des sterilen Sporangiumträgers lange anhält, so werden im Dunkeln sehr lange  
 sterile Sporangiumträger erzeugt<sup>1)</sup>.

Aus dem Mitgetheilten ergibt sich zur Genüge, dass die Grösse und Gestal-  
 tung der wachsenden Region, sowie innerhalb dieser das Verhältniss von embryo-  
 naler und Streckungs-Thätigkeit grosse Verschiedenheiten darbieten, auch an solchen  
 Objecten, die ununterbrochen fortwachsen. Abgesehen von den Pflanzen, deren  
 Kleinheit der absoluten Grösse der Wachstumsregion enge Schranken zieht,  
 ist schon der verschiedenen Länge dieser Region bei Wurzeln gedacht. Ferner  
 erkennt man unmittelbar an Sprossen, dass die wachsende Region bei der einen  
 Pflanze etwa 4 oder 5 cm lang ist, bei anderen, besonders bei Schlingpflanzen  
 aber 10 oder 50 cm erreicht. Wiederum umschliesst diese Zone bald eine  
 grössere, bald eine geringere Zahl von Internodien, von denen dann zumeist  
 einige, zuweilen aber nur 2 oder 4 Internodium aus der Knospenlage hervor-  
 getreten und in Streckung begriffen sind<sup>2)</sup>.

Die Ausdehnung und die Gestaltung in der Wachstumszone ist indess  
 auch bei Erhaltung der Vegetationspunkte gewissen Schwankungen unterworfen.  
 So geht die Streckungszone der Zweige bei Abschluss der sommerlichen Periode  
 in Dauergewebe über und wird demgemäss bei dem Austreiben der Knospen  
 erst allmählich wieder hergestellt. Uebrigens lässt sich ein ähnlicher Erfolg  
 durch künstliche Hemmung des Wachstums erzielen. Insbesondere bei den  
 Wurzeln wird in einem Gipsverband die wachstumsfähige Strecke schliesslich  
 auf den Vegetationspunkt reducirt<sup>3)</sup>.

Eine gewisse Verschiebung muss immer eintreten, sobald durch innere  
 oder äussere Ursachen das Verhältniss zwischen der Schaffensthätigkeit der  
 Vegetationspunkte und der Streckungszone (incl. deren Uebergang in Dauer-  
 gewebe) in irgend einer Weise modificirt wird. So ist es zu verstehen, dass  
 mit der Steigerung der Wachsthumsthätigkeit die Länge der wachsenden Region  
 nicht selten zunimmt<sup>4)</sup>, dass diese bei etiolirten Stengeln länger zu sein pflegt<sup>5)</sup>,

1) Fr. Gräntz, Ueber d. Einfluss d. Lichtes auf d. Entwicklung einiger Pilze 1898,  
 p. 10. Vgl. diesen Band § 24.

2) Näheres bei Askenasy, Neue Methode, um die Vertheilung der Wachstums-  
 intensität zu bestimmen 1878, p. 74 (Sep. a. d. Verhandlg. d. Naturh.-med. Vereins zu  
 Heidelberg, N. F. II, Bd. 2). Ueber Rhizome vgl. Stahl, Bericht d. bot. Ges. 1884,  
 p. 384. Ausserdem enthält die morphol. Lit. Angaben. An diesen Stellen und in der  
 in diesem Paragraph citirten Lit. sind auch Thatsachen über Algen, Pilze etc. zu finden.

3) Pfeffer, Druck u. Arbeitsleistung 1893, p. 352, 384.

4) Lit. Hofmeister, Allgem. Morphol. 1868, p. 421; Sachs, Flora 1873, p. 322;  
 Askenasy, l. c. p. 74; Wettstein, Sitzungsber. der Wiener Akad. 1884, Bd. 89, p. 92;  
 Rothert, Cohn's Beiträge z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 125; Montemartini, Ricerche  
 intorno all' accrescimento d. piante 1897, p. 9 (Sep. a. Atti d'istitut. bot. d. Pavia). —  
 Vgl. auch Errera, Bot. Ztg. 1884, p. 536.

5) Siehe z. B. Strehl, Unters. ü. d. Längenwachsthum d. Wurzeln 1874, p. 15, 24.

dass auch Wassermangel, Temperatur und andere Aussenbedingungen eine gewisse Verschiebung herbeiführen können <sup>1)</sup>.

Jedenfalls muss eine wachstumsfähige und wachstumsthätige Zone immer so beschaffen und untergebracht sein, dass sie ihre Aufgaben zu erfüllen vermag, also auch gegen Unbilden genügend geschützt ist. Da aber das zarte Urmeristem leicht austrocknet und mechanischen Eingriffen geringeren Widerstand entgegensetzt, so ist es wichtig, dass das embryonale Gewebe in der Knospe durch die umhüllenden Blätter, in dem Cambiumring durch die Rinde gedeckt wird. Auch wird bei der Wurzel durch die Haube erreicht, dass der Vegetationspunkt, während er durch den Boden getrieben wird, einigermaassen gegen die Reibung an den Bodentheiligen geschützt ist (II, Kap. XIII). Bei ansehnlichen Vegetationspunkten wird in der That nur selten (haubenlose Wurzeln) eine schützende Umhüllung vermisst, die den Haaren, Pilzfäden etc. fehlt. Offenbar erleichtert der geringe Durchmesser (ebenso wie bei den Asomatophyten) die Herstellung von Vegetationspunkten, die den Unbilden gewachsen sind, welche das Leben im Boden, im Wasser oder in der Luft mit sich bringt.

Die intercalaren Vegetationszonen müssen ausserdem genügend gefestigt sein, um die oft ansehnliche Last der Blätter, Stengel etc. tragen zu können. Diese Festigung wird vielfach durch umhüllende Scheiden hergestellt, die zugleich gegen Eingriffe der Aussenwelt schützen. Das Umsinken des von den Scheiden befreiten jungen Stengels der Gramineen (Fig. 5), Cannaceen u. s. w. lehrt, dass die intercalare Vegetationszone für sich nicht im Stande ist, der mechanischen Inanspruchnahme des bezüglichen Stengels oder Blatttheiles zu genügen (II, § 45).

Befindet sich aber, wie bei den Blättern von *Canna*, *Tulipa*, bei dem Halme der Gräser oberhalb der intercalaren Zone eine grosse transpirirende Fläche, so muss jene Zone auch die ansehnliche Wasserbewegung, ebenso den Austausch der Assimilate und der Nährstoffe

vermitteln. Offenbar ist es in dieser Hinsicht von wesentlicher Bedeutung, dass eine verhältnissmässig kurze Wegstrecke in demjenigen Gewebe zu durchlaufen ist, das in der Jugend wesentlich aus embryonalen Zellen besteht, in dem aber einzelne Ring- und Spiraltracheiden differencirt sind. Uebrigens sind diese

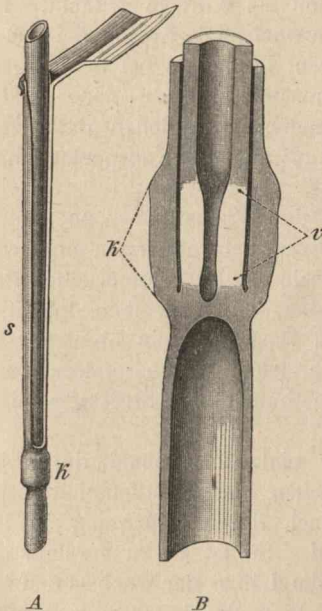


Fig. 5. Halmstück von *Secale cereale*. A. Ein Theil der Blattscheide *s* ist bis an den Knoten *k* entfernt worden (nat. Grösse). B Längsschnitt durch den Knoten *k* (vergr.  $\frac{4}{1}$ ). *v* Die wachsende intercalare Zone an der Basis des Internodiums.

<sup>1)</sup> Vgl. z. B. Askenasy, Ber. bot. Gesellschaft 1890, p. 82; A. Popovici, Bot. Centralbl. 1900, Bd. 81, p. 33.

Verhältnisse mit Berücksichtigung der angedeuteten Fragen und Functionen noch nicht näher studirt worden<sup>1)</sup>.

#### § 4. Dickenwachsthum und Verkürzung durch Wachsthum.

Da unsere allgemeinen Erörterungen für jede Wachstumsrichtung gelten, so ist es nicht nöthig, das allseitige und zweiseitige, das begrenzte und unbegrenzte Dickenwachsthum speciell zu beleuchten. Uebrigens ergibt sich auch für diese Wachsthumsvorgänge der Verlauf der grossen Periode aus den entwicklungsgeschichtlichen Erfahrungen<sup>2)</sup>, denen z. B. zu entnehmen ist, dass in der sommerlichen Thätigkeit unserer Holzpflanzen die grosse Periode des Xylems früher beginnt, aber auch früher endet, als die des Phloems<sup>3)</sup>. Dass bei dieser Thätigkeit das Cambium nach zwei Seiten arbeitet und durch das Streckungswachsthum der Zuwachselemente des Xylems fortgestossen wird, ist in principieller Hinsicht nichts aussergewöhnliches. Denn Analoges geschieht in vielen intercalaren Vegetationszonen, so z. B. auch in dem Vegetationspunct der Wurzel, der gleichzeitig für die Fortbildung des Wurzelkörpers und der Wurzelhaube zu sorgen hat.

Wie die ganze Wachsthumsthätigkeit, so wird auch das Zusammenwirken von Längen- und Dickenwachsthum in spezifischer Weise regulatorisch (correlativ) gelenkt (vgl. II, Kap. VII) und es ist bekannt, dass in vielen Fällen beide gleichzeitig thätig sind, während z. B. bei Stengeln und Wurzeln ein lebhaftes Dickenwachsthum erst nach der Vollendung des Längenwachsthums beginnt. In gewissen Fällen tritt nach dem Beginn des Längenwachsthums eine gewisse Abnahme des Querdurchmessers ein, und umgekehrt ist mit der Aufnahme des Dickenwachsthums zuweilen eine Verkürzung des Organes verknüpft. Letzteres geschieht in sehr auffälliger Weise bei vielen Wurzeln, die in denjenigen Partien, welche ihr Längenwachsthum vollendet haben, zum Theil eine sehr erhebliche Verkürzung ausführen, während sie an Dicke zunehmen. Die Verkürzung, welche im Laufe von 2—3 Wochen oder in längerer Zeit erreicht wird, beträgt z. B. an der Keimwurzel der Rübe bis zu 10, an der des Klees bis zu 25 Proc.<sup>4)</sup> An den Wurzeln von *Arum maculatum*, *Agave americana*

1) Vgl. A. Nathansohn, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1898, Bd. 32, p. 674.

2) Vgl. z. B. de Bary, *Anatomie* 1877; Haberlandt, *Physiol. Anatomie* 1896, II. Aufl., p. 490. Ferner M. Nordhausen, *Beit. z. wiss. Bot.* v. Fünftstück 1898, II, p. 356; Fr. Schwarz, *Physiol. Unters. ü. Dickenwachsthum v. Pinus sylvestris* 1899 u. die an diesen Stellen cit. Lit. — Ueber die grosse Periode bei Holzpflanzen siehe ferner: Th. Hartig, *Lehrb. d. Anatom. u. Physiol.* 1894, p. 264; Jost, *Ber. d. bot. Ges.* 1892, p. 387; Christison, *Bot. Jahresh.* 1894, I, p. 223; Reuss, *Bot. Centrbl.* 1893, Bd. 53, p. 348; Fr. Schwarz, l. c. Ueber die grosse Periode des Dickenwachsthums bei anderen Pflanzen siehe z. B. Montemartini, *Ricerche intorno all' accrescimento delle piante* 1897, p. 15 (Sep. a. *Atti d'istit. bot. d. Pavia* Bd. 5); C. Macmillan, *Americ. Naturalist* 1894, p. 463 (Kartoffel); F. Darwin, *Annal. of Bot.* 1893, Bd. 28, p. 459 (Kürbis). — Ueber die Ursachen der Jahresperiode u. d. Periodicität siehe dieses Buch II, § 59—61.

3) Strasburger, *Bau u. Verrichtung d. Leitbahnen* 1894, p. 482, 500; C. Hilscher, *Bot. Centrbl.* 1883, Bd. 15, p. 303.

4) de Vries, *Landwirth. Jahrb.* 1880, Bd. 9, p. 37; 1879, Bd. 8, p. 474; 1877, Bd. 6, p. 928.

wurden sogar Verkürzungen bis zu 50 Proc., an den Wurzeln von *Oxalis elegans* bis zu 70 Proc. beobachtet<sup>1)</sup>. Eine geringe Verkürzung wurde von Rimbach<sup>2)</sup> auch an dem *Hypocotyl* einiger Keimpflanzen (*Taraxacum*, *Atropa belladonna* etc.), eine ansehnliche Verkürzung von Berthold<sup>3)</sup> an den Rhizoiden von *Antithamnion cruciatum* gefunden. An diesen apical wachsenden Zellenfaden geht nämlich weiterhin die Länge der tonnenförmig anschwellenden Gliedzellen um 30 bis 50 Proc. zurück.

In diesen Verkürzungen steht also ein Mittel zur Verfügung, durch das Pflanzen nach genügender Verankerung der jugendlichen Wurzeltheile tiefer in den Boden eingezogen werden. Thatsächlich lässt sich an den obengenannten und anderen Keimpflanzen ein solches Einziehen beobachten, durch das zuweilen sogar eine völlige Versenkung in den Boden bewirkt wird. Durch die sich jährlich wiederholenden Wurzelcontractionen wird auch erzielt, dass verticale Rhizome, Zwiebeln, Knollen, trotz ihres Aufstrebens, im Boden verbleiben. Damit aber eine constante Tiefenlage erreicht und erhalten wird, bedarf es bei diesen, wie bei anderen auf das gleiche Ziel berechneten Operationen (vgl. II, Kap. XIII) einer regulatorischen Lenkung der Actionsmittel. Dem wird in unserem Falle damit genügt, dass unter den in den tieferen Bodenschichten herrschenden Bedingungen die Zugwurzeln nicht mehr entstehen, oder dass sie eine horizontale Wachstumsrichtung einschlagen. Uebrigens erscheinen bei manchen Pflanzen normalerweise neben den typischen Contractionswurzeln solche, die keine erhebliche Contraction ausführen, und gewisse Pflanzen sind nur zur Production von Wurzeln der zuletzt genannten Art befähigt<sup>4)</sup>.

An den Segmenten der Rhizoiden von *Antithamnion* ist direct zu sehen, dass die Verkürzung durch eine active Formänderung lebensthätiger Zellen bewirkt wird. Dasselbe ist auch in den Contractionswurzeln der Fall, in welchen die activen Zellen (das innere Rindenparenchym und nach de Vries bei fleischigen Dicotylenwurzeln auch das innerhalb des Holzkörpers liegende Parenchym) sich in radialer Richtung vergrößern, während sie sich in longitudinaler Richtung verkürzen. Dieses Bestreben kann in dem Gewebeverband nur soweit ausgeführt werden, als es die Gefässbündel und die Epidermis erlauben, die nunmehr in Druckspannung gerathen, während sie zuvor durch das energische Längenwachsthum der genannten activen Gewebe in Zugspannung versetzt worden waren (II, Kap. V). Diese Veränderungen der Gewebespannungen ergeben sich nicht nur aus den Dimensionsänderungen bei dem Isoliren der Gewebesysteme, sondern geben sich öfters schon in der intacten Wurzel dadurch kund, dass an der Oberfläche wellige Faltungen entstehen und dass die Gefässbündel wellig verbogen

1) Rimbach, Beiträge z. wiss. Bot., herausg. v. Fünfstück 1897, Bd. II, p. 4. In dieser Zusammenfassung sind auch die früheren Publicationen von Rimbach citirt, die sich in den Bericht. d. botan. Gesellsch. 1893—1897 finden. Vgl. ferner *ibid.* 1899, p. 20. Das Einziehen von Keimpflanzen in den Boden wurde schon von Tittmann (*Flora* 1849, Bd. 2, p. 653) beobachtet. Die übrige Lit. ist bei de Vries u. Rimbach zu finden.

2) Vgl. auch Jost. Bot. Ztg. 1890, p. 435.

3) Berthold, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1882, Bd. 43, p. 607.

4) Näheres bei Rimbach, l. c. p. 15. — An den Luftwurzeln von Aroideen beobachtete Went (*Annal. d. jardin botan. d. Buitenzorg* 1895, Bd. 42, p. 49) keine Verkürzung.

werden. Da diese Compression sich bis zu einem gewissen Grade ausgleicht, wenn der Turgor der zartwandigen activen Zellen aufgehoben wird, so tritt bei Plasmolyse eine Verlängerung der verkürzten Wurzel ein. Aus diesen und anderen Erfahrungen folgt also, dass die Verkürzung durch eine Wachstumsthätigkeit in den activen Geweben, also nicht etwa durch eine Turgorsenkung in diesen bewirkt wird, dass sie sich ferner unabhängig von dem secundären Dickenwachsthum einstellt oder doch einstellen kann. Wie und wodurch in den activen Zellen das Gestaltungs- und Wachsthumstreben modificirt wird, ob ferner damit im Zusammenhange in der wachstumsthätigen Wandung die Dehnbarkeit zunimmt u. s. w., ist freilich noch nicht aufgeklärt.

## § 5. Wachstumsschnelligkeit und Wachsthumsooscillationen.

Durch die besten Ernährungs- und Culturbedingungen können die Wachsthum- und die Productionsthätigkeit immer nur bis zu einem gewissen, specifisch verschiedenen Maasse gesteigert werden, das in der Natur auf die Dauer wohl niemals vollständig, sehr oft aber nicht entfernt erreicht wird. Immerhin aber ist die verschiedene Wachsthumsbefähigung in unzweifelhafter Weise schon im Freien zu erkennen. Während z. B. im Laufe eines Sommers der Spross von *Humulus*, *Cucurbita* etc. bis 12 m lang wird, erreicht der Keimstengel von *Quercus*, *Abies* vielleicht 12 cm, und manche Flechten verlängern sich selbst unter günstigen Bedingungen im Laufe eines Jahres nur um 2—5 mm<sup>1)</sup>. Andererseits wurde beobachtet, dass Sprosse von *Bambusa* in 24 Stunden um  $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$  m an Länge zunahmten<sup>2)</sup>, und dass *Bambusa gigantea* in 31 Tagen die Höhe von 8,75 m erreichte<sup>3)</sup>. Ist nun auch eine solche Zuwachsbewegung für einheimische höhere Pflanzen bis dahin nicht bekannt, so kommt doch keineswegs allen tropischen Pflanzen eine höhere Wachsthumsbefähigung zu. Indess kann allerdings in einem feuchten Tropenklima, in welchem eine winterliche Ruhezeit nicht eintritt, mit derselben Befähigung eine viel höhere Leistung erzielt werden.

Uebrigens erreicht die Wachsthumsbefähigung der höheren Pflanzen nicht entfernt die Befähigung gewisser Schimmelpilze und Bacterien, die ebenso in kalten Zonen vorkommen. Sofern dauernd für Zufuhr von Nahrung und für Beseitigung der hemmenden Stoffwechselproducte gesorgt ist (I, § 92), wird besonders durch Bacterien eine eminente Leistung desshalb erzielt, weil eine jede Zelle embryonal bleibt. Dieserhalb nimmt also die wachsende Masse sehr schnell zu, während dieselbe bei den Somatophyten dauernd auf die Zuwachszone beschränkt wird, also nur begrenzt, unter Umständen auch gar nicht zunimmt.

1) Krabbe, *Cladoniaceen* 1891, p. 131. Vgl. ferner Vallot, *Revue général. d. Botan.* 1896, Bd. 8, p. 201. C. F. W. Meyer, *Nebenstunden meiner Beschäftigung im Gebiete d. Pflanzenkunde* 1825, p. 39; G. Bitter, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1898, Bd. 32, p. 126. Bspl. für schneller wachsende Arten von Flechten bei Fünfstück, *Beiträge z. wiss. Bot.* 1895, Bd. 1, p. 216.

2) G. Kraus, *Annal. d. jard. bot. d. Buitenzorg* 1895, Bd. 12, p. 499, beobachtete bei *Dendrocalamus spec.* bis 57 cm in 24 Std. Im Garten von Kew soll ein 24stündiger Zuwachs von 91 cm beobachtet sein. Vgl. G. Kraus, *l. c.* p. 198, wo auch die übrige Lit. zu finden ist. Siehe ferner Dingler, *Flora* 1897, *Ergänzungsbd.*, p. 281. [*K. Schibata Journ. of the College of Science University Tokio* 1900, Bd. 13, p. 456.]

3) Nach Wallich vgl. G. Kraus, *l. c.* p. 197.

Ein schnell wachsendes Bacterium vermag unter günstigen Verhältnissen in 20—30 Minuten (sicher auch schon in kürzerer Zeit) eine Theilung<sup>1)</sup>, somit eine Verdoppelung der Länge, des Volumens, und bei Separation der Zellen, des Individuums auszuführen. Aber wenn auch nur in jeder Stunde eine Theilung zu Stande käme, so würde, falls eine selbstregulatorische Hemmung vermieden ist, die Nachkommenschaft eines Bacteriums in 24 Stunden auf  $16^{1/2}$  Millionen, in 2 Tagen auf  $284^{1/2}$  Billionen, in 3 Tagen auf 4772 Trillionen Individuen gestiegen sein<sup>2)</sup>. Nehmen wir an, es liege eine kleinere cylindrische Art vor, deren Länge 0,002, deren Durchmesser 0,004 mm beträgt, so würden 636 Millionen Individuen  $1 \text{ mm}^3$  ausmachen. Die nach 24 Stunden entstandene Masse würde also ungefähr  $0,022 \text{ mm}^3$ , die nach 2 Tagen gebildete  $442 \text{ cm}^3$ , die nach 3 Tagen gebildete  $7^{1/2}$  Millionen Liter betragen, also ca  $7^{1/2}$  Millionen Kilo wiegen (factisch etwas mehr). In einigen weiteren Tagen würde dann die Bacterienmasse das Volumen unserer Erde übertreffen. Bei Aneinanderreihung der nach 24 Stunden entstandenen  $16^{1/2}$  Millionen Individuen (à 0,002 mm) erhielte man einen Faden von 33 m Länge, der nach weiteren 24 Stunden ( $284^{1/2}$  Billionen Individuen) 563 000 Kilometer messen, also ungefähr 14 mal länger sein würde, als der Umfang der Erde am Aequator.

Gegenüber diesen practisch unerreichbaren Werthen ist die Erntemasse gering, die bei uns ein Hectar im Laufe eines Jahres liefert. Denn diese beträgt (I, p. 280) bei Feldfrüchten bis 8000 Kilo Trockensubstanz (ca. 40000 Kilo Frischgewicht) und stellt sich kaum so hoch für unsere Wälder, da unsere Waldbäume in ihrem productionstüchtigsten Alter (im 40.—120. Jahre) pro 1 Hectar 2000—4000 Kilo trockene Holzmasse liefern<sup>3)</sup>, die in Bezug auf die Gesamtproduction um die abgefallenen Blattmassen etc. vermehrt werden muss. Also auch dann, wenn sich diese Production in einem günstigen Tropenklima verdoppeln oder verdreifachen sollte<sup>4)</sup>, würde diese Erntemasse immer noch gering gegenüber der in wenigen Tagen theoretisch erreichbaren Bacterienmasse sein.

Um noch ein Beispiel für die relativ ansehnliche Wachstumsthätigkeit gewisser Pflanzen in einem günstigen Tropenklima zu geben, erwähne ich, dass nach Koorders<sup>5)</sup> in Java die schnell wachsende *Albicia moluccana* in 8 Monaten 3 m hoch wird, während bei uns in derselben Zeit *Larix europaea* eine Höhe von ca. 0,25 m, *Pinus sylvestris* von 0,12 m erlangen. Nach 9 Jahren wird in Java *Albicia* 33 m hoch, während bei uns diese Höhe von den genannten Coniferen, sowie von der Buche in etwa 120—160 Jahren erreicht wird<sup>6)</sup>.

Der Gesamttzuwachs (Zuwachsgrösse, Wachstumsgrösse) ist eine Function der Grösse der wachstumsthätigen Region, der Zeitdauer und der Wachsthumsschnelligkeit<sup>7)</sup> (Wachstumsgeschwindigkeit), d. h. der Zuwachsbewegung der

1) Buchner u. Nägeli, Sitzungsber. der Münchener Akad. 1880, p. 375; Brefeld, Unters. über Schimmelpilze 1884, Heft 4, p. 46; A. Koch, Bot. Ztg. 1888, p. 294; Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. I, p. 420.

2) Vgl. Cohn, Die Pflanze 1882, p. 438.

3) Vgl. z. B. Frank Schwarz, Forstliche Botanik 1892, p. 160, sowie andere Bücher über Forstwirtschaft.

4) Vgl. übrigens Giltay, Bot. Ctbl. 1898, Bd. 18, p. 694.

5) S. H. Koorders, Beibl. z. Botan. Centralbl. 1893, Bd. 3, p. 318.

6) Vgl. z. B. Ebermayer, Physiol. Chem. 1882, p. 41. Siehe auch R. Hartig, Lehrb. d. Anatom. u. Physiol. 1891, p. 257 ff.

7) Sachs, Lehrbuch 1873, III. Aufl., p. 731. Der von Sachs ebenfalls benutzte Ausdruck »Wachstumsenergie« ist nicht zu empfehlen, da man mit dieser Bezeichnung correcterweise die im und durch das Wachstum aufgewandte und entwickelte Energie

Längeneinheit in der Zeiteinheit. Diese Wachstumsschnelligkeit ist z. B. bei *Bambusa*, *Humulus* etc. nicht gross, weil der Gesamtzuwachs, also auch die Schnelligkeit, mit der die Spitze des Sprosses, der Wurzel etc. im Raume fort-rückt, sich aus der Thätigkeit in einer längeren Wachstumszone ergeben (II, § 2 und 3). Dagegen erreicht die Wachstumsschnelligkeit sehr ansehnliche Werthe in manchen Pilzfäden, in welchen nur der äusserste Spitzentheil wachstumsthätig ist. Dieser Spitzentheil, der z. B. bei *Botrytis cinerea* ca. 0,018 mm lang ist, kann bei diesem Pilze (und anderen Pilzen) in 1 Minute einen Zuwachs von 0,018—0,034 mm<sup>1)</sup>, also von 100—200 Proc. schaffen. Diese Thätigkeit ist also viel ansehnlicher als die eines Bacteriums, das 20 Minuten zur Verdoppelung seiner Länge gebraucht, dessen Wachstumsschnelligkeit aber immerhin die der meisten Wurzeln, Sprosse, Blätter, Haare etc. wesentlich übertrifft. Denn in diesen Organen ist es schon eine sehr hohe Leistung, wenn in der schnellst wachsenden Zone im Laufe von 1—2 Stunden eine Verdoppelung der Länge erzielt wird (vgl. II, § 2 u. 3 u. Fig. 4 p. 9). Demgemäss bleibt bei diesen Pflanzen die Verlängerung in der Streckungszone weit hinter der Wachstumsschnelligkeit zurück, die bei Bacterien und den genannten Pilzen durch die embryonale Thätigkeit vermittelt wird (II, p. 6). Offenbar ermöglicht gerade die geringe Grösse eines Bacteriums eine so grosse Umsatzthätigkeit, wie sie zur Vollbringung einer so hohen Wachstumsleistung nothwendig ist (I, p. 107, 526), während bei den Pilzfäden der Scheitelpunct den Vorzug hat, in Wechselwirkung mit den somatischen Theilen zu arbeiten.

Trotz der geringen Länge der Wachstumszone kann sich die schnell wachsende Hyphe von *Botrytis cinerea* in 1 Stunde um 1,08—2,04 mm verlängern. Diese Verlängerung beträgt bei dem Sporangiumträger von *Phycomyces nitens* in dem Fig. 4 (p. 12) dargestellten Falle im Maximum 3,6 mm, obgleich die Wachstumsschnelligkeit der 0,2—0,5 mm langen Zuwachszone (Errera, l. c. p. 535) hinter der von *Botrytis* zurückbleibt. Ob die Wachstumsschnelligkeit bei *Ancylistes closterii*, dessen Hyphenspitze nach Pfitzer<sup>2)</sup> in einer Minute bis zu 0,4 mm vorrückt, einen höheren Werth erreicht, lässt sich nicht sagen, da die Länge der Wachstumszone unbekannt ist. Diese ist jedenfalls ansehnlicher bei *Coprinus stercorarius*, dessen Stiel sich nach Brefeld<sup>3)</sup> während der lebhaftesten Streckung in 1 Stunde um 13,5 mm, also in 1 Minute um 0,225 mm verlängert. Dieser Werth wird sogar 5 mm bei der ansehnlichen *Dictiophora phalloidea* (Phalloidee), die sich nach A. Möller<sup>4)</sup> in 2 Stunden von 50 auf 170 mm streckt. Auch *Oedogonium* muss während der Ausstreckung des Zellstoffringes eine hohe Wachstumsschnelligkeit entwickeln (vgl. II, p. 11).

belegen muss. Vgl. Pfeffer, *Energetik* 1892, p. 231. — Ebenso ist »Wachstumsschnelligkeit« dem von Askenasy (Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins z. Heidelberg, 1878, Bd. 2, p. 10) benutzten Worte »Wachstumsintensität« vorzuziehen. Was Askenasy (l. c. p. 11) unter Wachstumsschnelligkeit versteht, lasse ich hier unerörtert.

1) Reinhardt, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1892, Bd. 23, p. 490. Vgl. die II, p. 6 citirte Literatur.

2) Pfitzer, *Monatsb. der Berl. Akad.* 1872, p. 384; Beobachtung ü. Bau u. Entwicklung der Orchideen 1882, p. 8 (Sep. a. Verh. d. naturh.-med. Vereins zu Heidelberg).

3) Brefeld, *Unters. ü. Schimmelpilze* 1877, Heft 3, p. 61.

4) A. Möller, *Schimper's Mitthlg. a. d. Tropen* 1893, Heft 7, p. 419.

Bei den Blütenpflanzen arbeiten die Pollenschläuche mit apicalem Wachstum, das in einzelnen Fällen die Schnelligkeit bei Botrytis zu erreichen scheint<sup>1)</sup>. Das schnellste bis dahin bekannte Streckungswachstum wird in den Staubfäden von *Triticum* und *Secale* ausgeführt, die sich nach Askenasy<sup>2)</sup> in der activsten Zeit in 2 Minuten von 4 auf 7 mm, also in 1 Minute um 37,5 Procent verlängern. Dagegen ist in dem Fig. 2 (p. 9) dargestellten Beispiele in der schnellst wachsenden Zone der Wurzel in 6 Stunden eine Verlängerung von 1 mm auf 2,3 mm verzeichnet, was für 1 Minute eine Wachstumsschnelligkeit von 0,36 Procent ergibt. Wenn sich ein Spross von *Bambusa* in 24 Stunden um 943 mm verlängert, so ergibt sich für 1 Minute zwar ein Fortrücken der Spitze um 0,635 mm, was aber nur einer mittleren Wachstumsschnelligkeit von 1,27 Proc. (für 1 Minute) entspricht, wenn wir eine Gesamtlänge der Streckungszone von 50 mm annehmen (vgl. G. Kraus, l. c.). Als Beispiel eines schnellen Gesamtwachstums seien noch die Blätter von *Victoria regia* erwähnt, die nach Caspary<sup>3)</sup> in 24 Stunden 308,3 mm länger und 367 mm breiter werden.

An Bäumen und Sträuchern erreicht das Dickenwachstum der Stamm- und Wurzelorgane keine hohen Werthe. An einer Linde wurde von Reuss<sup>4)</sup> als höchste Tagesleistung eine Verdickung des Stammes um 0,21 mm beobachtet. Für die Kürbisfrucht fand Fr. Darwin<sup>5)</sup> im Maximum in einer Minute eine Verdickung von 0,01 mm und eine Gewichtszunahme von 0,1 g.

Die Zuwachsbewegung zeigt aber nicht nur im Laufe der grossen Periode die schon erwähnten Hebungen und Senkungen (II, § 2 u. 3), sondern scheint auch in kurzen Intervallen ganz allgemein (in Pilzfäden, sowie in höheren Pflanzen) mehr oder minder auffälligen Oscillationen unterworfen zu sein. In der That kann man bei schnell wachsenden Pflanzen zuweilen schon im Laufe einer Minute eine Aenderung der Wachstumsschnelligkeit beobachten (über die Methode vgl. § 6). Im allgemeinen pflegt dadurch das Wachstum in unregelmässiger Weise (häufig in Intervallen von 2—30 Min.), theilweise allmählich, theilweise mehr stossweise, abwechselnd beschleunigt und verlangsamt, in manchen Fällen auch zeitweise zum Stillstand gebracht zu werden. Da zudem eine gewisse Nutation stattfindet (II, Kap. XII), so beschreibt die fortwachsende Spitze eine unregelmässige Raumcurve. Alles dieses gilt der Hauptsache nach ebenso für die langsam arbeitenden Pflanzen, an denen die Zuwachsbewegung nur in längeren Intervallen gemessen werden kann.

Da diese Oscillationen bei vollster Constanz der äusseren Bedingungen

1) Lidforss, Jhb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 304. Vgl. ausserdem Stammeroff, Flora 1897, p. 147. Ueber das langsamere Wachsen von Haaren vgl. Reinhardt, l. c. p. 522.

2) Askenasy, Verhdlg. d. naturh.-med. Vereins in Heidelberg 1879, N. F. II, p. 246; V. Rimpau, Bot. Ctrbl. 1883, Bd. 13, p. 6.

3) Caspary, Flora 1856, p. 136; O. Drude, Nov. Act. d. Leop. Carolin. Akad. 1881, Bd. 43, p. 247. Ueber die Blätter von *Musa* siehe Benecke, Ber. d. bot. Ges. 1893, p. 473; W. Maxwell, Bot. Ctrbl. 1896, Bd. 67, p. 1. Ueber Blätter von *Nelumbium* K. Miyake, Botanic Magazine, Tokio 1894, Nr. 141. — Einige Zusammenstellungen bei Pfitzer 1882, l. c.

4) H. Reuss, cit. bei Büsgen, Bau u. Leben d. Waldbäume 1897, p. 65.

5) Fr. Darwin, Annals of Bot. 1893, Bd. 28, p. 485. Vgl. ferner G. Kraus, Sitzungsab. d. naturf. Ges. zu Halle 1880, p. 94.



auftreten, so zählen sie zu den autonomen Bewegungen (II, Kap. XII). In der That stellen sich in der selbstregulatorischen Lenkung des Getriebes in der mannigfachsten Weise rhythmische Wallungen ein, wie z. B. die Schwingungen der Cilien, die pulsirenden Vacuolen, die Umwendung der Circulationsbewegung im Protoplasma etc. lehren (vgl. II, Kap. IX). Es ist also nicht zu verwundern, dass im Zusammenhang mit diesen inneren Variationen auch die Zuwachsthätigkeit Schwankungen erfährt.

Die schon länger bekannten Wachsthumsooscillationen konnte Sachs<sup>1)</sup> mit Recht als autonome Vorgänge ansprechen, obgleich in seinen Versuchen, sowie in den Experimenten von Reinke, Drude, Hofmeister, Pfitzer, Reinhardt u. s. w.<sup>2)</sup> die autonome Curve wohl niemals ungetrübt hervortrat. Denn es war in den längerdauernden Versuchen nicht für völlige Constanz der Aussenbedingungen gesorgt und nicht genügend beachtet, dass schon die Befestigung eines Fadens, sowie bei mikroskopischen Objecten die Reibung an dem Deckglas etc. Wachsthumstörungen hervorruft (II, § 35—38). Ich kann indess hinzufügen, dass auch bei sorgfältigster Vermeidung dieser und anderer Einflüsse, die besagten Oscillationen sowohl an Pilzfäden (in Wasser und in Luft), als auch an Wurzeln und an diesen wiederum in jeder einzelnen Streckungszone hervortreten und an zwei nebeneinander befindlichen Objecten einen verschiedenen Rhythmus einhalten.

Die störenden Einflüsse, die bei höheren Pflanzen aus dem Antagonismus von Geweben, aus mechanischen Hemmungen in Blattscheiden etc. entstehen, fallen bei Pilz- und Algenfäden aus. Auch kommen bei diesen, soweit ein streng apicales Wachstum thätig ist, die Oscillationen nicht in Betracht, die aus dem wechselnden Zusammenwirken der grossen Periode in den in Streckung befindlichen Internodien resultiren. Diese Resultanten entspringen indess ebensogut dem selbstregulatorischem Walten, wie die ansehnlichen Wachsthumsschwankungen, die in Oedogonium durch das Einreissen der Zellwand und die Ausstreckung des Zellstoffringes bewirkt werden (II, p. 11).

Als Beispiel für ein ansehnliches Auf- und Abwallen der Zuwachsbewegung theile ich einen Versuch von Hofmeister<sup>3)</sup> mit, in welchem die beiden Endzellen eines Fadens von *Spirogyra princeps* mikrometrisch gemessen wurden und zwar sind die direct abgelesenen Scalentheile (à 0,0028 mm), sowie die in diesen ausgedrückten Zuwächse für 1 Minute angegeben. Wie man sieht, schreitet das Wachstum längere Zeit langsam fort, um dann plötzlich so beschleunigt zu werden, dass eine Gliedzelle in 1 Minute bis 7½ Proc. verlängert wird.

1) Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. I, p. 103.

2) Reinke, Unters. ü. d. Wachsthumsgeschwindigkeit 1872 (Sep. a. d. Vhdlg. d. Bot. Vereins f. Brandenburg Bd. 14); Bot. Ztg. 1876, p. 122; Drude, Nova Act. d. Leopold. Carol. Akad. 1881, Bd. 43, p. 247 (Phanerogamen); Hofmeister, Jahresheft des Vereins für Naturkunde in Württemberg 1874, Bd. 30, p. 222 (Spirogyra); Pfitzer, Monatsb. d. Berl. Akad. 1872, p. 384 (Ancylistes); Errera, Bot. Ztg. 1884, p. 497; Reinhardt, Jhb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 479 (Pilze).

3) Hofmeister, l. c. p. 222. Aehnlich dürften die Versuche bei ganz constanten Aussenbedingungen ausfallen.

Zeit Morgens	Abgelesene Scalentheile	Zuwachs pr. 1 Minute
9 U. 28'	85,8	
- 31'	87,0	+ 0,4
- 43'	90,0	+ 0,25
10 U. 5'	90,2	+ 0,09
- 10'	90,7	+ 0,1
- 12'	92,0	+ 0,65
- 13'	94,8	- 0,2
11 U. —'	93,7	- 0,04
- 10'	93,8	+ 0,01
- 15'	94,4	+ 0,12
- 25'	96,0	+ 0,32
- 30'	96,1	+ 0,02

### § 6. Die Messung der Wachstumsbewegung.

An schnell wachsenden Pflanzen lässt sich schon der stündliche Zuwachs mit dem Maassstab ermitteln. Bei genügender Vergrößerung kann man aber auch die Zuwachsbewegung direct wahrnehmen und mit Hilfe der Projection im Hörsaal vorführen.

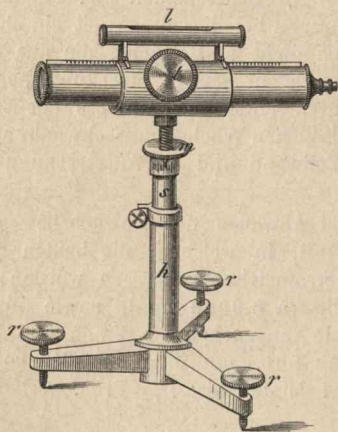


Fig. 6. Die grobe Einstellung geschieht durch Hebung der Säule *s*, während die feine Einstellung, sowie auch die Messung von grösseren Strecken mit Hilfe der Mikrometerschraube *m* ausgeführt wird. Ausserdem wird der Zuwachs an dem Ocularglasmikrometer abgelesen. *z* Trieb zum Einstellen des Tubus, *l* Libelle, *r* Stellschraube. Der Apparat wird, wie auch die zu erwähnenden Registrirapparate, nach meinen Angaben vom Universitätsmechanikus Albrecht in Tübingen angefertigt (vgl. Bot. Ztg. 1887, p. 27). Etwas andere Constructionen dieser Art sind bei Wiesner (Zeitschrift f. Mikroskopie 1893, Bd. 10, p. 147) und in dem Preiscurant von Leitz zu finden. Ein wenig befriedigender Apparat dieser Art wurde bei Sachs (Arbeiten des Bot. Instituts in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 135) benutzt.

Zu diesen und vielen anderen Demonstrationen dient mir ein von Zeiss gebauter Projectionsapparat, der die Anwendung von 10—10 000 facher Vergrößerung gestattet<sup>1)</sup>. Indem ich die von einer Bogenlampe (30—50 Ampère) ausgehenden Lichtstrahlen durch Wasser und Eisensulfatlösung lenkte, erreichte ich, dass Schwärmosporen, Plasmaströmungen etc. bei sehr starker Vergrößerung projectirt werden können. Für die Demonstration des Wachstums hat sich als Object das 25—30 mm hohe erste Laubblatt der Keimlinge von *Avena* oder *Hordeum* bewährt, die in eine kleine Cuvette gebracht und kurz vor dem Versuche ganz unter Wasser gesetzt werden. Als fixe Marke dient der Schatten eines Stabes, den man so richtet, dass die fortwachsende Spitze diese Marke in kurzer Zeit erreicht. Die Spitze rückt bei ca. 4000 facher Vergrößerung in 1 Minute um 60 mm vor, wenn der reale Zuwachs in dieser Zeit 0,015 mm beträgt.

1) Näheres bei Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 4900, Bd. 35, p. 744.

Da, wo das gewöhnliche Mikroskop nicht gut anwendbar ist, benutze ich ein Mikroskop mit horizontal gerichtetem Tubus, dessen Einrichtung aus Fig. 6 ersichtlich ist.

Für eine exacte Bestimmung sind die sehr genauen und generell anwendbaren optischen Methoden schon deshalb vorzuziehen, weil eine Beeinflussung der Wachstumsthätigkeit durch die Anknüpfung der Pflanze vermieden wird. Indess kann in vielen Fällen auch die Hebelvergrößerung für die Messung und die Demonstration des Wachstums mit Vortheil angewandt werden<sup>1)</sup>. Ein geeigneter Apparat ist in Fig. 7 abgebildet. Eine Bestimmung der Vergrößerung des Umfanges erreicht man, indem man nach dem Vorgang von Hales, Duhamel, Reinke<sup>2)</sup> einen feinen Draht um die Pflanze schlingt, dessen eines Ende unverrückbar befestigt ist, während man die Bewegung des anderen Endes direct oder vergrößert an einem Hebelwerk verfolgt. Ferner sind Tastzirkel<sup>3)</sup> (incl. Sphärometer) und Fühlhebel<sup>4)</sup> in verschiedenen Constructions zur Messung des Dickenwachthes benutzt worden. Dieser lässt sich auch sehr exact bestimmen, indem man mit Hilfe des in Fig. 6 abgebildeten Mikropes das Fortrücken einer angeklebten Metallspitze verfolgt, während das Object mit der

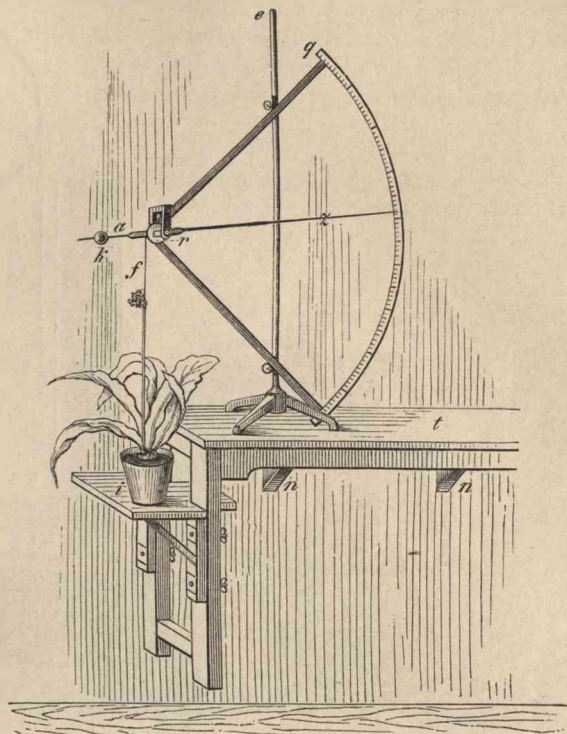


Fig. 7. Der Seidenfaden *f* ist einerseits an die Pflanze, andererseits an der Rolle *r* befestigt. Mit dieser ist der Zeiger *z* verbunden, der sich bei Verlängerung der Pflanze senkt und dessen Ausschlag, je nach Anwendung der grösseren oder kleineren Rolle, das 40- oder 80fache des Zuwachses beträgt. — In der Figur ist zugleich der an der Wand (bei *n*) zitterfrei fixirte Tisch *t* dargestellt, an dessen frei endigenden Füßen das verstellbare Tischchen *i* in gewünschter Höhe fixirt wird.

<sup>1)</sup> Sachs, l. c. u. Lehrbuch II. Aufl., 1870, p. 632.

<sup>2)</sup> Hales, Statik 1748, p. 74; Reinke, Bot. Zeitung 1876, p. 448 u. 444.

<sup>3)</sup> G. Kraus, Die Wasservertheilung i. d. Pflanze 1879, I, p. 74 (Separat a. d. Festschrift d. naturf. Gesellsch. z. Halle); F. Darwin u. A. Bateson, Annals of Botany 1893, Bd. 7, p. 468; 1890, Bd. 4, p. 148.

<sup>4)</sup> Jost, Ber. d. botan. Gesellsch. 1892, p. 600; Macmillan, American Naturalist 1894; Frost, Minnesota Botanic. Studies 1894, IV, p. 182; Golden, Botan. Centralbl. 1894, Bd. 59, p. 169.

opponirten Flanke einer unverrückbaren Widerlage anliegt. Auch lässt sich das tangentielle Wachstum genau durch mikrometrische Messung des Abstandes zweier auf der Peripherie aufgetragener Marken ermitteln<sup>1)</sup>.

Mit der zuletzt genannten Methode<sup>2)</sup> erzielt man eine exacte Bestimmung des Partialzuwachses auch an den sich krümmenden Pflanzentheilen, sofern man

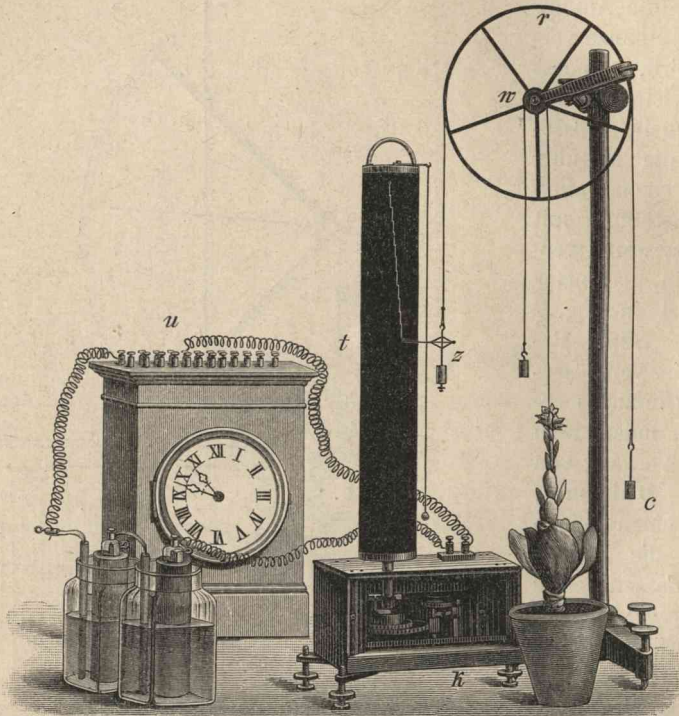


Fig. 8.

den Abstand der Marken derart wählt, dass der Unterschied zwischen Bogen und Sehne vernachlässigt werden kann. Ausserdem wird an gekrümmten Objecten durch Anlegen von biegsamen Maassstäben oder durch Benutzung von getheilten Kreisbogen gleicher Krümmung gemessen<sup>2)</sup>. Wie im näheren die Vertheilung der Zuwachsbewegung mit Hilfe von künstlichen oder natürlichen Marken ermittelt wird, ist schon früher besprochen worden. Die Tuschmarken werden mit einem feinen Pinsel<sup>3)</sup> oder mit Hilfe eines Systems von (parallelen)

1) Vgl. Pfeffer, *Physiol. Unters.* 1873, p. 23; *Druck und Arbeitsleistungen* 1893, p. 294.

2) Sachs, *Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg* 1873, Bd. 1, p. 391.

3) Im Princip schon angewandt von Hales, l. c. p. 186, 193; Duhamel, *Naturgesch. d. Bäume* 1765, Bd. 2, p. 36; Cotta, *Naturbeob. über die Bewegung d. Saftes* 1806, p. 64. Vgl. Wiesner, *Sitzungsber. der Wiener Akad.* 1883, Bd. 88, Abth. 1, p. 453; Sachs, l. c. p. 421.

über einen Kork gespannten Rosshaaren<sup>1)</sup> oder, bei massiveren Objecten, mittelst eines Theilrädchens<sup>2)</sup> aufgetragen.

Um während längerer Zeit zu beobachten wird man thunlichst registrirende Apparate benutzen. In ausgedehnter Weise hat solche zuerst Sachs<sup>3)</sup> angewandt, der die Spitze seines Zeigers am Bogen (vgl. Fig. 7) Curven auf die berusste Papierumkleidung eines Cylinders schreiben liess, der eine Umdrehung in der Stunde ausführte. Vollkommener sind die weiterhin von Wiesner<sup>4)</sup>, Baranetzky<sup>5)</sup> und anderen Forschern<sup>6)</sup> benutzten Apparate, bei welchen die Vergrößerung des Zuwachses durch eine Doppelrolle erzielt wird. Ausser diesem Princip haben zur Registrirung des Dickenwachstums auch andere Hebelvergrößerungen Verwendung gefunden.

Fig. 8 stellt einen nach meinen Angaben angefertigten Apparat dar, der nach dem von Baranetzky angewandten Princip dadurch eine Treppencurve mit dem Schreibzeiger  $x$  zeichnet, dass der mit Papier überzogene berusste Cylinder  $t$ , je nach der Stellung des auslösenden Uhrwerks, jede  $\frac{1}{4}$ ,  $\frac{1}{2}$ , 1, 2 Stunden etc. eine kleine Drehung macht. Die so markirten Strecken geben also den realen Zuwachs im Verhältniss der Rolle  $w$  zur Rolle  $r$  vergrößert an.

Wenn sich aber der durch ein Uhrwerk betriebene Cylinder continuirlich dreht und jede Stunde eine Umdrehung macht, so giebt der verticale Abstand der geschriebenen Spirallinie (vgl. Fig. 9  $c-c$ ) den vergrößerten stündlichen Zuwachs an. Ausser diesem Apparat (Abbildung in I. Aufl., Bd. II, p. 86) benutze ich auch einen anderen, dessen Cylinder eine Umdrehung in 24 Stunden ausführt und bei welchem die Wachstumscurve direct auf Coordinatenpapier geschrieben wird. In diesem Falle wird dann die Curve mit Schreibfeder und Glycerin-Anilinfärbung geschrieben (Fig. 9), eine Methode, die auch bei den anderen Apparaten an Stelle des Schreibens auf berusstes Papier angewandt wird. Uebrigens kann ein geschickter Experimentator sich leicht einen ganz ordentlich arbeitenden Registrirapparat aus einer Rollen-

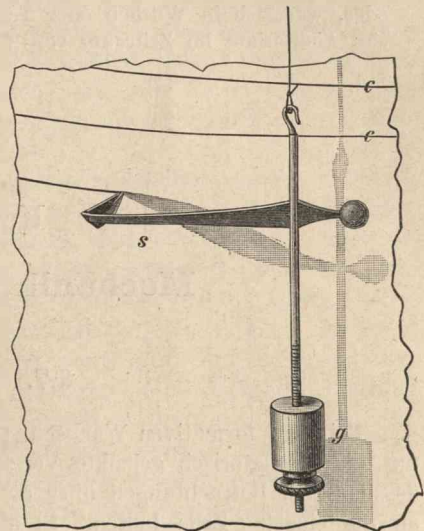


Fig. 9. s Schreibfeder; g Spanngewicht. Ueber andere Constructionen der Schreibfeder vgl. z. B. Langendorff, l. c. p. 41.

- 1) Wiesner, l. c. p. 474.
- 2) Grisebach, Archiv f. Naturgesch. 1843, IX, Bd. 1, p. 269, Wiesner, l. c. 1883, p. 473.
- 3) Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 113. Sachs nennt den Apparat »selbstregistrirendes Auxanometer«.
- 4) Wiesner, Flora 1876, p. 466.
- 5) Baranetzky, Die tägliche Periodicität d. Längenwachstums 1879, p. 24.
- 6) Cohn, Jahresb. d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur 1879; Pfeffer, Pflanzenphysiol. 1881, II, p. 86; Botan. Zeitung 1887, p. 29. Zur Registrirung des Dickenwach-

combination, sowie aus einer einfachen Federuhr aufbauen, die man einen Lampencylinder mit der Schnelligkeit des Minuten- oder Stundenzeigers herumdrehen lässt.

Mit Hilfe der electricischen Uebertragung kann man auch den registrirenden Apparat in beliebiger Entfernung von der zu prüfenden Pflanze aufstellen. Auf die Technik dieser Einrichtungen (von denen eine Frost. l. c. benutzte) kann hier indess ebensowenig eingegangen werden, wie auf die Kritik der mannigfachen Fehlerquellen<sup>1)</sup>. Bemerken will ich nur, dass man bei erheblichen Feuchtigkeitsschwankungen der Luft entweder, abgesehen von dem über die Rolle (*w* Fig. 8) laufenden Stücke, Platindrath anwenden oder sich durch Vereinigung von Hanf- und Seidenfäden einen Faden herstellen muss, der in Folge der entgegengesetzten hygroscopischen Dimensionsänderung keine Längenänderung erfährt.

Ohne Frage wird in der Zukunft die photographische Registrirung<sup>2)</sup> in diesen und anderen physiologischen Vorgängen die Hauptrolle spielen. Mit Hilfe eines durchaus automatisch arbeitenden Apparates habe ich mir auch in gewünschten Intervallen photographische Aufnahmen der successiven Phasen von Wachstums- und Bewegungsvorgängen auf Filmsrollen (800 Bilder) hergestellt, die dazu dienen, das, was sich in Wochen oder Tagen abspielte, auf kinematographischem Wege im Auditorium im Zeitraum von 4—1½ Minuten vorzuführen<sup>3)</sup>.

## Kapitel II.

### Mechanik des Wachsens.

#### § 7. Allgemeines.

Bei dem formativen Wachsen, auch dem in Geweben, handelt es sich stets um die regulatorisch gelenkte Vergrößerung von Zellen, und wir können uns desshalb bei Betrachtungen über die allgemeine Wachstumsmechanik (II, p. 4) an die einzelne Zelle halten. In dieser muss (sofern sie ein Dermatoplast ist) nothwendig die Zellhaut wachsen, wenn ein äusserlich sichtbarer Gestaltungsvorgang erzielt werden soll. Dieses Wachsen ist eine physiologische Leistung, die nur durch den lebensthätigen Protoplasten ermöglicht und vollbracht wird. Mit der Aufnahme des Wachsens werden aber, so wie es nothwendig sein muss, vermöge der allseitigen Verkettung alle diejenigen Thätigkeiten erweckt oder regulirt, die zur Realisirung des Wachsens und zur Erhaltung des nöthigen

thums angewandte Apparate bei Macmillan, American Naturalist, Mai 1894; Reuss, Forstl. naturw. Zeitschrift 1893, p. 146; Bot. Centralbl. 1893, Bd. 53, p. 348; Frost, Minnesota Botanical Studies 1894, IV, p. 184; Golden, Botan. Centralbl. 1894, Bd. 59, p. 169; Baranetzky, Ber. bot. Ges. 1899, p. 20. Ueber die in der Thierphysiologie üblichen Methoden vgl. z. B. O. Langendorff, Physiol. Graphik 1894; E. J. Marey, Methode graphique 1878.

1) Vgl. z. B. Sachs, Flora 1876, p. 108 ff.

2) Vgl. z. B. Langendorff, l. c. p. 84; Marey, Die Chronophotographie 1893.

3) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 738.

Gleichgewichts direct oder indirect nothwendig sind (II, Kap. VII. Vgl. Bd. I, Kap. I). Als einen sichtbaren Erfolg dieses correlativen Waltens sehen wir mit der Vergrößerung der Zelle ein Wachsthum (Vermehrung) der Protoplasma-masse, sowie eine Theilung des Zellkerns und der Zelle eintreten (II, Kap. III). Zugleich wird durch eine entsprechende Stoffproduction für die Erhaltung der Turgorhöhe gesorgt, und ebenso sind die Production der Stärke bis zu einem bestimmten Grenzwert, die Neubildung einer Zellhaut um den plasmolysirten Protoplasten u. s. w. Beispiele der nie fehlenden regulatorischen Lenkung (vgl. I, § 93).

Jedenfalls darf man auch in diesen Falle nie vergessen, dass die Wachsthumsthätigkeit als ein verwickelter physiologischer Vorgang nur im Zusammenhang mit der Gesamthätigkeit besteht und verständlich ist, dass aber die Forschung naturgemäss genöthigt ist, zuerst die Einzelfunctionen in das Auge zu fassen und thunlichst auf die zunächst maassgebenden Factoren zurückzuführen (I, § 4). Selbst dann also, wenn dieses Ziel in Bezug auf die Zellhaut vollständig erreicht wäre, würde damit doch immer nur eine, allerdings wichtige und unerlässliche Partialfunction, aber keineswegs das gesammte Problem des organisatorischen Wachsens aufgeheilt sein. Zu diesem gehört vor allem auch Wachsthum und Vermehrung des Protoplasten, die auch für diejenigen Organismen (Gymnoplasten) unerlässlich sind, in denen die zellhautbildende Thätigkeit nicht ausgeübt wird.

Leider haben wir aber in dieses organisatorische Schaffen des Protoplasten, dessen Thätigkeit allgemein das fundamentalste und schwierigste Problem bildet, in causaler Hinsicht eine so mangelhafte Einsicht, dass wir uns auf einige allgemeine Erörterungen beschränken müssen. Etwas näher werden wir dann auf die Wachsthummechanik der Zellhaut eingehen, die als eine extraplasmatische Partialfunction besser der Forschung zugänglich ist (I, § 9; II, § 4). In Kürze soll ferner (II, § 40) der Stärkekörner gedacht werden, die durch Vermittlung specieller Plasmaorgane (Chromatophoren) entstehen und wachsen. Dagegen haben wir keinen Grund, auf die Krystalle und Krystalloide einzugehen, die offenbar ebenso wie andere Krystalle entstehen und wachsen, deren Auftreten indess insofern von der vitalen Thätigkeit abhängt, als dadurch in regulatorischer Weise das auskrystallisirende Material geschaffen und zusammengeführt wird.

Zu dem innersten Wesen des Organismus gehört die Imbibitions- und Quellungs-fähigkeit, die es ermöglicht, dass sich unter stetigem Austausch mit der Aussenwelt, im Innern des lebensthätigen Protoplasten der Stoffumsatz abspielt, durch welchen die Betriebsenergie gewonnen und das Material für den organisatorischen Aufbau geschaffen werden (I, § 4, 77). Gleichviel ob diese Baustoffe am Entstehungsort oder fern von diesem eingefügt oder angegliedert werden, jedenfalls gehört das Eindringen und Einfügen zwischen das Bestehende, gehört das Wachsthum durch Intussusception zu den unerlässlichen und fundamentalen Eigenschaften des Protoplasten und des ganzen Organismus. Denn das Wachsen eines Blattes oder Stengels wird nicht durch Anlagerung von aussen (Apposition), sondern durch Vergrößerung und Vermehrung der Zellen bewirkt. Ebenso findet Intussusception im Protoplast statt, wenn sich ein Krystall eindringt oder wenn sich der Zellkern vergrößert, der ebenso wie die anderen plasmatischen Theile durch Intussusception wächst, wenn ein Molecülcomplex, ein Molecül, ein Atom in das Innere der organisirten Masse eingefügt wird. Nicht minder wird

bei der Vertheilung der männlichen Plasmamasse in der Eizelle Intussusception erzielt.

Neben der Intussusception ist bei den quellungsfähigen Körpern auch Apposition (Juxtaposition) möglich, während den undurchdringlichen Körpern (Krystallen etc.)<sup>1)</sup> nur der zuletztgenannte Wachsthumsmodus zur Verfügung steht. In der That werden bei den organisirten Massen, auch in der Zellhaut (II, § 8, 9), beide Modalitäten benutzt. Jedoch ist es bei der Zunahme durch die gleichartige Masse oft schwierig, eine bestimmte Entscheidung zu treffen, während z. B. dann kein Zweifel besteht, wenn Krystalle von Calciumoxalat oder andere Fremdkörper in die Zellhaut oder in den Protoplasten eingelagert werden.

Die Intussusception wurde bereits von Lamarck<sup>2)</sup> als eine unerlässliche Eigenschaft der Organismen angesprochen. Mit diesem Forscher ziehen wir die Begriffsbestimmung im weitesten Sinne, rechnen also jede Inneneinlagerung hierher, gleichviel wie sie in formaler und energetischer Hinsicht zu Stande kommt, ob es sich also z. B. um Ausscheidung im Inneren oder um Einführung von gefornnten Massentheilen handelt. Ebenso kann in unserem Sinne Apposition z. B. durch Anlagerung von Zellen, Hautlamellen, Molecülen oder Atomen erzielt werden. Jedenfalls liegt kein Grund vor, nur bei molecularen Vorgängen oder nur bei der Einlagerung von gleichartiger Substanz von Intussusceptionswachsthum zu reden, wie es gelegentlich von Forschern geschah, deren Aufmerksamkeit auf einen einzelnen Wachsthumsvorgang concentrirt war<sup>3)</sup>. Natürlich wird man bei dem Rückverfolg des Wachsens auf die letzten physiologischen (I, § 8) oder chemischen Einheiten schliesslich auf Apposition stossen<sup>4)</sup>. Denn die Atome sind untheilbar und undurchdringlich und vermuthlich wachsen öfters Micellen oder höhere Complexe dauernd oder zeitweise durch Apposition. Eine scharfe Abgrenzung ist aber auch schon desshalb nicht möglich, weil auf die Apposition unmittelbar oder allmählich die Intussusception folgen kann. Es ist das nicht nur bei der Vereinigung von Protoplasten zu sehen, sondern tritt auch z. B. ein, wenn das zunächst apporinirte Quecksilber allmählich in die Bleiplatte eindringt. Bei der möglichen Mannigfaltigkeit dürften wohl auch durch die Eintheilung in cellulare, lamellare, moleculare Intussusception<sup>5)</sup> Kategorien geschaffen sein, in die nicht alle realen Fälle glatt passen.

Wie das organisatorische Wachsen im näheren ausgeführt werden mag, immer wird ihm durch die besondere Structur und die damit verkettete besondere Thätigkeit die bestimmte Richtung aufgedrängt, durch welche die spezifische Entwicklung der Art zu Stande kommt (I, § 47; II, Kap. VII). Vermöge dieser Thätigkeit können dann, neben der Fortbildung und Vermehrung der nur durch Theilung sich erhaltenden Organe, auch Neuformationen geschaffen werden, die,

1) Ebenso wachsen die quellungsfähigen Eiweisskrystalle (Krystalloide) durch Apposition. Pfeffer, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1872, Bd. 8, p. 516. Vgl. über diese u. ihre künstliche Darstellung Bd. I, p. 458, 68.

2) Lamarck, *Philosoph. zoolog. Nouv. Ed.* 1830, Bd. I, p. 382 (Erste Auflage 1808).

3) Vgl. z. B. Krabbe, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1887, Bd. 18, p. 412; Noll, *Flora* 1895, p. 80; Bütschli, *Unters. ü. Structuren* 1898, 223. — Eine allgemeine Auffassung z. B. bei Pfeffer, *Studien z. Energetik* 1892, p. 250; Wiesner, *Elementarstructur* 1892, p. 193.

4) Pfeffer, *l. c.* p. 254.

5) Wiesner, *l. c.* p. 223.



wie die Zellhaut, besondere Functionen im Dienste des Organismus zu vollbringen haben (I, § 8). Gleichviel ob solche Neuformationen aus todter Masse oder durch die Transformation lebendiger Substanz entstehen, jedenfalls ist mit deren Existenz ein Complex geschaffen, der mit seinen Eigenschaften wirksam eintritt. Das ist ja auch dann der Fall, wenn durch einen Krystalsplitter der Ansatz des zum Wachsthum dienenden Materials an bestimmter Stelle veranlasst wird<sup>1)</sup>. Sicherlich wird Analoges auch in der Gesamtheit der Wachsthumsvorgänge vorkommen, jedoch ist das Wachsthum des Organismus von dem eines Krystals schon deshalb grundverschieden, weil es sich bei einem localisirten Auskrystallisiren stets nur um eine Einzelreaction, nicht aber um das verwickelte Gesamtgetriebe des Organismus handelt.

Durch das regulatorische Walten im Organismus wird es, wie schon erwähnt (I, Kap. I; II, Kap. VII), ermöglicht, dass mit den allgemeinen Energiemitteln die so überaus mannigfachen formativen Leistungen vollbracht werden. Allerdings fehlt uns eine befriedigende Einsicht in das maassgebende Walten im Protoplasma, das in letzter Instanz auf molecularen Processen beruht. Denn darauf basiren die chemischen Umsetzungen im Bau- und Betriebsstoffwechsel. Derartige Processe liegen also vor, wenn ein producirtes Stofftheilchen in der Nähe oder Ferne durch physikalische Richtwirkung (wie beim Krystallisiren), durch Oberflächenenergie, durch chemische Affinität zur Angliederung oder Eingliederung gebracht wird, oder wenn dieses im Entstehungsmoment oder durch irgend welche Combinationen erzielt wird.

Damit sind zugleich diejenigen Energiemittel<sup>2)</sup> gekennzeichnet, die allgemein in Frage kommen, während den turgorlosen Gymnoplasten die osmotische Energie abgeht, die auch in den turgescen ten Zellen die für das Wachsthum des Zellkerns, des Cytoplasmas etc. nothwendige Arbeit nicht zu leisten vermag. Ja bei diesem Wachsen, sowie bei dem Dickenwachsthum der Zellhaut ist sogar die entgegenwirkende Turgorenergie zu überwinden, die aber theilweise bei dem Flächenwachsthum der Zellhaut (II, § 8), sowie bei Ueberwindung äusserer Widerstände (II, § 35) die mechanischen Leistungen vollbringt.

In dem osmotischen Druck, der zumeist 5—45 Atm. beträgt (I, p. 124), steht zwar eine ansehnliche Energiequelle zur Verfügung, die aber nicht diejenige Intensität erreicht, zu der die anderen genannten Energiemittel ansteigen können. Denn um z. B. die Quellungskraft (Oberflächenenergie) der Stärke zu äquilibriren, bedarf es eines Druckes von 2500 Atm. (I, § 12). Um das Gefrieren des Wassers bei  $-20^{\circ}\text{C}$ . zu verhindern, ist sogar ein Gegendruck von 13000 Atm. nothwendig<sup>3)</sup>, und geringer ist auch nicht die Energie, mit der die Bildung von Krystallen oder von Ausscheidungen bei chemischen Reactionen angestrebt wird<sup>4)</sup>. Durch dieses Streben können demgemäss gewaltige Aussenleistungen vollbracht

1) Ohne einen solchen Anstoss tritt keine Ausscheidung ein und es entsteht eine übersättigte Lösung. Vgl. Ostwald, Zeitschrift f. physikal. Chem. 1897, Bd. 22, p. 289; Lehrbuch d. allgem. Chemie II. Aufl. 1894, Bd. 4, p. 4043. Siehe auch dieses Buch, Bd. I, p. 474. — Ueber die periodische Entstehung von Ausscheidungen auf solche Weise vgl. R. E. Liesegang, Zeitschrift f. physik. Chem. 1897, Bd. 23, p. 365.

2) Vgl. Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 163. Vgl. Bd. II, letztes Kap.

3) Clausius, Die mechanische Wärmetheorie 1876, Bd. I, p. 174.

4) Lehmann, Molekularphysik 1888, Bd. 4, p. 349.

und selbst Steine gesprengt werden. Es kann deshalb nicht Wunder nehmen, dass die Cohäsion der Zellwand die Bildung und das Wachstum der Krystalle von Calciumoxalat nicht hindert. Der Aggregatzustand des Protoplasmas (I, § 7) setzt aber dem Wachstum eines Körpers nur geringen mechanischen Widerstand entgegen.

### § 8. Wachstumsmechanik der Zellhaut.

Da der Protoplast durch die selbstthätige Umkleidung mit einer Zellhaut den ihm zur Verfügung stehenden Raum abgrenzt, so ist ihm eine Veränderung des Umrisses nur soweit möglich, als er ein allgemeines oder localisirtes Ausgestalten, also ein Wachstum der Zellhaut bewirkt. Ausserdem wird bekanntlich häufig, insbesondere nach Vollendung des Flächenwachstums, ein Dickenwachstum der Zellhaut ausgeführt, wie denn überhaupt der Protoplast zur Erreichung seiner Ziele und Zwecke in verschiedener Weise für den Ausbau, sowie nöthigenfalls für die physikalische oder chemische Veränderung der Membran zu sorgen hat (I, § 83, 84). Da diese selbst ein für sich nicht lebendiges Organ ist (I, § 7), so werden alle jene Vorgänge, wird also auch das Wachstum direct oder indirect vermittelt und dirigirt durch den lebensthätigen Protoplasten, der auch das Material für das Wachsen zu schaffen hat, das wiederum nur gelingt, wenn der Protoplast der Zellhaut angeschmiegt ist.

Wie so oft, wird auch in diesem Falle die Aufgabe nicht immer mit denselben Mitteln gelöst. So ist schon die neugebildete Haut nicht immer aus demselben Stoffe aufgebaut (I, § 83), und zudem wird die Haut in gewissen Fällen durch eine Secretion, in anderen durch eine Metamorphose der peripherischen Plasmamasse gebildet. Ferner ist es gewiss, dass Wachstum sowohl durch Apposition, als auch durch Intussusception vermittelt wird, obgleich es in dem einzelnen Falle häufig nicht möglich ist, den angewandten Modus zu präcisiren. So weit unsere Erfahrungen ein Urtheil gestatten, wird Apposition sehr oft, jedoch nicht ausnahmslos, bei dem Dickenwachstum benutzt. Dagegen dürfte Intussusception vielfach bei dem Flächenwachstum im Spiele sein, das aber auch, und vielleicht häufig, durch ein regulatorisch gelenktes plastisches Dehnen der Membran erzielt wird. Auch in diesem Falle kann das Wachstum continuirlich und ohne Verdünnung der Membran fortschreiten, wenn gleichzeitig für ein entsprechendes appositionelles Dickenwachstum gesorgt wird.

Diese Modalitäten sind auch in energetischer Hinsicht verschieden. Denn während bei der Intussusception (actives Wachsen) die Betriebsenergie durch diejenigen Vorgänge gewonnen wird, welche das Eindringen der Substanztheile in die Membran bewirken (Volumenergie durch chemische oder physikalische Vorgänge; II, letztes Kap.), wird bei dem plastischen Wachsen (passives Wachsen) die Zellhaut durch eine von aussen wirkende Dehnkraft, durch die Turgorenergie passiv verlängert<sup>1)</sup>. Somit ist passives Wachstum ausgeschlossen, wenn eine zureichende Dehnkraft nicht vorhanden ist. Uebrigens ist schon

1) Pfeffer, Studien z. Energetik 1892, p. 218. Hier ist auch die Quellung berücksichtigt.

p. 29 darauf hingewiesen, dass durch die bei der Intussusception thätigen Energiemittel eine viel höhere mechanische Intensität erreichbar ist, als in dem Turgor (in der osmotischen Energie) zur Verfügung steht. Ebenso ist schon hervor gehoben, dass diese Turgorenergie überwunden werden muss, wenn durch die Verdickung der Zellwand der Wohnraum des Protoplasten mehr und mehr verkleinert wird.

Das Wachstum kommt aber immer nur soweit zu Stande, als es durch regulatorische Verwendung und Lenkung der potentiellen Befähigungen (Energiemittel) in Scene gesetzt wird. Desshalb kann das Wachstum in wachstumsfähigen Zellen durch selbstregulatorisches Walten zum Stillstand gebracht werden. Ein Stillstand wird u. a. auch durch die Entziehung von Sauerstoff bewirkt, weil dann nicht mehr in zureichender Weise diejenigen vitalen Operationen ausgeführt werden, durch die entweder Intussusception bewirkt oder die Cohäsion der Zellwand so weit herabgesetzt wird, dass durch die herrschende Turgorspannung plastische Dehnung ermöglicht ist. Denn eine solche ist zumeist ohne einen erweichenden Einfluss unmöglich, weil ausserdem die Zellwand durch die Turgorenergie nicht bis zur Elasticitätsgrenze in Anspruch genommen ist. Es wird dieses dadurch erwiesen, dass nach Entziehung des Sauerstoffs die Spannung der Wandung durch Anhängen von Gewichten um  $\frac{1}{3}$  vermehrt werden kann, ohne dass eine bleibende Dehnung erfolgt<sup>1)</sup>. Ja bei Pilzen tritt sogar vorübergehend ein Wachstumsstillstand ein, wenn die Turgorspannung durch Uebertragen aus concentrirterer in verdünntere Lösung plötzlich um 40—45 Atm. gesteigert wird (nach Beobachtungen im Leipziger Institut).

Ein solches Erweichen, durch welches das Wachstum der Zellwand beliebig lenkbar und localisirbar ist, muss in der That möglich erscheinen, da in vielen Fällen die Eigenschaften der Zellwand durch den Einfluss des lebendigen Protoplasten modificirt werden (I, § 84). Auch gewährt Oedogonium ein anschauliches Beispiel dafür, dass in Folge des selbstregulatorischen Waltens die Zellwand ohne Steigerung des Turgors einreißt und dass durch plastische Dehnung eine ansehnliche Zuwachsbewegung erzielt wird (II, p. 41). Allein wenn in diesem und anderen Beispielen plastisches Wachsen feststeht oder wahrscheinlich ist, so ist doch in anderen Fällen offenbar Intussusceptionswachstum thätig, durch dessen regulatorische Lenkung ebenso beliebige Ausgestaltungen möglich sind.

Unter allen Umständen ist aber zur Realisirung des Wachsens das richtige Zusammenwirken verschiedener energetischer, vorbereitender und auslösender Factoren nothwendig, und demgemäss kann schon durch die Variation eines dieser Factoren eine Aenderung und eine Hemmung der Wachstumsthätigkeit erzielt werden. Bei richtiger Würdigung dieser Beziehungen ist es selbstverständlich, dass aus der Verlangsamung des Wachsens bei Abnahme des Turgorzustandes nicht folgt, dass die mechanische Arbeit im Wachstum durch die Turgorenergie geleistet wird. Denn ein solcher Erfolg muss auch dann

<sup>1)</sup> Pfeffer, Studien z. Energetik 1892, p. 244; Pflanzenphysiol. I. Aufl., Bd. II, p. 39. Für Nichtinanspruchnahme der Wand bis zur Elasticitätsgrenze sprechen auch die Versuche von de Vries, Unters. ü. d. mechan. Ursache d. Zellstreckung 1877, p. 113; Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 404, 429; Schwendener u. Krabbe. Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 327. Vgl. auch II, Kap. IV.

herauskommen, wenn der Turgor nur eine der formalen Bedingungen ist (II, § 20), wie das z. B. der Einfluss der Temperatur lehrt, die bei Ueberschreitung des Optimums eine Verlangsamung und endlich den Stillstand des Wachsthum veranlasst, obgleich die Athmung und der Stoffumsatz erheblich gesteigert werden und obgleich in gewissen Fällen die Turgorspannung etwas zuzunehmen scheint (I, § 104, 105; II, § 22). In der That ist der Turgescenzzustand nur eine formale Bedingung für die Gesamthätigkeit, auch für das Dickenwachstum und Flächenwachstum dann, wenn die Betriebsenergie nicht durch die Turgorspannung geliefert wird. Ob unter diesen Umständen dem Turgor in dem Flächenwachstum neben der formalen Bedeutung auch eine mechanisch vorbereitende Wirkung dadurch zukommt, dass er durch die Dehnung der Membran die Einlagerung von Substanztheilen<sup>1)</sup>, also das Wachstum durch Intussusception begünstigt, muss dahingestellt bleiben.

Durch einen genügenden mechanischen Widerstand (der aber nicht nur mechanisch, sondern auch als Reiz wirkt II, § 35—38) kann natürlich immer eine Verlangsamung und ein Stillstand des Wachsthum erzielt werden. Uebrigens geht aus den unten mitzutheilenden Erfahrungen die wichtige Thatsache hervor, dass unter solchen Umständen das Wachstum der Membran fortschreitet, obgleich in derselben die mechanische Dehnung abnimmt und endlich schwindet. So lange die Wachsthumfähigkeit bewahrt bleibt, wird das Wachstum nach Beseitigung der mechanischen Hemmung wieder aufgenommen. Durch dieses Verhalten wird also keine bestimmte Wachsthummechanik gekennzeichnet. Jedoch ist wohl zu beachten, dass gleichzeitig Reizeffecte und also neue Bedingungen geschaffen werden, wenn die Beseitigung der mechanischen Hindernisse mit einem Eingriff in den Gewebeverband verknüpft ist<sup>2)</sup>.

Nach alledem ist es klar, dass durch eine Steigerung des Turgors aus verschiedenen Gründen der Beginn, die Beschleunigung, unter Umständen aber auch die Verlangsamung des Wachsens verursacht werden können. Thatsächlich werden solche Regulationen sehr oft auf andere Weise, d. h. ohne eine Variation des Turgors herbeigeführt. Das ist z. B. der Fall bei der Wachsthumbeschleunigung, die bei Erhöhung der Temperatur (II, § 22), bei Entziehung des Lichtes (II, § 25), in der geotropischen und heliotropischen Krümmung u. s. w. (II, Kap. XIII) eintritt. Ebenso sind die Hemmung des Wachsens bei Entziehung des Sauerstoffs, und anscheinend auch der Eintritt und die Wiederaufhebung des winterlichen Ruhezustandes (II, Kap. IX) nicht mit einer Variation des Turgors verknüpft. Die Realisirung des Wachsthum, gleichviel auf welche Weise dieses ausgeführt wird, zieht dann immer in der schon angedeuteten Weise die Gesamthätigkeit in Mitleidenschaft und veranlasst somit auch, dass der Turgor während der Volumzunahme der Zelle auf gleicher Höhe erhalten wird<sup>3)</sup>. Von den obwaltenden Verhältnissen hängt es dann ab, ob während

1) Etwas derartiges findet bei dem Wachstum der Niederschlagsmembranen statt; vgl. Bd. I, p. 90.

2) Vgl. II, § 38 Verletzungen. An dieser Stelle ist auch die Bildung von Callus berücksichtigt. Ueber Thyllen vgl. Schellenberg, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 261; Mellink, Bot. Ztg. 1886, p. 749.

3) Pfeffer, Druck und Arbeitsleistungen 1893, p. 412, 428, Studien z. Energetik 1892, p. 245; dieses Buch Bd. I, p. 121 u. 520; Noll, Flora 1895, Egsbd. p. 44; Wortmann, Ber. d. bot. Ges. 1887, p. 461.

des Wachstums der Wassergehalt in der Zelle und den Geweben zu- oder abnimmt. Speciell bei dem Streckungswachstum (II, § 2 und 3) pflegen die Pflanzentheile wasserreicher<sup>1)</sup> zu werden, während bei der nachfolgenden Verdickung der Wandung eine Abnahme des procentischen Wassergehaltes eintritt, der bei dem Wachstum der Asomatophyten unverändert bleibt oder doch bleiben kann.

**Historisches.** Die Versuche, das Wachstum eines einzelnen organisierten Körpers in die maassgebenden Factoren zu zergliedern, sind von den Stärkekörnern und der Zellhaut ausgegangen. Besonders verdanken wir die ersten klaren Erörterungen über das moleculare Intussusceptionswachstum Nägeli<sup>2)</sup>, der, wenigstens in den Hauptzügen, die Factoren in Betracht zog, auf welche in § 7 hingewiesen ist. Diese Erörterungen, in denen versucht wurde, die Wachstumsvorgänge bis auf die molecularen Prozesse zu verfolgen, behalten ihre hohe theoretische Bedeutung, obgleich sie von der unrichtigen Voraussetzung ausgingen, dass das Wachstum und die Gestaltung der Stärkekörner durch Intussusception bewirkt wird (II, § 10; über Molecularstructur vgl. I, § 13). Im Anschluss an diese Studien nahm Nägeli an, dass die Zellhaut gewöhnlich durch Intussusception, vereinzelt aber auch durch Apposition wachse. Nachdem dann weiterhin öfters die Allgemeingiltigkeit des Intussusceptionswachstums angenommen worden war, führte die berechtigte Gegenreaction Andere<sup>3)</sup> zu dem entgegengesetzten Extreme, nämlich zu der Auffassung, dass die Zellhaut nur durch Apposition wachse, dass folglich das Flächenwachstum der Zellhaut immer durch plastische Dehnung bewirkt werde. Von anderen Forschern<sup>4)</sup> wurden aber inzwischen weitere Argumente für Intussusception beigebracht, so auch in jüngster Zeit von Strasburger, der sich nunmehr der schon in der I. Aufl. dieses Buches (Bd. II, § 15) vertretenen Ansicht anschliesst, dass das Wachstum auf verschiedene Weise vermittelt wird. Ausgedehnter als in der I. Auflage (l. c.) habe ich<sup>5)</sup> fernerhin eine nähere Zergliederung der energetischen, vorbereitenden und auslösenden Factoren, sowie des regulatorischen Zusammenwirkens vorgenommen. Indem ich hierauf verweise, bemerke ich kurz, dass zuerst Sachs<sup>6)</sup> eine ent-

1) G. Kraus, Ueber d. Wasservertheilung i. d. Pflanze 1879, I (Sep. a. Festschrift d. naturf. Ges. z. Halle); 1880, II (Sep. a. Abhdlg. d. naturf. Ges. z. Halle Bd. 13).

2) Nägeli, die Stärkekörner 1858, p. 213.

3) Schmitz, Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde 6. Dec. 1880; Strasburger, Bau u. Wachstum d. Zellhäute 1882; Klebs, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 372; Noll, Unters. ü. d. Wachstum der Zellmembran 1887, p. 426; Wortmann, Bot. Ztg. 1889, 230. Weitere Literatur, Zimmermann, Pflanzenzelle 1887, p. 453; Askenasy, Ber. d. bot. Ges. 1890, p. 85; Wiesner, Die Elementarstructur 1892; Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 34, p. 572. — Ueber Cystolithen siehe Giesenhagen, Flora 1890, p. 90.

4) Leitgeb, Bau und Entwicklung d. Sporenhäute 1884; Wille, Entwicklungsgeschichte d. Pollenkörner d. Angiospermen 1886; Krabbe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1887, Bd. 18, p. 346. Cramer, Unters. ü. d. verticillirten Siphoneen 1890, p. 35 (Sep. a. d. Denkschr. d. schweiz. naturf. Gesellsch. Bd. 32); Correns, in Zimmermann's Beitr. z. Morphol. u. Physiol. 1893, Bd. I, p. 256; Flora 1889, p. 289. Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 429; Strasburger 1898 l. c. etc.

5) Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 240 u. Druck u. Arbeitsleistungen 1893, p. 429.

6) Sachs, Lehrb. d. Bot. 1873, III. Aufl., p. 699. — Von nur historischem Interesse ist die Annahme Mariotte's (Oeuvres d. Mariotte 1717, p. 132), der Saftdruck trage, indem er die Zweige, Blätter u. s. w. ausdehne, zum Wachstum der Pflanze bei.

scheidende mechanische Bedeutung der Turgordehnung beilegte, die, nach seiner Ansicht, das Einlagern von Substanzeilen, also das Flächenwachsthum der Membran durch Intussusception ermöglichen soll. Dagegen lassen die anderen obengenannten Forscher das Flächenwachsthum durch plastische Dehnung der apponirten Schichten zu Stande kommen und nehmen, abgesehen von Wortmann, als vermittelndes Glied eine von dem Protoplasma auf die Zellhaut ausgeübte erweichende Wirkung an. Uebrigens ergibt sich aus dem schon Gesagten und dem noch Mitzutheilenden, dass Flächenwachsthum ausser durch plastische Dehnung auch durch Intussusception vermittelt wird. Es ist aber hier nicht geboten auf Einzelheiten einzugehen, so z. B. nicht auf die an sich irrige und zudem nichts erklärende Annahme von de Vries und von Wortmann<sup>1)</sup>, dass allgemein ein Parallelismus zwischen Grösse der Dehnung und der Wachsthumsschnelligkeit der Zellhaut bestehe.

**Ein Wachsthum der Zellhaut durch Apposition** ist in vielen Fällen unter Benutzung natürlicher oder künstlicher Marken nachgewiesen. So lagern sich bei Citrus, Pandanus und anderen Objecten Krystalle von Calciumoxalat der Zellhaut an und werden dann in diese durch Apposition von Zellhautschichten eingebettet<sup>2)</sup>. Eine analoge Einbettung von abgestorbenen Protoplasmatheilen wurde von Klebs, Noll u. A. (l. c.) verfolgt. Ferner constatirte Noll (l. c. p. 124) die Apposition von farblosen Wandschichten an die durch Berlinerblau gefärbte Zellwand von Caulerpa.

**Die Intussusception** tritt am klarsten hervor, wenn Fremdkörper (Kieselsäure, Calciumcarbonat etc.) in feiner Vertheilung oder in Form von Kryställchen (Calciumoxalat) in die Membran eingelagert werden (I, § 84), während es immer schwierig und oft unmöglich ist, eine Einlagerung gleichartiger Masse sicher zu stellen. Eine solche Einlagerung geht indess nach Correns (l. c.) in der Membran von Gloeocapsa, Apiocystis etc., nach Cramer (l. c.) in der Membran von Neomeris Kelleri vor sich, die in diesen Fällen an Masse und Volumen zunimmt, während Apposition unter den obwaltenden Verhältnissen ausgeschlossen ist<sup>3)</sup>. Ferner findet nach Leitgeb (l. c.) bei der Ausbildung der Sporenhäute von Lebermoosen, nach Wille (l. c.) und Strasburger (1898, l. c. p. 574) bei der Ausbildung der Pollenhäute gewisser Pflanzen Wachsthum durch Intussusception statt. Nach C. Müller<sup>4)</sup> kommt in der Wandung der Wurzel-Endodermis von Spiraea filipendula auch eine Einlagerung von sichtbaren, nadelförmigen Cellulosemassen zu Stande.

Ferner spricht für Flächenwachsthum durch Intussusception die Thatsache, dass bei mechanischer Hemmung der angestrebten Vergrößerung das Flächenwachsthum der Membran fortschreitet, obgleich die Turgorspannung mehr und mehr reducirt und in vielen Fällen endlich ganz aufgehoben wird<sup>5)</sup>. Dabei nimmt aber die Cohäsion der Wandung nicht ab, die demgemäss, wie es

1) De Vries, *Mechan. Ursach. d. Zellstreckung* 1877, p. 107; Wortmann, l. c. p. 234. — Vgl. darüber Pfeffer, *Studien z. Energetik* 1892, p. 234; Druck- u. Arbeitsleistungen 1896, p. 306. Schwendener u. Krabbe, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1893, Bd. 23, p. 323. Siehe auch II, Kap. IV.

2) Pfitzer, *Flora* 1872, p. 130; H. C. Müller, *Entstehung v. Kalkoxalat in Zellmembranen.* Leipzig Dissert. 1890, p. 45.

3) Solche Argumentationen finden sich auch schon bei Nägeli, *Stärkekörner* 1858, p. 231. — Andere Literatur bei Strasburger, 1898, l. c.; H. Fitting, *Bot. Ztg.* Origin. 1900, p. 451.

4) C. Müller, Ueber die Einlagerung von Cellulose 1897 (Sep. a. Ber. d. deutsch. pharmac. Ges. Jahrg. VII, Heft 1).

5) Pfeffer, *Druck- u. Arbeitsleistungen* 1893, p. 429. Vgl. II, § 35.

zweckentsprechend sein muss, auch dann nicht bis zur Elasticitätsgrenze in Anspruch genommen wird, wenn nach dem Entfernen der Widerlage plötzlich die frühere oder sogar eine gesteigerte Turgorenergie spannend wirkt. Lässt man nach der Entspannung die fortbestehende Widerlage fortschieben, so wird dauernd ein Flächenwachstum in den nicht oder doch nur sehr wenig gespannten Zellwänden ausgeführt. Unter diesen Umständen kann sogar normaler Weise ein schnelles Wachsen vor sich gehen, wie das gewisse Stengel lehren, in denen die Wandungen der Markzellen während des Streckungswachstums nahezu spannungslos sind<sup>1)</sup>. Ein solches Wachsen kann nicht überraschen, da in einem Theil der oben erwähnten Beispiele das Intussusceptionswachstum ohne Turgorspannung oder sogar entgegen der Turgorenergie ausgeführt wird. Einige Erfahrungen lassen sogar vermuthen, dass in gewissen Fällen das Wachstum der Zellhaut auch nach der völligen Entspannung noch nicht stille steht, und vielleicht kommen in solcher Weise bestimmte Wandfaltungen zu Stande<sup>2)</sup>. Jedenfalls darf man aber auch schon das Flächenwachstum der nahezu entspannten Membran unter den obwaltenden Bedingungen (bei Constanz der Elasticität etc.) als einen nahezu sicheren Beweis für das Intussusceptionswachstum ansehen. Denn um unter diesen Umständen mit einer minimalen Spannungsenergie ein Wachstum durch plastische Dehnung auszuführen, müsste schon ein ganz besonders verwickeltes Reactions- und Operationsvermögen des Organismus zu Hilfe gerufen werden. Ich kann indess an dieser Stelle nicht näher darlegen, dass die Sache nicht so einfach liegt, wie es sich Noll<sup>3)</sup> denkt, der gerne alles Wachstum auf Apposition zurückführen möchte.

**Flächenwachstum durch plastische Dehnung** kommt aber, wie schon bemerkt, bei Oedogonium und vielleicht ziemlich häufig vor. Wenigstens lässt sich in gewissen Fällen auf ein solches Wachsen daraus schliessen, dass mit der Flächenvergrößerung die Dicke der Wandung oder einer bestimmten Wandschicht abnimmt<sup>4)</sup>.

Ob aber in einem gegebenen Falle das Wachstum und speciell das Flächenwachstum der Zellhaut durch Apposition unter Zuhilfenahme der plastischen Dehnung, oder durch Intussusception ausgeführt wird, ob ferner vielleicht beide Modalitäten combinirt oder vicariirend zur Verwendung kommen können, vermögen wir derzeit nicht zu entscheiden. Jedoch lässt sich mit einiger Sicherheit sagen, dass die Befähigung zu Apposition und Intussusception sowohl bei embryonalem Wachstum, als auch bei Streckungswachstum vorkommt.

## § 9. Fortsetzung.

Wir haben hier nicht auf die (mikroskopisch) wahrnehmbare Wachstums-  
gestaltung der Zellhaut einzugehen, mit deren formaler Kenntniss, so unerlässlich diese ist, der Complex der zu Grunde liegenden physiologischen Vorgänge

1) R. Kolkwitz, Fünfstück's Beiträge z. wiss. Bot. 1897, I, p. 246.

2) Strasburger 1898, l. c. p. 586; Kny, Ber. d. bot. Ges. 1893, p. 377; Zimmermann, Beitr. z. Morph. u. Physiol. 1893, p. 167, 198.

3) Noll, Flora 1895, Egzgd. p. 66.

4) Noll, Experimentelle Unters. ü. d. Wachstum d. Zellhäute 1887, p. 132, Flora 1893, Egzgd. p. 73; Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 34, p. 586; sowie die in diesen Schriften citirten Arbeiten von Schmitz, Klebs etc. Das Absprennen von Cuticula (II, § 9) ist eine Folge des Flächenwachstums in den inneren Wandschichten, lässt aber die Ursachen dieses Wachsens unbestimmt.

nicht gekennzeichnet wird. Da aber nach den entwicklungsgeschichtlichen Erfahrungen der Protoplast sich eine Hautumkleidung theilweise durch eine directe Metamorphose von Plasmamasse, theilweise durch eine secretorische Thätigkeit schafft, so werden vermuthlich auch verschiedene Procedures bei dem Wachsthum, überhaupt bei der Veränderung der Zellhaut benutzt<sup>1)</sup>. Bei der allgemeinen Besprechung dieser Probleme (I, § 84) wurde auch schon betont, dass in der Zellhaut durch Vermittlung des lebendigen Protoplasten die verschiedensten Veränderungen möglich sind, ohne dass man deshalb eine Durchsetzung der Wandung mit lebendigem Protoplasma annehmen muss<sup>2)</sup>. Desshalb ist es auch denkbar, dass z. B. bei dem Intussusceptionswachsthum die einzufügenden Cellulosetheilchen in der Zellwand durch eine Zerspaltung von Proteinstoffen oder anderen Verbindungen oder durch Condensation von Kohlenhydraten entstehen, oder dass sie aus einer zugeführten Lösung zur Ausscheidung gebracht werden (vgl. Bd. I, p. 482).

Zur Zeit ist indess in keinem Falle eine klare Einsicht gewonnen. Auch die Entstehung und Neubildung einer Gallerthülle um gewisse Conjugaten<sup>3)</sup> etc. demonstrirt zunächst nur die Befähigung des Protoplasten, secernirte Substanz durch die Zellwand zu befördern und auf diese Weise an der Aussenfläche der vorhandenen Wandung, in einer gewissen Distanz vom Protoplasten, eine ebenfalls aus einem Kohlenhydrat bestehende Wandschicht zu bilden.

Sowie das Flächenwachsthum sind auch das Dickenwachsthum und alle Modificationen der Wandung der Erfolg des regulatorisch gelenkten Getriebes, durch das ebenso die verschiedenen Zellen eines Gewebes eine differente Ausbildung erfahren. Aus diesem correlativen Walten ergibt sich ebenfalls, dass im allgemeinen erst nach dem Flächenwachsthum die zuweilen sehr ansehnliche Verdickung<sup>4)</sup> der Haut, oder die Verholzung, oder Verkorkung etc. ausgeführt werden (I, § 84). Es sind das Umwandlungen, die im Dienste des Organismus zur Erreichung bestimmter Ziele und Zwecke vollbracht werden, die aber nicht nöthig sind, um das Wachsthum zum Stillstand zu bringen. Denn das vermag die Pflanze auch in der wachsthumrähigen Zelle zu bewirken (II, § 8), und zu-

1) Vgl. Bd. I, p. 482. In jüngster Zeit hat Strasburger (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 573) weitere Belege für die verschiedene Entstehung von Wandungen geliefert. In dieser Arbeit ist auch die übrige Lit. citirt. Ueber Zelltheilung vgl. II, Kap. III. — Die Plasmolyse gelingt zumeist, jedoch nicht immer in embryonalen Zellen (vgl. Reinhardt, Festschrift für Schwendener 1899, p. 423; Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 307). Schon deshalb, weil dieses Verhalten sich nicht in allen wachsenden, vereinzelt aber auch in ausgewachsenen Zellen findet, sind daraus keine bestimmten Schlüsse in Bezug auf das Wachsthum und auf die Entstehung von Zellhaut aus der Hautschicht zu ziehen.

2) Vgl. hierüber dieses Buch Bd. I, p. 484 u. die dort cit. Lit. Ferner Strasburger, l. c. p. 558. Ueber extracelluläres Plasma vgl. Schütt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 594. Bot. Ztg. Ref. 1900, p. 243; O. Müller, Ber. d. bot. Ges. 1899, p. 423; 1900, p. 492.

3) Klebs, Unters. a. d. bot. Institut z. Tübingen 1886, Bd. 12, p. 411 (vgl. dieses Buch I, p. 482). — Allgemeines über die moleculare Wachsthummechanik in II, § 7.

4) Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle 1869, p. 359; Klebs, Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 517. Weitere Angaben in den Arbeiten von Wortmann, Zacharias, Sokolowa. — Ueber Urmeristeme vgl. Newcombe, Botanical Gazette 1894, Bd. 19, p. 232.



dem sind vielfach Zellen und Gewebe nicht mehr zur Wachstumsthätigkeit zu bringen, die keine Verdickung und keine sichtbare Aenderung der Wandung erfahren haben.

In diesen Erwägungen darf man also aus dem Wachstumsstillstand nicht schlechthin auf Wachstumsunfähigkeit der Wandung schliessen. Ja selbst, wenn bis dahin für verholzte Membranen ein Flächenwachsthum nicht bekannt ist<sup>1)</sup>, so ist damit nicht ausgeschlossen, dass es Ausnahmen giebt oder dass durch eine entsprechende Metamorphose der Zellwand die Wachstumsfähigkeit wieder gewonnen wird. Thatsächlich wird auch die Cuticula vielfach abgesprengt, weil sie nicht oder nicht genügend wachstumsfähig ist, obgleich ihr diese Fähigkeit in anderen Fällen augenscheinlich zukommt<sup>2)</sup>. Auch sind zuweilen, wie in dem Collenchym des Grasknotens<sup>3)</sup>, sehr dicke Wandungen wachstumsfähig, und zudem vermag die Pflanze durch Erweichung oder durch Weglösen der Wandung oder von Wandschichten den mechanischen Widerstand einer Zellwand herabzusetzen oder zu beseitigen. (Ueber Enzyme vgl. I, p. 508.)

Die Eigenschaften der Haut sind immer nur ein Factor (vgl. II, § 7 u. 8), der zudem durch den lebendigen Protoplasten geschaffen und durch diesen und in dessen Dienst modificirbar ist. Man wird deshalb niemals die allgemeinen und besonderen Wachsthumsvorgänge allein aus der Qualität und der Molecularstructur der Zellhaut ableiten können. Auch die Veränderungen der Haut werden durch den Protoplasten besorgt, der die Wachsthumsbefähigung allgemein oder localisirt modificiren kann. Uebrigens wird z. B. durch eine ansehnliche Einlagerung von Berlinerblau<sup>4)</sup> oder von Kieselsäure<sup>5)</sup> die Wachsthumsthätigkeit der Zellwand noch nicht aufgehoben. Wenn das durch eine grössere Menge Congoroth<sup>6)</sup> geschieht, so ist zunächst fraglich, ob dieser Erfolg durch die Adsorption des Farbstoffs in der Membran oder durch eine Wirkung auf den Protoplasten verursacht wird.

Mit Hilfe der Regulationen kann bei gleicher Wachstumsfähigkeit der gesammten Membran eine beliebige Ausgestaltung der einzelnen Zelle erzielt werden. Als eine Folge der Selbstregulation überschreiten deshalb die wachsthumsthätigen Zellen von Spirogyra ebensowenig einen bestimmten Durchmesser, wie die Zellen eines Pilzfadens, einer Vaucheria etc., bei denen die Zellwandtheile ihr Wachsthum hinter der paraboloidischen Spitze einstellen<sup>7)</sup>. Zugleich lehrt die

1) Schellenberg, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 255; Warburg, Ber. d. bot. Ges. 1893, p. 440; Th. Lange, Flora 1894, p. 393, 426; A. Nathansohn, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 683.

2) Nägeli, Stärkekörner 1858, p. 283; Schmitz, Bildung und Wachstum der pflanzl. Zellhäute 1880, p. 8 (Sep. a. Sitzgsb. d. niederrhein. Gesellsch.); Strasburger, Bau u. Wachstum d. Zellhäute 1882, p. 189; Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 34, p. 588; Noll, Exp. Unters. ü. Wachstum d. Zellmembranen 1887, p. 133; Klebs, l. c. p. 562; Zacharias, Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 20, p. 113; Flora 1894, p. 469 etc. — Ueber Cuticula I, § 24.

3) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 404.

4) Noll, l. c. p. 132.

5) Kohl, Kalksalze u. Kieselsäure i. d. Pflanze 1889, p. 226.

6) Klebs, Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1888, Bd. II, p. 515; Sokolowa, Wachstum d. Wurzelhare u. Rhizoiden 1897, p. 67. — Die Ausseneinflüsse wirken der Regel nach durch eine Beeinflussung des Protoplasten.

7) Vgl. dieses Buch Bd. II, p. 6. — Ueber die Wanderungsbahn der Zellhauttheile im Scheitelpunkt vgl. Reinhardt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 543.

Entstehung von Seitensprossungen bei *Cladophora*, *Caulerpa* etc.<sup>1)</sup>, dass an bestimmten Stellen der ausgewachsenen Wand wiederum Wachstum hervorgerufen wird.

Wie schon früher (I, § 9, 84) dargethan wurde, werden Bildung und Wachstum der Zellhaut zunächst durch das Cytoplasma vollbracht, das zu dieser Function aber nur in Wechselwirkung mit dem Zellkern befähigt ist. Mag nun immerhin eine Wechselwirkung auf möglichst geringe Entfernung Vortheile gewähren, so ist doch der Zellkern durchaus nicht immer denjenigen Orten genähert, an welchen ein besonders lebhaftes Hautwachstum stattfindet, und thatsächlich genügt die Verbindung durch einen sehr dünnen Plasmafaden, um die nöthige Wechselwirkung mit dem Kerne herzustellen<sup>2)</sup>. Es muss deshalb dahingestellt bleiben, ob die allerdings häufige Annäherung des Kernes an die wachstumsthätigen Stellen, wie es *Haberlandt*<sup>3)</sup> annimmt, speciell auf die Begünstigung des Hautwachstums berechnet ist, oder eine andere Bedeutung hat. Denn es ist bis dahin nicht entschieden, ob diese Lagerung, sowie auch die Plasmasammlung, welche sich häufig in der fortwachsenden Spitze von Haaren, Pilzfäden, Pollenschläuchen findet<sup>4)</sup>, nur die Folgen der realisirten Wachstumsthätigkeit oder doch der dieser zu Grunde liegenden Gesamthätigkeit sind.

Die obigen Erörterungen gelten im Princip für eine jede Zelle im Gewebeverband, in dem allerdings die wechselseitigen Beeinflussungen zu berücksichtigen sind, von welchen wir hier nur die rein mechanischen Wirkungen in Betracht ziehen (vgl. ausserdem II, §§ 35—38). Diese kommen selbstregulatorisch dadurch zu Stande, dass die schneller wachsenden Zellen und Gewebe durch die mit ihnen verketteten Gewebe gehemmt werden und gegen diese demgemäss, ebenso wie gegen einen Gipsverband oder eine beliebige Widerlage, dadurch wirken, dass sie durch das fortdauernde Wachstum der Wandung die Turgorspannung der Zellhaut vermindern und die so disponibel werdende Turgorenergie gegen die Widerlage lenken (II, p. 35 u. § 35). Dadurch werden also die hemmenden Gewebe in Zugspannung (negative Spannung), die activen Gewebe in Druckspannung (positive Spannung) versetzt (II, Kap. V), und bei genügendem Widerstand an der Ausführung des angestrebten Wachstums gehindert<sup>5)</sup>. Sofern diese Thätigkeit aber ausgeführt wird, wachsen natürlich die mit einander

1) *Nägeli*, Zeitschr. f. wiss. Bot. von Schleiden u. *Nägeli* 1846, Heft 3—4, p. 82; *Noll*, l. c. 1887, p. 424; *Klebs*, l. c. p. 563; *Zacharias*, Flora 1894, p. 469, 482. — In diesen Schriften ist auch die Durchbrechung der Cuticula behandelt.

2) *Townsend*, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 484; *Pfeffer*, Sitzungsab. d. Sächs. Ges. d. Wiss. 1896, p. 509. Vgl. Bd. I, p. 44, 482, 593.

3) *Haberlandt*, Function u. Lage d. Zellkerns, p. 99, *Sokolowa*, Wachstum der Wurzelhaare u. Rhizoiden 1897, p. 93. — In den nur an der Spitze wachsenden Wurzelhaaren von *Trianea bogotensis* liegt der Zellkern z. B. stets in dem eingesenkten Basaltheil des Haares, vgl. Bd. I, p. 50 [H. Miede, Flora 1904, p. 405].

4) *Berthold*, Protoplasma-mechanik 1886, p. 267; *Klebs*, l. c. p. 508; *Reinhardt*, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 498. Bei *Sokolowa* (l. c. p. 87) ist namentlich auch die Richtung der Plasmaströmung beachtet. — Diese Ansammlungen, die bei tropistischen Krümmungen nur secundär auftreten (II, Kap. XIII), finden sich keineswegs bei allen schnellen Wachstumsvorgängen. Ueber Plasmabewegungen vgl. II, Kap. Plasmaströmung.

5) Vgl. II, Kap. V und § 35. *Pfeffer*, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 380, 426. Ueber Verkürzung der Wachstumszone im Gipsverband vgl. II, p. 13. Ueber Aufnahme d. Wachsens nach der Beseitigung der Widerlage, *Pfeffer*, l. c. p. 354 u. II, Kap. V.

verketteten Gewebe gleich schnell, obgleich unter Umständen die Wandungen der positiv gespannten Gewebe fast gar nicht, die der negativ gespannten aber im hohen Maasse mechanisch gedehnt (gespannt) sind (II, p. 35).

Durch die oft sehr hohe Aussenleistung (II, § 35) kann, so gut wie die Zersprengung eines Gipsverbandes, die Zerreißung von Geweben, also eine Dehnung über die Elasticitätsgrenze erzielt werden. In der That kommt solches in dem normalen Gang der Entwicklung häufig vor, hängt aber immer von der Wachsthumsthätigkeit der activen Gewebe ab und unterbleibt demgemäss ebenfalls mit der Entziehung des Sauerstoffs (II, p. 32).

Diese Zerreißung trifft bei der Zersprengung der Rinde, ebenso bei dem Hervorbrechen endogen entstandener Organe nicht nur todte, sondern auch lebendige Zellen. Dasselbe ist der Fall bei dem Hohlwerden des Stengels etc. der Umbelliferen, Gramineen u. s. w., bei welchen durch das tangentialc Wachsthum die Zerreißung des Marks bewirkt wird<sup>1)</sup>, diese Zerreißung unterbleibt also, wenn die Vergrößerung des Durchmessers durch einen Gipsverband unmöglich gemacht ist<sup>2)</sup>. Ferner sei erinnert an die nicht seltene Zerreißung der Spiraltracheiden (Primanen) während des Längenwachsthums des Stengels etc. Diese Zerreißung tritt oft erst ein, nachdem zuvor die Wandung eine gewisse Zeit selbstthätig und dann, nach dem Absterben der Zelle, durch passive Dehnung verlängert worden war<sup>3)</sup>. Ein solches Verhältniss kommt übrigens häufiger vor und wahrscheinlich wird öfters (z. B. im Collenchym II, Kap. IV und V) durch die von aussen wirkende Zugspannung eine plastische Dehnung in den Wandungen lebender Gewebe erzielt. Alles dieses gilt ebenso für den Fall, dass in der einzelnen Zelle die Membranschichten ungleich wachsen und dadurch in Spannung gerathen. Auch wurde schon auf die Zersprengung und das Abblättern der Cuticula bei dem Wachsthum (ebenso bei der Entstehung von Seitensprossungen) hingewiesen (II, p. 37).

Diese und andere Erfahrungen sprechen aber keineswegs dagegen, dass die von den Protoplasten ausgehenden, das (plastische oder active) Wachsthum vermittelnden Wirkungen nicht bis in die äusseren Membranschichten oder auch bis in die anstossende Wandung einer todten Zelle reichen. Letzteres mag in der That u. a. bei der Streckung der schon abgestorbenen Spiraltracheiden vorkommen (vgl. Nathansohn, l. c.) und ist sehr wohl zu verstehen, da einmal durch Enzyme auf todte Wandungen gewirkt wird und da zudem nicht einzusehen ist, warum der Einfluss, der sich doch bis in die äussersten Wand-schichten und bis zur Mittellamelle erstreckt, nicht auch bis in die continuirlich anschliessende Membran der Nachbarzelle reichen soll.

## § 10. Wachsthum der Stärkekörner.

Die Stärkekörner, diese durch Vermittlung eines Chromatophors entstehenden und wachsenden Gebilde (I, § 53, 55), vermögen bekanntlich als quellungsfähige

1) Vgl. de Bary, *Anatomie* 1877, p. 209, 548; Harting, *Linnaea* 1847, Bd. 19, p. 353.

2) F. Newcombe, *Annals of Bot.* 1894, Bd. 8, p. 403; *Bot. Gazette* 1894, Bd. 19, p. 449.

3) A. Nathansohn, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1898, Bd. 32, p. 671. Die ältere Lit. ist hier citirt.

Körper gelöste Substanzen aufzunehmen und einzulagern. Demgemäss ist zwar Intussusception möglich, jedoch ist nach den Untersuchungen von A. Schimper<sup>1)</sup> und A. Meyer<sup>2)</sup> anzunehmen, dass die Stärkekörner im allgemeinen durch Apposition wachsen. Ob ausserdem eine Vergrösserung durch Intussusceptionswachsthum vorkommt, muss dahin gestellt bleiben, denn durch die von Nägeli<sup>3)</sup> angeführten Argumente wird ein solches Wachsthum nicht sicher erwiesen.

Nach A. Meyer<sup>4)</sup> wächst das Stärkekorn im wesentlichen wie ein Sphärokrystall, und mit einem solchen darf man in der That, wie früher (I, p. 68) hervorgehoben wurde, das Stärkekorn vergleichen, gleichviel ob man die krystallinischen und anisotropen Bausteine als Micellen oder als Kryställchen (Trichiten) bezeichnen will. Während dieses appositionellen Wachsens bilden sich der Hauptsache nach die bekannten Schichtungen und Structurverhältnisse aus, die aber fernerhin durch lösende und andere Wirkungen im Innern der Substanz in gewissen Grenzen modificirt werden können. Jedenfalls ist zuzugeben, dass mannigfache Umwandlungen ebenso gut im Stärkekorn wie in der Zellwand möglich sind. Mit Rücksicht auf die mögliche Mannigfaltigkeit mag es auch dahin gestellt bleiben ob, wie es A. Meyer annimmt, die wasserreichen Schichten im Innern nur durch Auslaugen oder auch auf andere Weise entstehen und in wie weit etwa nachträglich dichtere Schichten gebildet und differencirt werden. Diese und andere allmähliche Umwandlungen sind damit vereinbar, dass die Stärke (ebenso die Reservecellulose) zum Zwecke des Mobilisirens partiell oder total gelöst wird, dass demgemäss jederzeit ein Lösen oder Wiederbilden der Stärke veranlasst werden kann<sup>5)</sup>. Bei einem solchen Lösen ist neben dem Abschmelzen auch ein Auslaugen zu erkennen, das bei der Darstellung der bekannten Stärkeskelette in ausgedehnter Weise stattfindet. Uebrigens ist auch bei typischen Sphärokrystallen nicht selten ein eigenthümliches Fortschreiten des Auflösenden zu beobachten<sup>6)</sup>. Ferner wird durch den Wechsel der Bedingungen während des Wachsthums eines Sphärokrystalles bewirkt, dass sich in diesem eine concentrische Schichtung ausbildet<sup>7)</sup>.

Das Wachsen und Gestalten des Stärkekorns hängt immer von verschiedenen Factoren ab, unter denen die besondere Thätigkeit des Chromatophors, die Lage des Stärkekorns in diesem und alle die Umstände eine Rolle spielen, die diese

1) A. Schimper, Bot. Zeitung 1884, p. 485.

2) A. Meyer, Unters. über d. Stärkekörner 1895.

3) Nägeli, Die Stärkekörner 1858, p. 243. Vgl. II, p. 33. In der I. Aufl. dieses Buches (Bd. II, § 14), sowie bei A. Meyer (l. c. p. 438) ist der von Nägeli verfolgte Gedankengang zu finden. Vgl. auch Nägeli, Bot. Zeitung 1884, p. 633.

4) Vgl. übrigens Bütschli, Unters. über Structuren 1898, p. 300.

5) Ueber Lösung und Wiederbildung, sowie über die regulatorische Lenkung dieser Prozesse vgl. Bd. I, p. 294, 307, 472, 508, 513, 519. Ueber Art und Weise der Lösung u. s. w. A. Meyer, l. c. p. 228. — Salter, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 164.

6) A. Hansen, Arbeit d. Botan. Instituts in Würzburg 1884, Bd. 3, p. 410.

7) A. Meyer, l. c. p. 400; Bot. Ztg. 1896, p. 328; O. Lehmann, Molecularphysik 1888, Bd. I, p. 354. — Ueber die sog. künstlichen Stärkekörner vgl. Bütschli, Ueber die Herstellung von künstl. Stärkekörnern 1896, Unters. über Structuren 1898, p. 239; A. Rodewald u. A. Kattein, Ztsch. f. physikal. Chem. 1900, Bd. 33, p. 579.

und andere Verhältnisse in irgend einer Weise beeinflussen (Meyer, l. c. p. 172 ff.). Deshalb fallen schon die Stärkekörner in derselben Zelle nicht ganz gleichartig aus und können in ungleichwerthigen Zellen derselben Pflanze eine sehr verschiedene Form annehmen, wie das z. B. in den Milchzellen einer Euphorbia im Vergleich zu anderen Zellen derselben Pflanze der Fall ist. Allgemein wachsen aber die Stärkekörner nur soweit, als sie in dem Stärkebildenden Organe, dem Chromatophor eingeschlossen sind. Da wo dieses einseitig ansetzt, pflegt demgemäss ein einseitig gefördertes Wachsen und damit eine excentrische Schichtung zu Stande zu kommen<sup>1)</sup>. Aber nicht nur durch die Ausdehnung und die Verschiebung der Masse des Chromatophors wirkt das sich vergrössernde Stärkekorn wiederum regulirend, denn so gut wie bei einem Krystall muss auch das Bestehende seinen Einfluss auf die Gestaltung des ferneren Zuwachses ausüben.

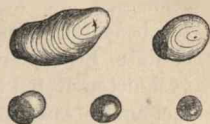


Fig. 10. Aus dem Stengel von *Pellionia Daveauana*. Das entstehende Stärkekorn ist dem Chlorophyllkorn eingebettet, das fernerhin an dem excentrisch wachsenden Stärkekorn eine Kappenschicht bildet.

Dass und warum die von Nägeli angeführten Argumente das Wachstum durch Intussusception nicht unbedingt fordern und theilweise von unzutreffenden Thatsachen ausgehen, ist bei A. Meyer (l. c. p. 138, 154) nachzusehen. Die Beobachtungen dieses und anderer Forscher schliessen indess eine gewisse Intussusception nicht aus, die sogar bei einem typischen Sphärokrystall und auch dann möglich ist, wenn durch die Einlagerung eine erhebliche Volumvergrösserung des Ganzen nicht bewirkt wird. Da nach Schimper und A. Meyer (l. c. p. 187) die componirten Körner nur durch die Vereinigung, also nicht durch eine innere Differencirung und Fortbildung entstehen, wie es Nägeli annahm, so ist allen Discussionen Nägeli's, die eine solche innere Ausbildung voraussetzen, der Boden geraubt. Nach A. Meyer (l. c. p. 147 ff.) sollen im Innern des Stärkekornes nachträglich nur substanzärmere und wasserreichere Schichten entstehen, während Schimper (l. c.) auch die Differencirung von wasserärmeren Schichten annimmt. Aus solchen und anderen Differencirungen, auch wenn sie mit Intussusception verknüpft sein sollten, folgt aber noch nicht, dass, wie Nägeli glaubt, die Volumvergrösserung des Stärkekornes durch ein Intussusceptionswachstum bewirkt wird. Das würde mit Rücksicht auf die nachträglichen Aenderungen auch dann nicht ohne weiteres erwiesen sein, wenn die äusserste Schicht des wachsenden Stärkekornes stets aus dichter Substanz besteht. Diese Voraussetzung Nägeli's ist indess in Wirklichkeit nicht zutreffend (Meyer, l. c. p. 155, 245). Interne Spannungen und damit alle Vorgänge, die diese Spannungen zur Voraussetzung haben, können auch bei dem Appositionswachstum durch nachträgliche innere Veränderungen und Umlagerungen erzeugt werden. Aus der supponirten Molecularstructur, die selbst nur eine hypothetische Abstraction ist, kann natürlich kein Beweis für die Art des Wachsens abgeleitet werden. Dass aber die Auseinandersetzungen Nägeli's über das vermeintliche Intussusceptionswachstum der Stärkekörner von hoher Bedeutung sind, wurde schon II, p. 33 hervorgehoben.

Bei der Bildung und dem Wachstum der Stärkekörner ist indess, wie schon in § 7 ausgesprochen wurde, die vitale Thätigkeit unmittelbar beteiligt, als etwa bei dem Auskrystallisiren von Proteinstoffen oder von Calciumoxalat. Gelingt

<sup>1)</sup> A. Meyer, l. c. p. 167; Rothert, Bericht d. botan. Gesellschaft 1897, p. 236; Salter, l. c. Vgl. auch dieses Buch Bd. I, p. 294, 472.

es aber z. B. aufzuklären, warum die Krystalle von Calciumoxalat u. s. w. in einer Zelle eine bestimmte Gestaltung annehmen (I, § 86), so ist damit eine Handhabe gewonnen, um umgekehrt auf die Verhältnisse und Bedingungen zu schliessen, die während des Bildungsprocesses in der Zelle bestanden. Dabei ist zu beachten, dass ohne eine Veranlassung zur Ausscheidung sich eine übersättigte Lösung erhält (II, § 7). Sofern aber durch die Berührung mit einer geeigneten festen Substanz das Auskrystallisiren erfolgt, geht dieses von dem Contactpunkte aus und es erscheint desshalb möglich, dass ein Tröpfchen einer übersättigten Lösung in centripetaler Richtung zu einem Sphärokrystall wird<sup>1)</sup>, der fernerhin durch Apposition weiterwächst (A. Meyer, l. c. p. 192). Uebrigens treten häufig Tröpfchen auf, die für sich oder unter Zusammenfliessen zu Kryställchen werden<sup>2)</sup>.

## Kapitel III.

### Wachsthum und Zellvermehrung.

#### § 11. Allgemeines.

Die ansehnlichen einzelligen Pflanzen (Vaucheria, Caulerpa, Mucor etc. vgl. I, § 10) lehren, dass die Zelltheilung keine generelle Bedingung für das Fortschreiten des Wachsens ist. Das Wachstum ist aber unerlässlich, um den Raum für den weiteren Ausbau, somit auch für die Zelltheilung zu schaffen. Das Unterbleiben dieser letzteren würde also in Folge der wechselseitigen Verkettung aller Functionen (II, § 7) einen Stillstand des Wachsthums in denjenigen Pflanzen zur Folge haben, die bei ihrem Aufbau auf Zelltheilungen angewiesen sind.

Diesen Beziehungen entsprechend unterbleibt bei der Hemmung des Wachsthums auch die Zelltheilung. Diese tritt aber da, wo sie üblich ist, immer wieder ein, nachdem die Zelle auf eine gewisse Grösse herangewachsen ist, also nachdem Hand in Hand mit dieser Vergrösserung in selbstregulatorischer Weise die Bedingungen für die Einleitung und die Ausführung der Zelltheilung geschaffen sind. Dieses Ziel wird bei einer specifisch verschiedenen »Theilungsgrösse« der Zelle erreicht. Denn die Zellen eines Bacteriums theilen sich bei einer winzigen Grösse, auf welche die Zellen der meisten übrigen Pflanzen nicht herabzugehen vermögen. Auch dann, wenn man das angestrebte Wachstum durch mechanischen Widerstand unmöglich macht, bewahren z. B. die Zellen (ebenso Zellkern, Chromatophoren) der Vegetationspunkte und des Cambiums der Blütenpflanzen annähernd die übliche Grösse<sup>3)</sup>, die sie auch

1) Hansen, l. c. p. 120; Meyer, l. c. p. 151. Vgl. übrigens Bütschli, Unters. über Structuren 1898, p. 204, 300 etc.

2) Vgl. Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chemie II. Aufl. 1894, Bd. 1, p. 1044; Bütschli, l. c.

3) Newcombe, Botanical Gazette 1894, Bd. 19, p. 232; Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 358, 385; Krabbe, Wachstum des Verdickungsringes 1884, p. 359.

während des Wachstums, in Folge der sich einstellenden Theilung, nur wenig überschreiten. Analog verhalten sich z. B. die embryonalen Zellen einer Spirogyra, die Scheitelzelle von Sphacelaria, Callithamnion, die erheblich grösser sind, als die Zellen des Urmeristems der Blütenpflanzen.

Während sich die Grösse der embryonalen Zellen im allgemeinen in ziemlich engen Grenzen bewegt, ist dieses nicht mehr der Fall, wenn die Zellen verschiedenen Zielen und Zwecken dienstbar gemacht und dieserhalb in ihren Eigenschaften modificirt werden. Als eine Folge hiervon wird zur Bildung der Sporangien und Sporen bei Mucor, Saprolegnia etc., ebenso z. B. in dem somatischen Segmente von Sphacelaria<sup>1)</sup> die Theilungsgrösse herabgedrückt. Sehr gewöhnlich werden aber bei der Gewebedifferencirung der Somatophyten die Zellen gegenüber dem Urmeristem vergrössert, indem bei der Ausgestaltung und dem Streckungswachsthum die Zelltheilungen spärlicher auftreten oder auch ganz sistirt werden (II, § 2 u. 3). In den Milchzellen von Euphorbia wird sogar die Stimmung dahin modificirt, dass, analog wie in Vaucheria, Mucor etc. keine Zelltheilung stattfindet, obgleich das Wachsthum fortschreitet und die Plasmamasse sowie die Zellkerne vermehrt werden. Dieses wird ebenso in Vaucheria, Mucor durch das entsprechende selbstregulatorische Walten erreicht. Denn dass auch diese Organismen zu Zelltheilungen befähigt sind, das lehrt die schon erwähnte Bildung von Sporangien und Sporen und ebenso die Thatsache, dass Mucor<sup>2)</sup> unter bestimmten Bedingungen in Hefeform wächst und nun eine geringe Theilungsgrösse einhält.

In dem zuletzt genannten Falle ist also die Verschiebung der Theilungsthätigkeit durch die äusseren Bedingungen veranlasst, die aber immer nur dadurch physiologische Erfolge erzielen, dass sie die Eigenthätigkeit, oder was dasselbe sagt, das selbstregulatorische Walten, in andere Bahnen lenken (II, § 1 u. 20). Eine solche Wirkung liegt ebenfalls vor, wenn in Saprolegnia, Vaucheria durch die Aussenbedingungen die Bildung von Sporangien und damit die Zelltheilung veranlasst oder verhindert wird. Ueberhaupt ergibt sich aus zahlreichen Erfahrungen (bei Etiolement, Reizkrümmungen u. s. w.), dass die äusseren Verhältnisse nicht nur die Gestaltung der Pflanze, sondern auch die Grösse der Zellen beeinflussen. Diese Beeinflussung betrifft nicht nur die somatischen, sondern auch die embryonalen Zellen, wie z. B. die je nach den Culturbedingungen veränderliche Grösse eines Bacteriums und der Zelle einer Spirogyra<sup>3)</sup> lehren. Auch werden wir noch erfahren, dass durch die äusseren Bedingungen die Zelltheilung, bei Fortdauer der Kerntheilung, selbst da eliminirt werden kann, wo beide Processe normal zusammenfallen. Alle diese Beziehungen rechtfertigen die Auffassung, die wir an anderer Stelle (I, § 40) im Bezug auf den Zusammenhang von einkernigen und vielkernigen, resp. einzelligen und vielzelligen Pflanzen vertreten.

1) Abbildungen in Jahrb. f. wiss. Bot. 1865—66, Bd. 4, Taf. 34.

2) Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung bei Algen u. Pilzen 1896, p. 524. Die ältere Lit. ist hier citirt. Vgl. II, § 32. — Bei Vaucheria kann man durch Trennung der Protoplasten in Theilstücke eine Vielzellbildung verursachen.

3) W. Migula, Ueber d. Einfluss stark verdünnter Säurelösung auf Algenzellen 1888, p. 47. Vgl. auch Klebs, Arbeit d. Bot. Instituts in Tübingen 1888, Bd. 2, p. 337.

Die einzelligen Pflanzen lehren, dass Zellen (mit einem embryonalen Protoplasten) bei einem grössten Durchmesser zwischen ca. 0,004 mm (Bakterien) und 300 mm (*Caulerpa*) existenzfähig sind. Somit ist es als eine spezifische, aber durchaus zweckentsprechende Anpassung anzusehen, dass bei der Mehrzahl der Pflanzen die embryonalen und auch die übrigen Zellen zumeist eine geringe Grösse erreichen. Die isodiametrischen Zellen des Urmeristems haben gewöhnlich einen Durchmesser von 0,005—0,024 mm und diese Dimensionen werden in den Cambiumzellen nur in Bezug auf die Längsachse übertroffen<sup>1)</sup>. In den Dauergeweben bewegt sich der Durchmesser zumeist zwischen 0,02 und 0,09 mm, während allerdings gewisse Zellen (Bastfasern, Milchzellen) eine sehr ansehnliche Länge erreichen. Dass die geringe Grösse der Bausteine mit Rücksicht auf die höhere Organisation und Arbeitstheilung, auf die ganze Architektonik, auf die mechanischen Aufgaben etc. von hoher Bedeutung ist, wurde schon an anderer Stelle angedeutet (I, § 6, 10; II, Kap. IV). Auch ist es ganz zweckentsprechend, dass zu dem Aufbau der grossen und kleinen Organe einer Pflanze Zellen von ähnlicher Dimension verwandt werden. Man kann sich übrigens leicht ausmalen, dass bei einer Vergrösserung aller Zellen um das 100- oder 1000fache ein Baum oder eine Krautpflanze nicht, oder doch nur bei weitgehender Veränderung der Organisation existenzfähig sein würde (vgl. Sachs, l. c.).

Andererseits kann die Grösse eines Protoplasten nicht unter ein gewisses Maass sinken, wenn man auch dahin gestellt lassen muss, ob die theoretisch mögliche Minimalgrösse (vgl. I, § 7) normal vorkommt. Um die Zelle einer höheren Pflanze auf die winzige Grösse eines Bacteriums zu bringen, müsste natürlich auch der Zellkern eine entsprechende Reduction erfahren. Mit der immerhin erheblichen, aber doch geringeren Schwankung der Kerngrösse<sup>2)</sup> hängt es zusammen, dass der Kern in den kleineren embryonalen Zellen einen verhältnissmässig ansehnlichen Raum beansprucht<sup>3)</sup>.

## § 12. Beziehungen zwischen Kern- und Zelltheilung.

Solange uns nicht eine tiefere physiologische Einsicht in diese Prozesse zur Verfügung steht (vgl. I, Kap. II; II, § 39), können wir nicht ein causales Verständnis der verschiedenen Vorgänge erwarten, durch welche die Wachstumsthätigkeit und

1) Sachs, *Flora* 1893, p. 49; E. Amelung ebenda, p. 176; Strasburger, *Histologische Beiträge* 1893, Heft 5, p. 117. — Ein grosser Lindenbaum ist nach Nägeli (*Theorie d. Abstammungslehre* 1884) aus ca. 2000 Billionen Zellen zusammengesetzt. Ueber das Volumen der Bakterien vgl. I, § 5.

2) Ueber Grösse und Grössenänderung des Zellkernes siehe Fr. Schwarz, *Cohn's Beiträge* 1892, Bd. 5, p. 80; Zacharias, *Flora* 1895, *Ergänzungsband*, p. 217; Strasburger 1893, l. c. p. 117. Vgl. auch Bd. I, § 9.

3) Diese Gestaltungen sind die Folgen einer bestimmten Determination und demgemäss sind auch die damit verknüpfte Vergrösserung der Vacuolen sowie die Reduction des Plasmas auf eine Wandschicht nicht die primären Ursachen des Unterbleibens der Theilung. Jedoch ergibt sich aus der betonten wechselseitigen Verkettung von selbst, dass die Plasmamasse auch einen Factor abgibt oder abgeben kann und dass somit eine einseitige Anhäufung der Cystoplasmamasse oder des Zellkernes resp. der Zellkerne unter Umständen die nächste Veranlassung zu einer inäqualen Theilung geben kann. Vgl. hierzu O. Hertwig, *Zelle u. Gewebe* 1895, p. 180; Driesch, *Ergebn. d. Anatom. u. Entwicklungsgesch. von Merkel u. Bonnet* 1898, Bd. 8, p. 749, ferner Mottier, *Annals of Bot.* 1899, Bd. 13, p. 358, der die einseitige Anhäufung durch Centrifugalkraft erzielte. Vgl. dieses Buch II, Kap. XV.



in Verbindung mit dieser die Zell- und Kerntheilung u. s. w. dirigirt und vollbracht werden. Wir müssen uns desshalb mit dem Hinweis auf einige allgemeine Beziehungen und Verhältnisse begnügen, da es nicht unsere Aufgabe sein kann, den Erfolg des Schaffens und Waltens zu schildern, der in den sichtbaren Bewegungen und Gestaltungen zum Ausdruck kommt<sup>1)</sup>.

Aus den controlirbaren Erfolgen, sowie aus dem schon in § 11 Mitgetheilten ergeben sich ohne weiteres die allgemeinen Beziehungen zwischen Zell- und Kerntheilung. Beide stehen insofern in einem ähnlichen Verhältniss wie Wachstum und Theilung, als sie sich ebenfalls in inniger Verkettung, aber auch zeitlich und räumlich getrennt abwickeln können. Diese Separation, die wir z. B. bei *Cladophora*<sup>2)</sup> treffen, wird in gewissen Pflanzen, in denen beide Prozesse normalerweise zusammenfallen, durch äussere Einflüsse oder auch in bestimmten Zellen (so in Milchzellen II, p. 43) durch das selbstregulatorische Walten herbeigeführt.

Diese Beziehungen sind vollständig verständlich, sobald man beachtet, dass, wie in Bd. I, § 9 allgemein betont wurde, die Gesamthätigkeit des Protoplasten, dieses Elementarorganismus, sich aus dem Zusammenwirken der Organe und der Partialfunctionen ergibt, die zwar in letzter Instanz von einander abhängig sind, die sich aber in gewissen Grenzen selbstthätig und unabhängig vollziehen können und demgemäss im Dienste des Organismus eine verschiedene Verwendung und Combination gestatten. So ist es auch zu verstehen, dass die Theilung des Kerns in gewissen Fällen selbstthätig, in anderen Fällen aber anscheinend unter mechanischer Mithilfe des Cytoplasmas ausgeführt wird<sup>3)</sup>, wodurch aber nicht ausgeschlossen ist, dass derselbe Kern befähigt ist, unter Umständen eine selbstthätige Theilung zu vollbringen.

Da nun bei *Cladophora* etc., jedoch z. B. auch bei *Spirogyra* die eigentliche Theilung (Trennung) des Protoplasten in dem Cytoplasma ausgeführt wird, so wird vermuthlich zunächst dem Cytoplasma die Arbeit des Theilens auch in denjenigen Fällen zufallen, in welchen die Zelltheilung zwischen den sich theilenden Kernen (im Phragmoplast) vor sich geht. Diese Theilung vollzieht sich bei den Gymnoplasten ohne Bildung einer Membran (oder Zellplatte<sup>4)</sup>), deren Formation also wiederum eine Partialfunction vorstellt, die bei dem Dermatoplasten, also bei der Mehrzahl der Pflanzen in Verbindung mit der Theilung des Protoplasten oder in unmittelbarem Anschluss an diese vollbracht wird. Uebrigens lässt sich durch künstliche Zertheilung des Protoplasten von *Vaucheria* und anderen Pflanzen bewirken, dass nunmehr sowohl an der freien Aussenfläche, als auch an der

1) Näheres bei: Zimmermann, *Morphol. u. Physiol. des pflanzlichen Zellkerns* 1896; O. Hertwig, *Zellen u. Gewebe* 1893; Y. Delage, *La structure d. protoplasma et l'hérédité* 1895. Ferner Strasburger, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1897, Bd. 30, p. 135 u. 1898, Bd. 31, p. 511. *Histologische Beiträge* 1900, Heft 6 u. in der an diesen Stellen citirten Lit. — Ueber Zellhautbildung vgl. auch dieses Buch II, § 11. Aus II, Kap. XV ist ebenfalls zu ersehen, dass keine der Speculationen über die Theilungsmechanik u. die abschliessenden Fragen real begründet ist.

2) Vgl. z. B. Strasburger, *Histol. Beiträge* 1893, Heft 5, p. 108.

3) Vgl. R. Hertwig, *Abhdlg. d. Münchner Akad.* 1898, Bd. 19, p. 698.

4) In Bezug auf animalische Zellen vgl. ausser den genannten Schriften R. W. Hoffmann, *Bot. Ztg.* 1898, Ref. p. 214.

Contactfläche zweier Theilstücke Zellhaut formirt wird<sup>1)</sup>. Da aber die Neubildung der Zellhaut um einen Protoplasten nicht immer in derselben Weise ausgeführt wird (II, § 11), so ist es möglich, dass auch die bei der Zelltheilung einzuschaltende Scheidewand in verschiedener Weise formirt wird.

Durch äussere Einflüsse wird es ohne Frage noch vielfach gelingen, das Zusammenfallen der oben genannten Functionen aufzuheben. So wird nach Demoor<sup>2)</sup> durch weitgehende Entziehung des Sauerstoffs, durch niedere Temperatur, durch Chloroform, Ammoniak bewirkt, dass die Zelltheilung und die Bildung der Zellplatte unterbleiben, während die Kerntheilung ausgeführt wird. Ein ähnlicher Erfolg wurde bei niedriger Temperatur von de Wildemann<sup>3)</sup> bei Desmidiaceen, von Gerassimoff<sup>4)</sup> bei Spirogyra, von Klebahn<sup>5)</sup> in dem durch einen Pilz (Lagenidium) befallenen Faden eines Oedogoniums beobachtet. Ueberraschen kann es auch nicht, dass in den Versuchen Gerassimoff's in der abgekühlten Spirogyra wohl eine Zelltheilung, aber keine Kerntheilung eintrat.

Vermögen wir auch nicht den Complex der physiologischen Factoren zu präcisiren, durch welchen die Theilungsbewegungen im Protoplasten und in seinen Organen veranlasst und ausgeführt werden, so ist doch soviel gewiss, dass diese Theilungen nicht wie bei der Einschnürung und Zerfallung eines freien Flüssigkeitsfadens, die einfache und nothwendige Folge der physikalischen Oberflächenspannung sind<sup>6)</sup>. Denn zur Formation und Spaltung der trennenden Hautschicht, zur Erzielung der Theilungsbewegungen im Protoplasten, Zellkern etc. bedarf es offenbar physiologischer Directionen und Operationen. Zudem gehen diese Theilungen auch in kugeligen Zellen und Zellkernen vor sich, unterbleiben aber in den dünnsten und längsten Zellen (Milchzellen, Vaucheria etc.), da unter den obwaltenden Umständen (vollständige Erfüllung des Raumes und Anpressung des Protoplasten an die Wandung durch den Turgordruck) die Bedingungen für den besagten physikalischen Zerfall gar nicht geboten sind, der aber naturgemäss nach der Abhebung des Protoplasten durch Plasmolyse mehr und minder zur Geltung kommt.

1) Vgl. Bd. I, p. 482; Townsend, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 484.

2) J. Demoor, L'étude d. l. physiol. d. l. cellule 1894, p. 30 (Sep. a. Archiv d. Biologie Bd. 13). Die Versuche von Demoor, nach denen der Kern sich ganz selbständig, auch noch nach dem Tode des Cytoplasmas und ohne Sauerstoff theilen soll, sind nicht einwandsfrei. Jedoch sind die Versuche von Samassa (Ueber d. Einwirkung von Gasen auf d. Plasmaströmung etc. 1898, p. 6) für die Entscheidung der hier obwaltenden Fragen nicht ausreichend.

3) De Wildemann, cit. bei Demoor, l. c. p. 82.

4) Gerassimoff, Ueber kernlose Zellen der Conjugaten 1892 (Sep. a. Bullet. d. l. soc. d. Natural. d. Moscou); Ueber ein Verfahren kernlose Zellen zu erhalten 1896 *ibid.*

5) Klebahn, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, p. 24, p. 263. — Einige weitere Angaben bei Hertwig, l. c., Zimmermann, l. c.

6) Vgl. Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 87. — Auch bei den langgestreckten Chlorophyllbändern von Spirogyra tritt keine Zerfallung ein. Vgl. Berthold, l. c. p. 170. — Es ist auch noch unbekannt, aus welchen Gründen in einem Plasmodium von Myxomyceten, mit der Hemmung der amöboiden Bewegung durch Einbetten in Gelatine, sich Separationen vollziehen, die an die Vielzellbildung in dem Sporangium von Saprolegnia erinnern. Vgl. Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 277 Anmerk.; Demoor, l. c. p. 244.

Denn auch an und in dem Protoplasten herrschen die rein physikalischen Gesetze, jedoch ist zu bedenken, dass im Vergleich zu einer vollkommenen, homogenen Flüssigkeit weitgehende Abweichungen möglich sind, weil der Protoplast durch die physiologische Thätigkeit Potentialdifferenzen (der Oberflächenspannung etc.) schaffen und erhalten und ferner die Cohäsion seiner Theile selbstthätig erhöhen kann (vgl. II, Kap. XV). Wenn nun thatsächlich die Anordnung der Theilungsflächen (und der Wandungen) im allgemeinen den Gleichgewichtsfiguren in den flüssigen Lamellen eines Seifenschauums entspricht, so ist zu bedenken, dass die mechanische Richtwirkung der Oberflächenspannung erst nach der Realisirung der Theilung in Betracht kommt und dass es fraglich bleibt, ob etwa die Spannungsverhältnisse einen dirigirenden Einfluss auf die zur Wandbildung führende physiologische Thätigkeit ausüben. Denn aus dem Erfolg kann man keinen bestimmten Schluss ziehen, da in vielen Fällen der Organismus durch seine physiologische Thätigkeit Gestaltungen und Gruppierungen schafft, die auch in rein physikalischer Hinsicht naturgemäss und zweckmässig sind (I, § 2).

Die Aehnlichkeit in der Anordnung der Lamellen in einem Seifenschaum und in einem Theilungsgewebe wurde zuerst von Berthold<sup>1)</sup> hervorgehoben. Dementsprechend finden wir bei der zumeist üblichen Zweitheilung rechtwinklige Schneidung der Wandungen, die aber nicht, wie Sachs<sup>2)</sup> annahm, ein allgemeines Gesetz ist und z. B., den Gleichgewichtsfiguren entsprechend, bei der simultanen Vielzellbildung in den Sporangien von Saprolegnia etc. nicht zu Stande kommt. Wie zu erwarten ist, giebt es ausserdem in Folge der physiologischen Lenkung mannigfache Abweichungen. So kommt es vor, dass in der Zweitheilung die Trennungsfläche schon bei der Entstehung schiefwinklig gegen die Wandung einer cylindrischen Zelle gerichtet ist<sup>3)</sup>. Ferner entspricht die Längstheilung der langgestreckten Cambiumzelle nicht dem Princip der kleinsten Fläche (vgl. Berthold l. c.). Auch ist es schon als eine Folge der Verschiebung der Theilungsgrösse (II, § 11) verständlich, dass nicht immer, wie es Hofmeister<sup>4)</sup> annahm, die neuauftretende Scheidewand senkrecht auf der Richtung des vorausgegangenen stärksten Wachstums steht. Dieses Verhältniss wird allerdings bei der Zweitheilung im allgemeinen dann eingehalten, wenn die Theilungsgrösse constant ist, also allein die Vergrösserung regulirend wirkt (II, § 11). Dem entspricht z. B. die Anordnung der Wandungen in dem Faden einer Spirogyra, aber ebenso in vielen Zellen, deren Wachsthum und Theilung nach 2 oder 3 Dimensionen gerichtet sind. In diesen Objecten wird demgemäss, wie es die Erfahrung

1) Berthold, Protoplasmaechnik 1886, p. 220; Errera, Ber. d. bot. Ges. 1886, p. 441, Bot. Centralbl. 1888, Bd. 34, p. 395; E. de Wildemann, L'attache d. cloisons cellulaires 1893. In diesen Arbeiten sind auch die physikalischen Grundlagen behandelt. — Vgl. ferner z. B. Zimmermann, Beitr. z. Morph. u. Physiol. 1893, Bd. 1, p. 159.

2) Sachs, Arbeit. d. Bot. Inst. z. Würzburg 1879, Bd. 2, p. 46; Flora 1892, p. 63; 1894, p. 224.

3) Vgl. de Wildemann, l. c. p. 5, 49, 28, 73. Weitere Lit. ist hier citirt. Siehe auch Berthold, l. c. p. 244.

4) Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Bot. 1862, Bd. 3, p. 272; Pflanzenzelle 1867, p. 129. Beachtenswerth ist, dass Hofmeister an eine real bestehende Beziehung zwischen Wachsthum und Zelltheilung anknüpft und nachdrücklich betont, dass die Zelltheilung die Folge, aber nicht die Ursache des Wachsens ist. Sachs hat die rechtwinklige Schneidung als Princip aufgestellt, ohne eine causale Erklärung zu versuchen.

bestätigt<sup>1)</sup>, ein Verhältniss wie in dem Faden von *Spirogyra* hergestellt, wenn man durch mechanischen Widerstand dafür sorgt, dass das Wachstum nur in einer Richtung ausgeführt werden kann.

Diese Beziehungen sind unabhängig davon, ob sich Kern- und Zelltheilung vereint oder getrennt abspielen. Doch ist auch die Kerntheilung von der Schaffung des verfügbaren Raumes abhängig und wird also in ihrer Richtung in analogem Sinne durch die Wachstumsthätigkeit dirigirt, wie die Zelltheilung. Dem entsprechen, soweit man es nach der Natur der Verhältnisse erwarten kann, z. B. die Erfahrungen an *Spirogyra* und die Erfolge bei künstlicher Einschränkung der Wachstumsthätigkeit auf eine Richtung. Als Kny (l. c. p. 387) die Sporen von *Equisetum* keimen liess, während sie zwischen zwei Glasplatten comprimirt waren, stellte sich demgemäss die Achse der Kerntheilung parallel, die Zellwand also senkrecht gegen die Glasplatte und die Wachstumsrichtung. Dieses geschah auch dann, als die eine Glasplatte einseitig beleuchtet wurde, weil die mechanische Hinderung die Ausführung der in Folge des Lichtreizes angestrebten Thätigkeit nicht zulies, die dahin zielt, Wachstumsrichtung und Achse der Kerntheilung parallel zu den Lichtstrahlen zu orientiren<sup>2)</sup>. Uebrigens versteht es sich nach dem Gesagten von selbst, dass durch die Lage und die Theilungsrichtung des Kernes auch die Lage und die Richtung der Zelltheilung bestimmt werden kann.

Jedenfalls kennzeichnet eine Veränderung in dem wahrnehmbaren Geschehen immer einen Wechsel in den inneren Constellationen. Ein solcher Wechsel wird demgemäss ebensowohl durch die regulatorische Lenkung der Theilungsthätigkeit und Theilungsgrösse angezeigt, als auch z. B. durch eine Metamorphose der Chromatophoren oder durch eine Variation in der Gestaltung oder in der Theilungsmanier des Kernes. Solche Veränderungen im Verlaufe der Entwicklung (oder in bestimmten Zellen) sind mehrfach bekannt (Amitose, Reduction der Chromosomen, Riesenkerne etc.), und bei weiteren Studien wird sich mehr und mehr herausstellen, dass ebenso wie die formative Gestaltung des Ganzen auch die Gestaltung des Kernes und der Kerntheilung durch äussere Bedingungen mehr oder minder beeinflusst wird. Ein Beispiel einer auffallenden Reactionsfähigkeit bietet die Erfahrung, dass *Spirogyra* je nach den Aussenbedingungen eine mitotische oder eine amitotische Kerntheilung ausführt.

Nach den von A. Nathansohn<sup>3)</sup> im Leipziger Institut angestellten Untersuchungen führen *Spirogyra orbicularis* und einige andere Arten in 0,5proc. Aetherwasser nur amitotische Kerntheilung aus. Da aber in ätherfreiem Wasser die Karyokinese zurückkehrt, so handelt es sich, wie z. B. auch bei der Bildung der Hefeform von *Mucor*, um eine Reaction, die unter bestimmten Bedingungen eintritt und erhalten wird, ohne dass der Character der Art durch die anders gerichtete

1) Kny, Ber. d. Bot. Ges. 1896, p. 378. Vgl. auch Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 358. — Ueber Experimente mit animalischen Organismen siehe O. Hertwig, Zellen und Gewebe 1893, p. 176; 1898, p. 99; F. Braem, Biol. Centrallbl. 1894, Bd. 14, p. 340; Zimmermann, Zellkern 1896, p. 87.

2) Stahl, Ber. d. bot. Ges. 1885, p. 334. Siehe auch Buchtien, Biblioth. bot. 1887, Heft 8, p. 16. Vgl. II, § 44.

3) Pfeffer, Bericht d. Sächsischen Ges. d. Wissenschaften 1899, p. 6; A. Nathansohn, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 48. In dieser Arbeit ist die weitere Lit. nachzusehen. V. Häcker, Anatom. Anzeiger 1900, Bd. 17, p. 9.

formative Thätigkeit modificirt wird. In diesem Falle kann also die Erbmasse auch durch die amitotische Kerntheilung erhalten und übertragen werden, womit nicht ausgeschlossen ist, dass sich in anderen Pflanzen die Bedingungen für die Amitose nur in Zellen einstellen, die nicht mehr vermehrungsfähig sind. Uebrigens ist aus der bei Nathansohn zusammengestellten Literatur zu ersehen, dass die Amitose mehrfach in theilungsthätigen Zellen (Callus, gewisse animalische Gewebe) vorkommt.

Ausserdem sind in verschiedenen Fällen als Folge äusserer Einwirkungen gewisse Abweichungen in der Karyokinese beobachtet worden<sup>1)</sup> und es ist nicht unmöglich, dass es an geeigneten Objecten auch künstlich gelingt, z. B. die Reduction der Chromosomen<sup>2)</sup> herbeizuführen, oder in einer ausgewachsenen Zelle eine Kerntheilung zu veranlassen. Wenigstens ein gewisser Anlauf zu einer Theilung wurde von L. Huie<sup>3)</sup> bei der chemischen Reizung des Drüsenköpfchens an dem Tentakel von *Drosera* beobachtet.

Auf Grund der allgemeinen Erörterungen über die Partialfunctionen und das Zusammenwirken der Organe (I, § 9) kann es auch nicht überraschen, wenn in einer kernfreien, aber ein Centrosom führenden Cytoplasmamasse eines Seeigeleies von Ziegler<sup>4)</sup> und Boveri<sup>5)</sup> eine Theilung des Centrosoms, sowie eine gewisse Spindelbildung und Furchung beobachtet wurde.

### § 13. Die mechanischen Mittel bei der Gewebedifferencirung.

Die zunächst geschaffene Anordnung der Zellen bleibt nur in gewissen Fällen erhalten, da schon durch das fernere Wachsthum des Gewebeverbandes und noch mehr durch die gleichzeitige Gewebedifferencirung geringere oder sehr weitgehende Verschiebungen und Veränderungen bewirkt werden. Nun kann es nicht unsere Aufgabe sein, alle diese Verschiebungen, sowie die formale Entwicklung und Gestaltung der Gewebedifferencirung zu schildern, jedoch dürfte es geboten sein, in allgemeinsten Zügen die mechanischen Mittel und Wege zu kennzeichnen, mit denen in der Pflanze operirt wird. Dabei gehen wir, analog wie bei der Betrachtung des formativen Wachsthums (II, Kap. 4), nicht auf die inneren dirigirenden Ursachen ein, die es veranlassen, dass sich die embryonalen Zellen und Zellgruppen des Urmeristems, der Eizelle u. s. w. in einer specifisch verschiedenen Weise ausgestalten (vgl. II, Kap. VII).

Das den ursprünglich gleichartigen Zellen selbstregulatorisch inducirte Streben nach besonderer Gestaltung ist in jedem Falle die primäre Ursache

1) Vgl. z. B. O. Hertwig, Zelle u. Gewebe 1893, p. 194; Zimmermann, Morphol. u. Physiol. d. pflanz. Zellkerns 1896, p. 82; Nemeč, Bot. Ctbl. 1899, Bd. 77, p. 241; Flora 1899, p. 244; V. Häcker, l. c.

2) Vgl. hierüber z. B. Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 406; Klebs, Biolog. Centralbl. 1899, Bd. 19, p. 220.

3) L. Huie, Quart. Journ. of Microscop. Science 1896, Bd. 39, p. 423; Botan. Centralbl. 1899, Bd. 79, p. 97; O. Rosenberg, Physiolog-cytolog. Untersuch. über *Drosera rotundifol.* 1899, p. 2, 96.

4) Ziegler, Archiv f. Entwickelungsmech. 1897, Bd. 6, p. 289.

5) Boveri, Zur Physiol. d. Kern- u. Zelltheil. 1897, p. 13. Nach R. Hertwig (Abhandlg. d. Bayr. Akad. 1898, Bd. 29, p. 697) besitzt *Actinosphaerium Eichhorni* nur in gewissen Entwicklungsstadien Centrosomen. Ueber Vorkommen d. Centrosomen im Pflanzenreich vgl. Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 387.

der besonders gerichteten Wachstumsthätigkeit und damit der specifischen Gewebedifferencirung. Denn erst durch dieses verschiedene Streben und Wachsen kommen die Gewebespannungen und die mannigfachen Zug- und Druckwirkungen zu Stande, welche die Zellen auf einander ausüben. Denselben Ursachen entspringen also in letzter Instanz auch diejenigen Reizwirkungen, welche von Zug- und Druckwirkungen ausgehen, oder welche die Existenz verschiedenwerthiger Zellen, Gewebe oder Organe zur Voraussetzung haben.

Hand in Hand mit dem Gesamtwachsthum entstehen bekanntlich Zellen von ungleichen Dimensionen schon dadurch, dass sich während der Streckung die eine Zelle häufig, die andere wenig oder gar nicht theilt (II, § 2 und 3). Zugleich wird in dem Gewebeverband durch die Verkettung mit langsamer wachsenden oder ausgewachsenen Geweben die Ausführung des angestrebten Wachsthum's theilweise oder ganz gehemmt (II, § 9, 19, 35). Sofern dann nach einer Seite Bewegungsfreiheit geboten ist, kann unter Umständen der disponible Raum zur modellirenden Form für die Zelle oder die Gewebe werden, die sich durch ihre Wachstumsthätigkeit gleichsam wie plastisches Material eindrängen. Nicht selten schafft sich aber die Zelle oder schaffen sich die Gewebe selbst den Raum für ihre Vergrößerung, indem sie sich zwischen andere Zellen einschieben oder Gewebe zusammendrücken, die der höheren Aussenleistung nicht zu widerstehen vermögen. Auf diese Weise vergrößern sich z. B. manche Embryosäcke. Ferner vermag das Phellogen trotz des unverrückbaren Gipsverbandes sich den Raum für eine gewisse Korkbildung zu erobern<sup>1)</sup>, auch rücken zuweilen die sich vergrößernden Gefässbündel unter Compression des Markes gegen das Centrum des Stengels vor. Andererseits wird häufig durch die Aussenarbeit der unter Druckspannung stehenden Gewebe das Wachsthum der negativ gespannten Gewebe begünstigt oder auch deren Zerreißung herbeigeführt.

Der lückenlose Verband der Zellen eines Theilungsgewebes wird fernerhin häufig ganz oder theilweise gelöst, wie die Entstehung der Intercellularen, das Abfallen von Früchten, Conidien u. s. w. lehren. Es wird dieses dadurch erreicht, dass die Pflanze die Mittellamelle der gemeinsamen Trennungswand theilweise oder ganz in lösliche oder quellende Producte verwandelt, so dass nun eine geringe Zugkraft die Trennung herbeiführt (I, § 84; II, § 62). Dazu genügt oft schon das Eigengewicht der Organe oder das Abrundungsstreben der Zellen. Jedoch wirkt eine jede Zugkraft in gleichem Sinne und demgemäss kann die Erweiterung der Intercellularen sowohl durch die eigene Wachstumsthätigkeit der Zellen, als auch durch den Zug der positiv gespannten Gewebe erzielt werden. So bilden sich z. B. die grossen Intercellularen in dem Blattstiel von *Nymphaea*, *Calla* etc. durch die active Wachstumsthätigkeit in einem Gewebe aus, das bei seiner Vergrößerung zudem den Widerstand der negativ gespannten peripherischen Gewebe zu überwinden hat, während das Hohlwerden des Grashalms etc. (I, § 9) durch die passive Dehnung und Zerreißung des Markes bewirkt wird.

<sup>1)</sup> F. C. Newcombe. *Botan. Gazette* 1894, Bd. 19, p. 223. Ausserdem That-sachen bei de Bary, *Vergleichende Anatomie* 1877. — Ueber Plasticität, Zerreißungen etc., vgl. dieses Buch Bd. II, § 9 u. Kap. IV.

In der Abrundung der isolirten Zellen bezw. der isolirten Flächenstücke der Wandung, ebenso in den Wandbrechungen kommt das Streben nach derjenigen Gleichgewichtslage zum Ausdruck, die von Flüssigkeitslamellen vollständig erreicht wird. Diesem Streben entsprechen auch die Wandbrechungen, die sich in Theilungsgeweben, aber auch in Vereinigungsgeweben z. B. dann einstellen, wenn kugelige Zellen durch Aneinanderpressung zu einem polygonalen Gewebe werden. Die Gestaltungen der Einzelligen lehren aber, dass selbst eine zarte Zellwand beliebige Abweichungen von der physikalischen Gleichgewichtslage einer flüssigen Lamelle gestattet. Auch in den Geweben werden Zellen von sehr verschiedener Gestalt und ebenso absonderlich gestaltete Intercellularräume erzeugt<sup>1)</sup>.

Mit der Schaffung der Intercellularen ist den anstossenden Zellen die Möglichkeit des Auswachsens geboten, von der aber, so gut wie an der freien Aussenseite der Epidermis, immer nur in regulatorischer Weise Gebrauch gemacht wird. Das geschieht z. B. bei der Production der inneren Haare in den Intercellularen von Nymphaea, der Schläuche in den Fruchtfächern von Citrus, sowie bei der Bildung der Thyllen<sup>2)</sup>, die nicht überall und erst mit einem gewissen Alter durch Einwachsen in den disponiblen Gefässraum entstehen. Ferner benutzen die meisten Pollenschläuche und manche Pilzfäden die Intercellularen als die Bahn, in der sie weithin wandern. Während dieses Vordringens sind die wachsenden Spitzen oft eng dem fremden Gewebe angeschmiegt und bahnen sich ihren Weg offenbar auch durch enge Zwischenräume, die sie durch ihr Eindringen erweitern. Dazu genügt sicherlich oft schon die Wachstumsenergie (II, § 35), jedoch steht Pilzen und Pollenschläuchen auch eine lösende Wirkung auf die Zellwand zur Verfügung, die ihnen erlaubt, nöthigenfalls den Verband der Zellen zu lockern oder den Weg durch die Wandung zu nehmen (I, p. 360).

Es kann also nicht überraschen, wenn sich in einem Gewebe bestimmt individualisirte Zellen zwischen andere eindringen, mit denen sie die Gemeinsamkeit der Abstammung theilen. Das geschieht in der That in dem gleitenden Wachsen, das offenbar vielfach in geringem, zuweilen aber in sehr ausgedehntem Maasse ausgeführt wird. Ein schönes Beispiel bieten die Milchzellen von Euphorbia etc., die unter reichlicher Verästelung fortwährend in bestimmte Gewebe der neuen Zuwachsstücke eindringen. Ferner ist ein gleitendes Wachsen unerlässlich, um in dem secundären Zuwachs Bastfasern und andere Elementarorgane zu erzeugen, die länger sind als die Zellen des Cambiums<sup>3)</sup>.

1) Zimmermann, Beiträge z. Morphol. u. Physiol. 1893, p. 498 u. die hier citirte Lit.

2) Schellenberg, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 264; Mellink, Bot. Ztg. 1886, p. 749. — Vgl. auch II, § 35, 38.

3) Nachdem von Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 162) das gleitende Wachstum einer allgemeinen Betrachtung unterzogen war, wurde dasselbe von Krabbe (Das gleitende Wachstum 1886, p. 44) speciell mit Hinsicht auf die Erweiterung von Gefässen etc. verfolgt. Ferner ist gleitendes Wachstum von A. Nathansohn (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 682) für die Tracheiden in den Intercalarzonen, sowie bedingungsweise zwischen dem Gefässbündel- u. Rindengewebe der Wurzel nachgewiesen. Vgl. ausserdem F. G. Kohl, Mechanik der Reizkrümmungen 1894, p. 33; für Rivularia, Schwendener, Sitzungsber. d. Berlin. Akad. 1894, p. 958. — Naturgemäss giebt es verschiedene Arten von Gleitwachstum.

Stellt man sich vor, dass zunächst die Intercellularen entstehen und in diese die Milchzellen etc. einwachsen, so wird der Vorgang durch Zerlegung in zwei Acte anschaulicher. In Wirklichkeit scheinen allerdings bei dem gleitenden Wachsen Auseinanderweichen und Eindringen zeitlich zusammenzufallen. Jedoch ist es auch hier fraglich, ob die vordringende Zelle sich activ den Weg bahnt oder ob die aufnehmenden Zellen durch Auseinanderweichen etc. selbstthätig mitwirken. Jedenfalls hängt aber die Individualisirung und die fernere Wachstumsthätigkeit von correlativen Wirkungen ab, durch die ebenso z. B. den Milchzellen die Bahn ihres Vordringens vorgeschrieben wird, gleichviel ob dieses durch eine mechanische Führung oder durch eine chemotropische Reizung oder, was wahrscheinlicher ist, (wie bei den Pollenschläuchen) durch eine Combination verschiedener Factoren erzielt wird (II, Kap. XIII). Durch ein regulatorisch gelenktes localisirtes Lockern und Wiedervereinen ist auch bei ausgiebigem Gleitwachstum erreichbar, dass der feste Verband der beteiligten Zellen keinen Augenblick verloren geht. Denn dass eine partielle Lösung des Verbandes mit einer genügenden Constructionsfestigkeit vereinbar ist, wird durch die Pflanzen mit grossen Intercellularräumen bewiesen.

Während durch die Isolation die ursprünglich fest verbundenen Zellen eine gewisse Freiheit der Bewegung gewinnen, wird diese umgekehrt aufgegeben, wenn separirte Zellen zu einem Vereinigungsgewebe zusammenschliessen. So entsteht z. B. durch die Verflechtung von Pilzfäden nicht nur ein lockerer Filz, sondern auch in manchen Fällen ein solides Pseudoparenchym<sup>1)</sup>. In den Flechten kommt sogar ein enges Aneinanderschmiegen, möglicherweise sogar eine völlige Verwachsung zwischen den sich symbiotisch vereinigenden Algen und Pilzen zu Stande. Die causale Aufdeckung dieser Verhältnisse wird auch für das Verständniss der Vorgänge in Theilungsgeweben von hoher Bedeutung sein, da auch in diesem die directiven Wechselwirkungen eine grosse Rolle spielen und z. B. bei dem gleitenden Wachsen und bei dem Propfen eine Wiedervereinigung getrennter Zellen ausgeführt wird (vgl. II, § 50).

#### § 14. Die Anordnung der Zellwandungen.

Da in den vegetativen Organen zumeist Zweitheilung und zwar äquale Zweitheilung ausgeführt wird, so lässt sich die übliche primäre Anordnung der Zellwandungen unter Annahme der rechtwinkligen Schneidung (II, p. 47) construiren. Auch kann man die Curvensysteme, die in Folge des Wachstums der fest verbundenen, aber sich ähnlich gestaltenden Zellen zu Stande kommen, voraussagen und, trotz der unvermeidlichen Wandbrechungen und Verschiebungen, in manchen Geweben erkennen. Umgekehrt lassen sich natürlich aus den primären und secundären Anordnungen gewisse Rückschlüsse auf die Ver-

1) Von Lindau (Festschrift für Schwendener 1899, p. 28) wird die Bezeichnung Plectenchym vorgeschlagen. Vgl. z. B. auch G. Bitter, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 34, p. 230; Askensasy, Ber. Bot. Gesellsch. 1888, p. 130 (Algen). Verschiedene Fragen, so auch die Frage nach der Herstellung oder Wiederherstellung der Plasmaverbindungen werden in II, § 50 berührt werden.



theilung der Zuwachsbewegung ziehen (vgl. II, § 3). Ferner gewährt die Kenntniss der üblichen Anordnungen und Curvensysteme ein erwünschtes Hilfsmittel bei dem Studium der Wandfolge und Zellgruppierung in wachsenden Organen. Indess ist wohl zu beachten, dass alle geometrischen Constructionen nur insofern Werth haben, als sie zur Veranschaulichung der in der Pflanze vorkommenden Gruppierungen dienen, dass sie also durchaus nicht die organisatorische Thätigkeit kennzeichnen und erklären, die mit dem geometrischen Brennpunct, Parameter u. s. w. nichts zu thun hat, die aber in Organen der verschiedensten Dignität ähnliche Zellanordnungen schafft. Da somit die beste (geometrische) Kenntniss der Wandanordnungen keine Einsicht in die Prozesse gewährt, durch welche Wachstum und Zelltheilung bestimmt und beherrscht werden, so dürfen wir uns mit einem kurzen Hinweis auf das Wesen der üblichsten Gruppierungen beschränken<sup>1)</sup>.

Den einfachsten Fall bietet ein Zellfaden (Alge, Haar etc.), in welchem die Zellwände senkrecht gegen die Seitenwand (Leitlinie) gerichtet sind. Bilden wir durch Aneinanderlegen solcher Zellfäden (mit quadratischem Querschnitt) eine Platte oder eine quadratische Säule, so erhalten wir ein Gewebe, in dem sich die Zellwandungen wie die Blätterdurchgänge in einem Krystall des regulären Systems durchschneiden, ein Gewebe, das in solcher Gestalt auch entstehen kann, indem eine Zelle in entsprechender Weise durch successive Zweitheilung gekammert wird.

Falls sich der Faden an der fortwachsenden Spitze über die Theilungsgrösse (II, § 44) verbreitert, werden die nun auftretenden Theilungen

senkrecht gegen die Querwand gerichtet sein. Sehr schön ist dieses in Fig. 44, einer Aufsicht des Thallus von *Melobesia*, zu übersehen, der gleichsam aus fächerförmig angeordneten Zellreihen besteht, die an der Spitze fortwachsen und ausser den Quertheilungen von Zeit zu Zeit eine Längstheilung zeigen, durch welche die erzielte tangentielle Vergrößerung der Zellen wieder reducirt wird. Analoge Verhältnisse findet man aber auch auf dem Querschnitt eines jugendlichen Stammes von *Pinus* in dem durch das Cambium fortwachsenden Holzkörper.

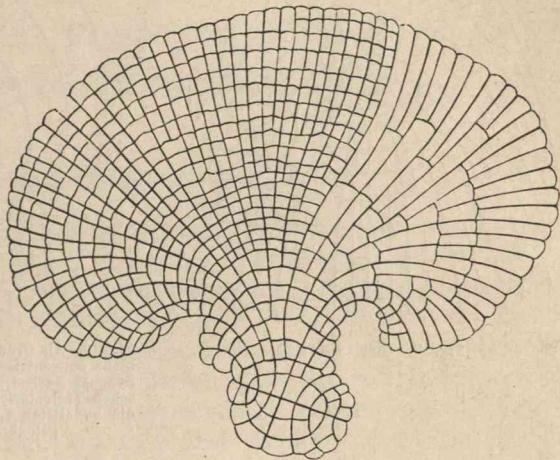


Fig. 11. *Melobesia Lejolisii* von der Oberfläche gesehen nach Rosanoff und Sachs. Auf der rechten Seite ist eine Anzahl der Theilungswände ausgelassen.

<sup>1)</sup> Näheres bei Sachs, Arbeit d. Bot. Instituts in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 46 u. 485; Vorlesungen ü. Pflanzenphysiol. 1887, II. Aufl., p. 426; ferner Goebel, Entwicklungsgesch. d. Pflanzenorgane 1883, p. 436; Schwendener, Monatsb. d. Berlin. Akad. 1880, p. 442; Haberlandt, Physiol. Anatom. 1896, II. Aufl., p. 67.

Wenn man die Zellfäden krümmt und zu einem System confocaler Parabeln anordnet, so erhält man eine Gruppierung, wie sie der stärker ausgezogene Theil ( $K K K$ ) der schematischen Construction Fig. 12 darbietet. Um zu einer völligen Uebereinstimmung zu gelangen, muss man noch annehmen, dass sich jeder Zellfaden vom Scheitelpunct ab nach beiden Seiten erweitert und sich desshalb, wie bei *Melobesia* (Fig. 11), durch Längswände theilt. Dieser Construction (Fig. 12), die aus einer Schaar confocaler Parabeln und den diese rechtwinklig durchschneidenden orthogonalen Trajectorien gebildet wird, entspricht annähernd die Anordnung, welche man an einem medianen Längsschnitt durch den Scheitel einer Sprossspitze oder eines Wurzelkörpers erblickt. In diesen wie in anderen Geweben werden von Sachs (l. c.) die gleichsinnig mit der Peripherie verlaufenden Wandungen ( $p$  Fig. 12) Periclinen, die dazu ge-

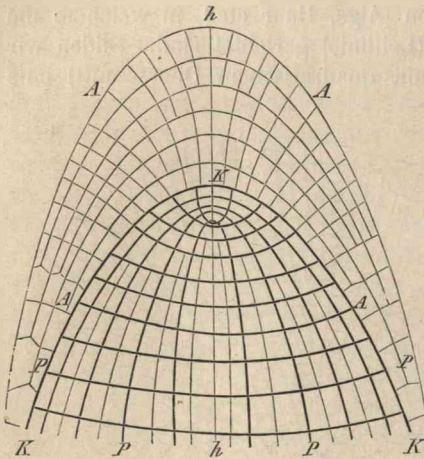


Fig. 12. (Nach Sachs.)

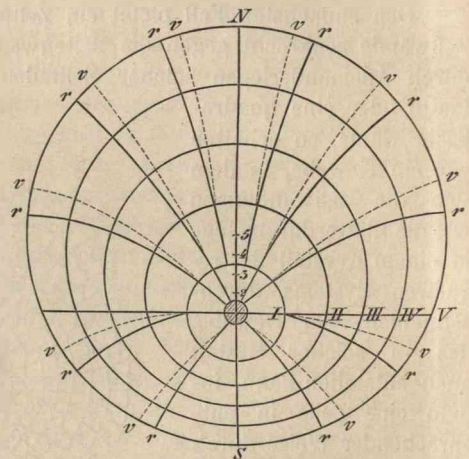


Fig. 13. Als Grundlage der Construction diente ein System nicht concentrischer Kreise, deren Mittelpunkte auf der Symmetrieachse  $NS$  bei 2, 3, 4, 5 liegen. Die geometrischen Trajectorien sind mit  $r$  bezeichnet, während durch die punctirten Linien  $v$  der reale Verlauf der etwas abgelenkten Markstrahlen angegeben ist.

hörigen orthogonalen Trajectorien ( $A$  Fig. 12) Anticlinen genannt. Auf den im Längsschnitt sichtbaren anticlinen Leitlinien stehen senkrecht die in der Schnittebene liegenden Wandungen, die auf einem Querschnitt durch den Sprossscheitel als orthogonale Trajectorien der Periclinen erscheinen. Das in der jeweiligen Schnittebene liegende System von Wandungen wird von Sachs Transversalen genannt.

Auch dann, wenn die Periclinen zu Kreisen, Ellipsen u. s. w. angeordnet sind, bilden die senkrecht gegen dieselben gerichteten Wandungen, geometrisch ausgedrückt, eine Schaar von orthogonalen Trajectorien. Das ist auch der Fall in der Construction Fig. 13, die der Anordnung der Jahresringe und der Markstrahlen in einem excentrisch gewachsenen Stamme entspricht. Diese Construction veranschaulicht zugleich den Verlauf der Leitlinien für den Fall, dass mit der Symmetrieachse das Maximum oder Minimum der Zuwachsbewegung zusammenfällt. Im letzteren Falle (Fig. 13 unterhalb der Linie  $I—V$ ) entspricht

die Anordnung derjenigen in der Sprossspitze und in dem Wurzelkörper (Fig. 12 stark ausgezogener Theil). Dagegen ist in der Wurzelhaube (Fig. 12), entsprechend dem stärksten Wachstum längs der Symmetrieachse, zumeist eine Zellenanordnung zu finden, die der Construction oberhalb I—V (Fig. 13) entspricht. Diese Gruppierung wird von Sachs als kappenförmige, fächerförmige oder coaxiale Anordnung, der andere durch die Fig. 12 (stark ausgezogener Theil) repräsentierte Typus als gewöhnliche oder confocale Schichtung bezeichnet.

Es versteht sich übrigens von selbst, dass ähnliche Anordnungen auf verschiedene Weise entstehen können, dass ferner verschiedene Ursachen Verschiebungen bewirken, durch welche die primäre Construction entweder nur in geringem Grade modificirt oder auch ganz verwischt wird<sup>1)</sup>.

## Kapitel IV.

### Elasticitäts- und Cohäsionsverhältnisse des Pflanzenkörpers.

#### § 15. Die Festigung der Pflanze.

Damit eine Pflanze existenzfähig ist, muss sie nothwendig neben anderen Eigenschaften eine solche Festigkeit ausbilden, dass die ganze Pflanze und jedes einzelne Organ derselben der normalen mechanischen Inanspruchnahme gewachsen ist. So hat der Stamm eines Eichenbaumes nicht nur die Last der Krone zu tragen (strebfest zu sein), sondern muss auch die genügende Biegefestigkeit besitzen, um nicht durch den Sturm zerbrochen zu werden. Durch den Wind wird aber selbst der jugendliche Eichenstamm nicht entfernt so weit gekrümmt, wie der schlanke Roggenhalm, der nach dem Aufhören der beugenden Kraft sofort wieder aufschnellt, wenn auch die Aehre den Boden berührte. Trotz dieser ausgezeichneten (elastischen) Biegefähigkeit besitzt der Roggenhalm ein sehr hohes Tragvermögen. Denn fixirt man seine Basis und bringt ihn in horizontale Lage, so vermag der Halm nicht nur die Last der reifenden Aehre zu tragen, sondern auch durch die geotropische Krümmungsthätigkeit zu heben, obgleich dabei der basale Knoten ein statisches Moment von 5 Kilo zu überwinden hat<sup>2)</sup>. Ein solcher Halm, dessen Länge den Durchmesser ungefähr 400 mal übertrifft, ist also ein viel schlankeres Bauwerk, als ein starrer Fabrikschornstein. Dieser ist auch nicht entfernt so widerstandsfähig als ein

1) Einiges über Verschiebungen bei Sachs, l. c. 1878, p. 495; Schwendener, l. c. p. 448, 430; Krabbe, Sitzungsber. d. Berlin. Akad. 1882, p. 1093.

2) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 410. Vgl. II, letztes Kapitel; P. Meischke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 359.

Baumstamm von gleicher Dicke und würde schon bei mässigem Winde umgeworfen werden, wenn man die Krone eines solchen Baumes auf ihm befestigte. In der Krone hat wiederum die Basis eines mässig grossen Astes nicht selten einem statischen Momente von 5000 Kilo entgegenzuwirken (Meischke l. c.). An die Wurzel werden dagegen in Bezug auf die Biegungsfestigkeit gewöhnlich geringere Anforderungen gestellt, während sie oft in hohem Grade auf Druck- und Zugfestigkeit in Anspruch genommen wird, wenn der vom Winde getroffene Stamm die Wurzel aus dem Boden zu reissen sucht.

Ebenso müssen Zweige, Blätter, Früchte, überhaupt alle Glieder eines Pflanzenkörpers, bezw. die sie tragenden Theile in jedem Entwicklungsstadium die genügende Zug-, Druck-, Biegungs- und Schubfestigkeit besitzen. Diese wird in manchen Fällen, z. B. in den intercalaren Vegetationszonen (II, p. 44) durch die Umhüllung mit Blättern hergestellt. In anderen Fällen, z. B. bei den Blättern, wird die Inanspruchnahme dadurch gemässigt, dass sie sich beim Sturme parallel zum Winde stellen. In analoger Weise wird der Stoss des Wassers auf die fluthenden Pflanzen vermindert, für die somit die Biegsamkeit von wesentlichem Vortheil ist.

Die kleinen Pflanzen sind zwar in mancher Hinsicht im Vortheil, haben indess verhältnissmässig ebensoviel Widerstand zu leisten, als grosse Pflanzen. Diese können allerdings nicht mehr in einem schäumenden Gebirgsbach bestehen, in welchem an den Steinen noch Algenfäden haften, die auch der Brandung des Meeres trotzen.

Auf ein weiteres Ausmalen dürfen wir verzichten, da bei Berücksichtigung von Gestalt und Lage des Pflanzentheiles, sowie des umgebenden Mediums leicht zu ersehen ist, auf welche Weise eine Pflanze oder ein Organ einer Pflanze hauptsächlich in Anspruch genommen wird. Die Ranken- und Schlingpflanzen lehren zugleich, dass nicht bei einer jeden Pflanze der Stengel die genügende Tragfähigkeit besitzt, um sich ohne besondere Hilfsmittel aufrecht zu erhalten. Das ist auch bei vielen Wasserpflanzen der Fall, die in der Luft umsinken, im Wasser aber in Folge des Auftriebs aufrecht stehen. Bei diesen und andern Pflanzen haben ferner die Zellwände den zumeist sehr ansehnlichen osmotischen Druck (I, § 24), sowie diejenigen Zug- und Druckkräfte auszuhalten, welche durch die Gewebespannung (II, Kap. V) bewirkt werden.

Zur Erzielung eines festeren Aufbaues dienen in der Pflanze durchgehends die Zellwandungen, aus denen die Hülle und das Kammergerüst gebildet werden, in welchem der weiche Protoplast, gleichsam wie die Eidechse in der Mauerspalte, eine geeignete Wohnstätte findet (I, § 7). Die Herstellung eines solchen Gerüsts aus zahlreichen kleinen Kammern ist aber nicht nur für die ganze Oeconomie der Pflanze bedeutungsvoll, sondern auch geradezu unerlässlich für die Festigung, da eine Pflanze von der Grösse eines Baumes als einzelliges Wesen kaum denkbar ist (I, § 6; II, p. 44). Aus dem grossen Wassergehalt der turgescenten Pflanze (I, § 33) ist ferner zu entnehmen, dass eine verhältnissmässig geringe Menge fester Substanz genügt, um widerstandsfähige, grosse Pflanzen aufzubauen.

Aber nur dann, wenn, wie in Holzpflanzen, die Zellwände genügend dick und solid sind, vermag sich die Pflanze nach dem Tode aufrecht zu erhalten. Anderenfalls wird die Pflanze durch den Wasserverlust welk und schlaff,

erlangt also nur unter Mitwirkung der Turgorspannung die genügende Straffheit und Tragfähigkeit. Hierbei sind dieselben physikalischen Ursachen wirksam, die eine schlaife Thierblase straff und widerstandsfähig machen, wenn in dieselbe Wasser oder Luft gepresst wird. Wie die durch den hydrostatischen Druck erzeugte Spannung, muss auch die auf andere Weise erzeugte Tension, also die Gewebespannung einen gewissen Einfluss auf die Biegefestigkeit haben (II, § 47). Constructionen von der Festigkeit wie sie für Bäume nöthig sind, lassen sich freilich nur unter Mithilfe von dickeren und solideren Wandungen herstellen. Auch würde es bedenklich sein, wenn die Baumstämme bei jedem Wassermangel ihre Tragfähigkeit verlieren und umsinken würden.

In den höheren Pflanzen werden allgemein mit der Gewebedifferencirung und Arbeitstheilung Zellen gebildet, die schon durch die Dicke und die Qualität ihrer Wandung anzeigen, dass sie in Bezug auf die Festigung eine höhere Bedeutung haben, als die übrigen Zellen. Offenbar wird aber mit der zunehmenden Verdickung der Wand der Verkehr mit der Umgebung erschwert und die derbwandigen Zellen werden somit eine schlechtere Behausung für den lebensthätigen Protoplasten, der in der That in den sclerenchymatischen Zellen der Rinde, des Holzes etc. abzusterben pflegt, nachdem er diese Elemente ausgebildet hat. Mit Rücksicht auf die Gesamtöconomie ist es sehr wohl zu verstehen, dass die Pflanze auch solche Elemente bildet, die allein oder doch vorwiegend der Festigung zu dienen haben. Andererseits sind allgemein gegenseitige Concessionen nothwendig (I, § 6), und dem entspricht es, dass lebende Elemente in Bezug auf den Austausch und die sonstigen Functionen eine Einbusse erleiden, um die Fähigkeit zu gewinnen, in erhöhtem Grade bei der Festigung mitzuwirken. Im Grunde genommen ist eine jede derbwandige Zelle ein Beispiel einer derartigen Concession, gleichviel ob es sich um ein einzelliges Wesen oder um Zellen handelt, durch welche die genügende Festigkeit eines Gewebes hergestellt wird. Das muss in den wachsenden Organen durch lebendige Zellen geschehen, zu denen u. a. das dickwandige Collenchym gehört. Uebrigens ist nicht zu vergessen, dass todte Elemente auch mit anderen Functionen, z. B. mit dem Wassertransport, mit der Regulation des Austausches (Kork etc.) betraut sein können.

Zur Herstellung einer soliden und zweckmässigen Construction ist es nothwendig, dass die festigenden Zellen und Gewebe in geeigneter Weise angeordnet und zusammengefügt sind. In der That pflegen dieselben, wie es das Gefässbündelnetz des Blattes und des Stengels veranschaulicht, ein zusammenhängendes System, also ein Skelett zu bilden, zwischen dem und um das die zartwandigen Zellen und Gewebe eingefügt sind. Diese stellen dann die Füllungen und Verbindungen der festigenden Gurtungen vor und sind schon dieserhalb für die Erzielung eines genügend trag- und schubfesten Baues wichtig oder unentbehrlich. Zudem setzt ein dünnwandiges Parenchym einem Drucke einen sehr erheblichen Widerstand entgegen, während es durch einen longitudinalen Zug leichter eine Zerreißung erfährt, der aber durch die Vereinigung mit zugfesten Geweben vorgebeugt ist. In letzteren pflegt der zugfeste Verband der Zellen dadurch erhöht zu werden, dass langgestreckte prosenchymatische Zellen (Bastfasern, Holzfasern etc.) dominiren. Durch die Art der Zusammenfügung, sowie durch die Eigenschaften der Wandungen wird auch die sehr verschiedene Biegefähigkeit der Pflanzen und der Organe erzielt und ermöglicht. Es ist

desshalb sehr bedeutungsvoll, dass es die Pflanze versteht, aus derselben Substanz Wandungen aufzubauen, die in Bezug auf ihre elastischen Eigenschaften sehr verschieden sind.

Bei aller Verschiedenheit im einzelnen, ist doch im allgemeinen eine zweckmässige Anordnung nicht zu verkennen. Eine solche ist auch da, wo es sich speciell um Biegungsfestigkeit handelt, darin bemerklich, dass die Herstellung der genügenden Widerstandsfähigkeit mit einem möglichst geringen Aufwand von mechanischen Elementen angestrebt wird. Das wird durch eine peripherische Lagerung der zugfesten Elemente erreicht, die natürlich genügend schubfest verbunden sein müssen, damit bei dem Biegen der Zusammenhalt nicht zerrissen wird. Es handelt sich hierbei um Anordnungen, die auch die öconomisch arbeitende Technik thunlichst zu realisiren sucht. Es genügt, hier daran zu erinnern, dass der I förmige Träger, ebenso das hohle Rohr eine höhere Belastung ertragen, als der cylindrische Eisenstab von gleichem Wandungsquerschnitt. Demgemäss ist die hohlcyllindrische Form des Grashalmes mechanisch vortheilhaft. Ferner sind bei langen Blättern und flachen Stengeln, bei denen nur Beugung in einer Ebene in Betracht kommt, die specifisch mechanischen Zellen thunlichst gegen die Ober- und Unterseite gerückt, so dass gleichsam ein System von I förmigen Trägern entsteht, deren Verbindung durch anderweitige Gewebe hergestellt wird. Kommt es aber nur auf Zugfestigkeit an, so ist für den Widerstand allein die Querschnittsfläche, nicht die Form des Balkens maassgebend. Dementsprechend pflegen die Wurzeln (auch die Stengel mancher Wasserpflanzen) eine mehr oder weniger centrale Anordnung der Gefässbündel, überhaupt der festigenden Elemente zu besitzen. Auch in den Rhizomen macht sich eine derartige Tendenz im Vergleich zu dem oberirdischen Stengel derselben Pflanze bemerklich.

Insbesondere in den krautigen Stengeln der Monocotylen sind, wie Schwendener nachwies, die zugfesten Gewebe thunlichst gegen die Peripherie gerückt, suchen also diejenige Lage anzunehmen, die zur Erzielung einer hohen Biegungsfestigkeit am vortheilhaftesten ist. Auch in den Blättern und Blattstielen ist vielfach eine vortheilhafte Anordnung der festigenden Elemente zu bemerken, die auch in den krautigen Stengeln der Dicotylen nicht zu verkennen ist. In diesen treten in peripherischer Lagerung häufig Collenchymgewebe auf, die im Vereine mit den etwas nach Innen gerückten Fibrovasalsträngen das hauptsächliche Festigungsmaterial bilden. Mit dem Fortschreiten des Dickenwachsthums übernimmt dann der Holzkörper mehr und mehr die Aufgabe der Festigung. Es ist dieses auch nothwendig, da die Rinde zerrissen wird und zudem allein der steigenden Inanspruchnahme nicht mehr genügen würde.

Da der Aufbau einer Pflanze allen Functionen genügen muss, sind gegenseitige Concessionen unerlässlich (I, § 6). In diesem Sinne ist es also durchaus zweckentsprechend, wenn sich z. B. die chlorophyllführenden und die festigenden Gewebe in die Peripherie theilen, oder wenn letztere etwas zurückweichen und dadurch ermöglichen, dass die grünen Gewebe in die beste Lichtlage gelangen (I, § 62). Zur richtigen Würdigung der thatsächlichen Verhältnisse muss also die Pflanze nothwendigerweise unter gleichzeitiger Berücksichtigung ihrer Gesamtaufgaben betrachtet und beurtheilt werden.

Soweit nicht schon durch die auf Tragfähigkeit und Biegefestigkeit abzielenden Constructionen eine genügende Widerstandsfähigkeit gegen radialen Druck hergestellt ist, findet man auch für diesen Zweck besondere Anordnungen. So ist die Epidermis vielfach durch die Verdickung der Wandungen oder durch besondere Aussteifungen widerstandsfähiger gemacht. Ein sehr anschauliches Beispiel für eine Aussteifung bieten die nadelförmigen Blätter von *Hakea brachyrhyncha*<sup>1)</sup> u. a., in denen zwischen der Epidermis und dem inneren Gewebecylinder sclerenchymatische Zellen wie Radspeichen eingesetzt sind, zwischen denen das zarte und lockere Parenchym einen geschützten Platz findet. Uebrigens setzt auch schon das zartwandige Parenchym und jede einzelne Zelle einer Compression einen um so ansehnlicheren Widerstand entgegen, je kleiner die Zellen sind. Für die mächtige Zelle von *Caulerpa*<sup>2)</sup> ist es deshalb vortheilhaft, dass durch die eingesetzten Zellstoffbalken für die Aussteifung des Zellhautschlauches gesorgt wird. In diesem Sinne wirkt eine jede Querwand, und in einem Gewebe eine jede Gewebeplatte. In dem in so ausgezeichnete Weise auf Biegefestigkeit construirten hohlen Grashalm wird somit durch die Knoten die Schubfestigkeit erhöht und das Einknicken beim Biegen erschwert.

Durch die Herstellung eines festigenden Gerüstes wird allgemein für die zwischen- und angelagerten zartwandigen Gewebe eine gesicherte Wohnstätte geschaffen. Im näheren sind natürlich sehr verschiedene Constructionen darauf berechnet, einem bestimmten Gewebe einen allgemeinen oder einen localen Schutz zu gewähren. Wie durch den Gefäßbündelcylinder der Dicotylen für das umschlossene Mark, wird offenbar allgemein durch die Sclerenchymseiden eine schützende Hülle für den umkleideten Raum gebildet, gleichviel ob dieser von einem Gewebe erfüllt oder ein luftführender oder harzführender Inter-cellularraum ist. Ferner ist es z. B. für den Weichbast vortheilhaft, dass er dem Xylem angelagert ist, oder ausserdem durch Bastfasern verstärkt und geschützt wird, die z. B. bei der Linde ein Geflecht bilden, zwischen dem die zartwandigen Elemente des Phloems untergebracht sind.

Zur näheren Orientirung sei auf die zusammenfassende Darstellung bei Haberlandt<sup>3)</sup> verwiesen, aus der zu ersehen ist, dass nach der grundlegenden Arbeit Schwendener's<sup>4)</sup> die auf die Festigung abzielenden Constructionen in zahlreichen Studien verfolgt wurden. Da aber eine Pflanze ohne einen zweckentsprechenden Bau überhaupt nicht existiren könnte, so ist es nicht überraschend, dass z. B. ein Ast, ein Blatt gegen die Basis, d. h. mit Steigerung der mechanischen Inanspruchnahme tragfähiger wird und dass diese Zunahme zuweilen (Halme von Cyperaceen, Gramineen etc.) annähernd derjenigen in einem Träger von gleicher Oberflächenspannung entspricht. In manchen Fällen, z. B. in dem Blatte von *Phormium* etc., tragen auch Zusammenfaltungen oder andere

1) Abbildung z. B. Mohl, Vermischte Schriften 1845, Taf. VII, Fig. 2.

2) Klemm, Flora 1893, p. 463; Reinke, Ueber *Caulerpa* 1899 u. die an diesen Stellen citirte Lit.

3) G. Haberlandt, Physiol. Anatomie 1896, II. Aufl., p. 134. Vgl. auch E. Delfsen, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1884, Bd. 3, p. 144, 408 u. die Kritik dieser Arbeit durch Zimmermann, Botan. Centralbl. 1884, Bd. 19, p. 149.

4) Schwendener, Das mechan. Princip im Bau d. Monocotylen 1874. — Ueber physiol. u. morphol. Eintheilung und Nomenclatur vgl. Bd. I, p. 34.

Formänderungen zur Vermehrung der Tragfähigkeit bei. In welcher Weise gewisse Einrichtungen darauf berechnet scheinen, dem schädigenden Einfluss von Sturm, Regen, Hagel vorzubeugen, ist bei Stahl<sup>1)</sup> und bei Wiesner<sup>2)</sup> nachzusehen.

Mit der besten Kenntniss einer zweckentsprechenden Einrichtung ist aber noch kein causales Verständniss des physiologischen Schaffens gewonnen (I, § 2). Wie dieses allgemein in gewissen Grenzen modificirbar ist, so ist auch die Festigkeit bis zu einem gewissen Grad von äusseren Einflüssen abhängig. Unter anderem sind die Wandungen in etiolirten Pflanzen schwächer ausgebildet (II, § 24) und es entspricht durchaus dem üblichen Reactionsvermögen, dass die Festigkeit durch die Inanspruchnahme gesteigert wird (II, § 36). Das geschieht in einem specifisch verschiedenen Maasse, geht aber z. B. bei *Helleborus niger* so weit, dass die Tragfähigkeit des Blattstiels durch allmähliche Steigerung der Belastung von 400 g auf 3500 g erhöht wird. Bei dieser Reaction werden in den Blattstielen von *Helleborus niger* gewisse dünnwandige Zellen so verstärkt, dass sie einen ansehnlichen dickwandigen Bastbelag bilden.

## § 16. Elasticität und Cohäsion der Zellhäute.

Die grossen Verschiedenheiten, welche die von der Pflanze gebildeten Zellhäute in Bezug auf Festigkeit und Elasticität besitzen, sind in erster Linie durch die besondere Molecularstructur bedingt. Das geht daraus hervor, dass die physikalischen Eigenschaften bei den aus derselben Substanz aufgebauten Membranen in weiten Grenzen schwanken und dass z. B. bei den aus Cellulose formirten Häuten alle vorkommenden Extreme und Abstufungen gefunden werden. Denn aus Cellulose bestehen sowohl gewisse Bastfasern, deren Tragmodul dem Schmiedeeisen (13 kg per mm<sup>2</sup>) und sogar dem Stahl (25 kg) gleichkommt, als auch Wandungen (Urmeristem, Parenchyme etc.), die bis zur Elasticitätsgrenze nur eine Belastung von 1—4 kg pro 1 mm<sup>2</sup> vertragen<sup>3)</sup>. Ferner können die Cellulosewandungen in dem Staubfaden von *Cynareen* innerhalb der Elasticitätsgrenze bis auf das Doppelte, also ähnlich wie Kautschuk verlängert werden<sup>4)</sup>, während bei Bastfasern und vielen anderen Wandungen die zulässige elastische Verlängerung nur 0,5—4,5 Proc. beträgt. Aehnlich verhalten sich die meisten verholzten Fasern, jedoch sind bei *Cocos nucifera*, *Caryota urens* (Sonntag), sowie bei *Agave americana* (Schwendener) auch solche gefunden, die eine Dehnung bis zu 20 Proc. gestatten. Weiter ist bei den verkorkten Häuten gewöhnlich nur eine Verlängerung um 1—2 Proc., bei *Prunus* aber um 10—12 Proc. zulässig<sup>5)</sup>. Mit dem Kork stimmen so ziemlich die Elasticitäts-

1) Stahl, Regenfall u. Blattgestalt 1893, p. 149, 170 etc.

2) Wiesner, Annal. d. jardin. botan. d. Buitenzorg 1897, Bd. 14, p. 283 ff.

3) Näheres bei G. Haberlandt, Physiol. Anatomie 1896, II. Aufl., p. 143, 121. Vgl. ferner Th. v. Weinzierl, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1877, Bd. 76, Abth. 1, p. 411; P. Sonntag, Landwirth. Jahrb. 1892, Bd. 21, p. 839; Schwendener, Bericht d. Botan. Gesellsch. 1894, p. 243; H. Schellenberg, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 240.

4) Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 106. Die hohe Dehnbarkeit dieser Filamente kannte schon Covolo 1764. Vgl. Pfeffer, l. c. p. 81.

5) Schwendener, Die Schutzscheiden u. ihre Verstärkungen 1882, p. 40; Haberlandt l. c. p. 121.



verhältnisse der Cuticula überein, die in dem Staubfaden der Cynareen voraussichtlich eine ebenso hohe elastische Dehnbarkeit erreicht wie die Cellulosewandung in der Epidermis.

Die sehr verschiedene Quellungsfähigkeit u. s. w. lehrt ebenso, dass mit demselben Materiale Bauwerke und Wandungen von sehr verschiedener physikalischer Qualität herstellbar sind. Wenn also die verholzten Membranen nicht so weit gehende Extreme darbieten, als die Cellulosemembranen, so hängt das wohl damit zusammen, dass jene keine so mannigfaltige Verwendung finden und nur in ausgewachsenen Organen auftreten. Uebrigens ist die Bedeutung der Verholzung noch nicht aufgeklärt. Denn durch diese wird die Cohäsion und Elasticität nicht gesteigert, ja theilweise sogar ein wenig vermindert (Sonntag, Schellenberg); auch ist die Verholzung für die Sistrung des Wachstums nicht nothwendig (II, § 9). Vielleicht ist aber die Verholzung von Nutzen, um die so veränderten Membranen gegen chemische und andere Angriffe widerstandsfähiger zu machen (über Verholzung vgl. I, § 84). Die Bedeutung der Verkorkung und Cuticularisirung ist früher besprochen (I, § 24). Auch ist gelegentlich schon auf die Rolle hingewiesen, welche die Einlagerung von Kieselsäure etc. spielen dürfte (I, § 75). Durch die reichliche Imprägnirung mit Kieselsäure wird die Membran augenscheinlich härter und spröder, ohne dass die Tragfähigkeit gesteigert zu werden scheint (II, § 24)<sup>1)</sup>.

Die besagten Differenzen der Elasticität und Cohäsion finden sich auch bei Membranen von gleichem oder ähnlichem Wassergehalt, der aber die obigen Eigenschaften beeinflusst. Denn es ist selbstverständlich, dass mit der weitgehenden Auseinanderdrängung der festen Substanz die Festigkeit abnimmt, die bekanntlich in gallertartigen Membranen gering ist<sup>2)</sup>. Diese erfahren also durch den Wasserverlust eine erhebliche Steigerung der Zerreißungsfestigkeit, die aber durch Trocknen auch in geringerem Grade in den wasserärmeren und zugfesteren Membranen vergrößert wird<sup>3)</sup>. Gleichzeitig scheint allgemein die Amplitude der elastischen Dehnung abzunehmen und es ist bekannt, dass völlig getrocknete Membranen (abgesehen von den mit Fettsubstanzen imprägnirten) spröde und pulverisirbar sind. Da aber in den lehensthätigen und sogar in den angewelkten Pflanzen die Membranen völlig oder nahezu völlig gequollen sind, so werden wir nur die mit Wasser imbibirten Membranen berücksichtigen.

Bemerkenswerth ist, dass, wenigstens bei den festigenden Zellen, fast sogleich nach Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze, Zerreißung erfolgt, dass also Tragmodul und Festigkeitsmodul nahezu zusammenfallen, während diese z. B. bei Metallen ziemlich weit auseinander liegen (Schmiedeeisen 43 und 41 kg; Stahl 25 und 82 kg pro 4 mm<sup>2</sup>). Dieses Zusammenfallen von Tragmodul und Festigkeitsmodul ist durchaus zweckentsprechend, da zur Erzielung eines stabilen Baues eine Inanspruchnahme über die Elasticitätsgrenze nicht erlaubt ist. Dem-

1) Ueber Härte der Zellhäute siehe E. Ott, Bot. Centralbl. 1900, Bd. 84, p. 291.

2) Siehe z. B. Reinke, Untersuch. über die Quellung 1879, p. 30 (in Hanstein's Botan. Abhandlungen Bd. 4). Vgl. I, § 12.

3) Vgl. Schellenberg, Sonntag, Weinzierl l. c. Es scheint dieses allgemein für quellungsfähige Körper, also auch für die aus dem Thierreich stammenden zu gelten. Nach Weinzierl (l. c. p. 460) ergibt sich für die Zerreißungsfestigkeit bei einem gewissen niederen Wassergehalt ein Maximum.

entsprechend pflegen auch die Membranen der wachsenden Zelle nicht bis zur Elasticitätsgrenze gespannt zu sein (II, § 8, 9). Bei weiterer Dehnung scheinen indess die Membranen der wachsenden Zellen eine gewisse, theilweise sogar eine erhebliche bleibende Verlängerung (plastische Dehnung) zu erfahren. Wenigstens wurde von Ambronn<sup>1)</sup> nachgewiesen, dass die Elasticitätsgrenze des Collenchyms schon durch den Zug von 1—2 kg per 1 mm<sup>2</sup> überschritten wird, während die Zerreiſung erst bei 8—12 kg erfolgt. Auffällig ist, dass nach diesem Forscher bei einer geringeren Belastung die Verlängerung nach einigen Stunden vollendet ist und dann nicht mehr fortschreitet. Jedenfalls verdient dieses Verhalten die vollste Beachtung, da es vielleicht eine Nachwirkung derjenigen vitalen Action ist, durch welche die Cohäsion der wachstumsfähigen Membranen herabgedrückt und dadurch das Flächenwachsthum regulatorisch gelenkt wird (II, § 8). Uebrigens wird eine genaue Bestimmung der Elasticitätsgrenze durch die elastische Nachwirkung erschwert, die in gequollenen Körpern ziemlich ansehnlich zu sein pflägt<sup>2)</sup>.

Die grosse Festigkeit von Balken, Hanfseilen etc. ist allgemein bekannt und wurde aus technischen Rücksichten vielfach geprüft. Jedoch wurde erst in den Untersuchungen Schwendener's und der oben genannten Forscher der wirksame Theil des Querschnitts, also der von der Wandsubstanz eingenommene Theil näher bestimmt. Freilich lieferten auch diese Bestimmungen nur Annäherungswerthe, die aber für die Ableitung der besprochenen Beziehungen ausreichen. Einzelheiten sind in den citirten Schriften zu finden. Als Beispiele für eine weitgehende elastische Dehnbarkeit seien noch genannt die Sporenschläuche von *Ascobolus* und anderen *Ascomyceten* (II, Kap. XII), die Markhyphen von *Usnea barbata*<sup>3)</sup>, die Wandungen der Milchsaftgefäſse<sup>4)</sup>, die Zellwandungen im Schwellparenchym der Früchte von *Impatiens*<sup>5)</sup> (vgl. auch § 48). Auch besitzen die wachsenden Zellwandungen vielfach eine relativ ansehnliche elastische Dehnbarkeit, die also zumeist, jedoch nicht immer mit dem Auswachsen der Membran zunimmt (II, § 47, 8, 9).

Innerhalb der einzelnen Wandung bestehen offenbar vielfach Unterschiede der Elasticitäts- und Cohäsionsverhältnisse. Denn diese sind sicher verschieden in den ungleich wasserreichen und ebenso in den cuticularisirten und nicht cuticularisirten Schichten. Ferner dürften da, wo Quellung, optisches Verhalten u. s. w. Differenzen bieten (I, p. 71), auch die Elasticität und Cohäsion in der Richtung von

1) H. Ambronn, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1879—81, Bd. 12, p. 524; J. Cohn, ebenda 1892, Bd. 24, p. 466; C. Müller, *Bericht d. bot. Gesellsch.* 1890, p. 463; Haberlandt, l. c. p. 439.

2) Reinke, l. c. p. 47; O. Lehmann, *Molekularphysik* 1888, Bd. I, p. 530. — Zwischen Verlängerung und spannendem Gewicht besteht wohl keine genaue Proportionalität. Vermuthlich wird bei Zellwänden zumeist, wie beim thierischen Muskel, mit zunehmender Dehnung derselbe Spannungszuwachs eine etwas geringere Verlängerung bewirken. Vgl. Wertheim, *Annal. d. chim. et d. phys.* 1847, III sér., Bd. 24, p. 396, sowie die Handbücher d. *Thierphysiologie*. Bezüglich der Staubfäden d. *Cynareen*, Pfeffer, l. c. p. 408. Ueber *Kautschuk* vgl. die Handbücher d. *Physik*.

3) Haberlandt, l. c. p. 474.

4) Schwendener, *Sitzungsber. d. Berl. Akad.* 1885, p. 326.

5) Eichholz, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1886, Bd. 17, p. 564. — Einige weitere Beispiele bei Küster, *Sitzungsber. der Berl. Akad.* 1899, p. 825 (*Derbesia*); L. Nicotra, *Sull' elasticita di tensione etc.* 1897—98 (*Sep. a. Rendic. dell' Accademia di Acireale* Bd. 9).

2 oder 3 Achsen ungleich ausfallen. Nach directen Erfahrungen scheinen die elastischen Wandungen in den cylindrischen Zellen des Staubfadens der Cynareen in tangentialer Richtung weniger dehnbar zu sein, als in der Längsrichtung<sup>1)</sup>. Wenigstens spricht hierfür, dass die Zellen ihre cylindrische Form bewahren, während sie durch die steigende Turgorkraft um 20—30 Proc. verlängert werden. Ueber die Conservirung der Cylinderform in wachsenden Zellen siehe II, p. 37.

## § 17. Elasticitäts- und Cohäsionsverhältnisse der Gewebe.

Die Elasticitäts- und Cohäsionsverhältnisse von Geweben werden nicht allein durch die Eigenschaften der Wandungen, sondern auch durch den Turgor, sowie durch die Art und Weise der Verkettung und Gruppierung der aufbauenden Elementarorgane bestimmt (II, § 15). Das ergibt sich schon aus der Erfahrung, dass die dünnwandigen Zellen und ebenso ein aus solchen Zellen gebildetes Gewebe im turgescenten, aber nicht im welken Zustand eine ansehnliche Biegungs- und Druckfestigkeit besitzen. Bei Steigerung des Aussendruckes wird natürlich mehr und mehr Wasser aus den einzelnen Zellen gepresst, die sich somit unter Contraction und Faltung der Wandungen verkleinern, wodurch zugleich die Concentration des Inhalts und die osmotische Gegenleistung zunimmt (I, § 24). Eine solche Compression tritt auch bei der Beugung eines Sprosses einer Wurzel u. s. w. auf der concav werdenden Seite ein und zuweilen, z. B. in den Bewegungsgelenken von Oxalis<sup>2)</sup>, wird durch die active Krümmungsthätigkeit der Pflanze eine sehr weitgehende Zusammenpressung der Zellen bewirkt.

Ein Wasserwechsel erfordert eine gewisse Zeit und damit hängt es theilweise zusammen, dass sich dünnwandige Zellen und Gewebe, ähnlich wie ein Wachsstock, bei langsamem Vorgehen biegsam und plastisch, bei plötzlichem Biegen aber spröde und brüchig erweisen. Diese Sprüdigkeit ist in der That nur im turgescenten Zustand vorhanden, hängt aber doch in hohem Grade auch von der Qualität der Wandungen ab und ist deshalb z. B. nicht in den turgescenten Staubfäden der Cynareen zu finden, die sehr dehnbare (elastische) Zellwandungen besitzen. Mit der Verdickung und Verstärkung der Wandungen tritt dann, wie schon hervorgehoben wurde, die Bedeutung des Turgors in Bezug auf die mechanischen Eigenschaften der Zelle und der Gewebe mehr und mehr zurück. Uebrigens ist die longitudinale Festigung von dem Turgor unabhängig. Indess wird ein turgescenter Spross durch einen geringeren Zug zerissen, als ein welker Spross, weil in jenem die Zellwandungen bereits durch die osmotische Energie erheblich gespannt sind.

Aber schon bei longitudinaler Inanspruchnahme ist die Dehnbarkeit und Elasticität eines Gewebes in hohem Grade von der Vertheilung und Gruppierung der Zellen abhängig. So kann in einem Gewebe, das aus locker verbundenen

1) Pfeffer, *Physiol. Unters.* 1873, p. 110.

2) Pfeffer, *Physiol. Unters.* 1873, p. 70 u. Taf. I, Fig. 5; Druck- u. Arbeitsleist. 1893, p. 407. Vgl. auch II, Kap. XI.

Zellen besteht, die Verlängerung, ähnlich wie in einer aus Kautschukringen bestehenden Kette, zum guten Theil durch eine Formänderung der Zellen und der die Intercellularen umgrenzenden Zellketten herbeigeführt werden. Ist aber ein Gewebe aus cylindrischen Zellen aufgebaut, so wird durch die Verlängerung des Organes auch die Verlängerung der Zellwand bemessen, vorausgesetzt, dass im Inneren keine Verschiebungen und Zerreibungen eintreten<sup>1)</sup>. Muss nun auch das Bestreben dahin gehen, die Eigenschaften aus den bedingenden Factoren zu erklären, so hat man doch die mechanischen und elastischen Eigenschaften eines Complexes zunächst durch die üblichen physikalischen Bezeichnungen zu characterisiren.

Bei Beachtung dieser Verhältnisse, sowie der Qualität und der Dicke der Membranen sind die Erfolge verständlich, die in wachsenden und ausgewachsenen Geweben durch die eigene Turgorkraft, sowie durch Zug, Beugung, Torsion, Erschütterung erzielt werden. Da die Elasticität der Wandungen in der Regel nach der Vollendung des Flächenwachstums zunimmt (durch Verdickung sowie durch Aenderung der Qualität), so ist es verständlich, dass die grösste Turgordehnung, also die ansehnlichste Verkürzung bei Aufhebung des Turgors, häufig in der wachsenden Region zu finden ist (II, § 8, 9).

Auch ist schon mitgetheilt (II, § 16), dass in den ausgewachsenen Zellhäuten Tragmodul und Festigkeitsmodul nahe und gewöhnlich näher gerückt sind, als in den wachsthumfähigen Membranen der embryonalen und jugendlichen Gewebe. In diesen lässt sich desshalb durch Dehnung über die Elasticitätsgrenze leichter eine bleibende (plastische) Verlängerung erzielen. Jedoch sind in den wachsenden Zellen die Wandungen durch die Turgorenergie normalerweise nicht bis zu der Elasticitätsgrenze in Anspruch genommen und ein Wachsen durch plastische Dehnung erfolgt nur insofern und insoweit, als durch die vitale Thätigkeit in regulatorischer Weise für Herabsetzung der Cohäsion gesorgt wird (II, § 8, 9).

An jugendlichen Theilen von Wurzeln, Sprossen, Blättern ist leicht festzustellen, dass eine gewaltsame Beugung nur theilweise wieder ausgeglichen wird und dass sich sogar den an sich spröden jugendlichen Geweben durch allmähliches Vorgehen, ähnlich wie einem Wachsstock oder einem Bleidraht, eine weitgehende Krümmung aufdrängen lässt. Bei völliger Freiheit kann diese Deformation wieder ganz oder theilweise ausgeglichen werden, während sie fixirt wird, wenn der Spross während des Ueberganges in Dauergewebe in der gekrümmten Lage festgehalten ist. Dass sich auf diese Weise die habituelle Gestaltung der Bäume und Sträucher in der mannigfachsten Weise modificiren lässt, ist in der gärtnerischen Praxis seit langer Zeit bekannt.

Aus diesen plastischen Eigenschaften, die näher von Sachs<sup>2)</sup> und de Vries<sup>3)</sup> untersucht wurden, erklärt es sich auch, dass einem Sprosse durch kräftiges Schütteln eine Krümmung in der Richtung der stärksten Ausbiegung aufgedrängt

1) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 404.

2) Sachs, Lehrbuch 1873, III. Aufl., p. 694; Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1873, Bd. I, p. 393.

3) de Vries, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1874, Bd. I, p. 539. Ueber Plasticität der Ranken vgl. Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 489.

wird<sup>1)</sup>. Leichter als der turgescente lässt sich der welke Spross krümmen und z. B. um einen Stab winden. Diese Zwangslage kann dann in dem wieder turgescent gewordenen Spross durch Wachsthum fixirt werden.

**Biegungsfestigkeit und Spannungen.** Durch die Turgorspannung (I, § 24) wird in einer Zelle in analoger Weise Tragfähigkeit und Biegungsfestigkeit erzielt, wie durch das Einpressen von Wasser oder Luft in eine Thierblase oder in einen Kautschukschlauch<sup>2)</sup>. Aber schon unter diesen Verhältnissen bestehen keine einfachen Beziehungen zwischen Dehnkraft (bezw. Spannung der Wandung) und Biegungsfestigkeit. Noch weniger ist dieses in Gewebecomplexen der Fall, in welchen u. a. die Anordnung der Elemente von wesentlicher Bedeutung ist, ebenso wie die Gewebespannung, die sich mit dem Turgescenzustand in verschiedener Weise verändert (vgl. II, p. 74). Es kann also nur von Fall zu Fall entschieden werden, welchen Antheil die einzelnen Factoren an dem Zustandekommen und der Veränderung der Biegungsfestigkeit haben. Die in mechanischer Hinsicht in Betracht kommenden Fundamente sind bei Nägeli und Schwendener (Mikroskop, II. Aufl., p. 404) nachzusehen und bei Schwendener (Das mechanische Princip im Bau der Monocotylen 1874, p. 104) unter Zugrundelegung des durch Achsenkraft gespannten Balkens behandelt. Die ziemlich unklaren Auffassungen Hofmeisters<sup>3)</sup>, in welchen die Bedeutung des Turgors verkannt ist, bedürfen keiner besonderen Widerlegung.

**Die Grösse der Turgordehnung** ist natürlich stets von der Elasticität und Dicke der Membran, sowie von der Höhe des osmotischen Druckes abhängig. Da aber die erzielte tangential Dehnung im umgekehrten Verhältniss zu dem Krümmungsradius steht, so vermögen die dünnwandigen kleinen Zellen einen sehr hohen osmotischen Druck auszuhalten, da die freien Wandstücke immer stark gekrümmt sind (I, p. 424). In einer cylindrischen Zelle wird der durch den osmotischen (hydrostatischen) Druck erzielte Längszug durch die Grösse des Querschnitts bestimmt, nimmt also wie die Fläche des Querschnitts ab<sup>4)</sup>.

Bei Aufhebung des Turgordruckes durch Plasmolyse, Tödtung etc. erfahren die hochelastischen und dicken Wandungen eine nur sehr geringe und oft kaum messbare Verkürzung, während diese in den wachsenden Zellen erheblich, in den Staubfäden der Cynareen sogar sehr ansehnlich ausfällt (II, § 16). In jedem Falle hat aber das zur Wiederverlängerung nothwendige Gewicht dieselbe

1) Hofmeister, Jahrb. f. w. Bot. 1860, Bd. II, p. 237; Prillieux, Annal. d. scienc. naturell. 1868, V. sér., Bd. 9, p. 248; Sachs, Lehrb. III. Aufl., p. 692. Auf diese Weise oder auch durch Erschlaffen kommen offenbar im wesentlichen die Krümmungen zu Stande, die A. Kerner (Schutzmittel d. Pollens 1871, p. 34) beobachtete, als er Blüthenstiele rieb oder erschütterte, sowie diejenigen, welche durch electriche Entladungen erzielt werden (A. v. Humboldt in Jngenhousz, Ernährung d. Pflanzen übers. von Fischer, 1798, p. 42). — Ueber die Abnahme des Querdurchmessers beim Schütteln von Sprossen siehe G. Kraus, Sitzungsber. d. Naturf. Gesell. z. Halle 1884, p. 27. — Natürlich kann die Erschütterung auch Reizwirkungen erzielen, vgl. II, § 35—38.

2) Zur Demonstration benutze ich einen aus einem Netz gebildeten Sack, in welchen einer jener Kautschukballons eingeführt ist, die mit Wasserstoffgas gefüllt als Spielzeug dienen. Beim Einpressen von Luft wird dann der Ballon gegen die widerstandsfähige Sackhülle getrieben, die dadurch in analoger Weise gespannt wird, wie die Zellhaut durch den angepressten Protoplasten.

3) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 268, 273. Vgl. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 447.

4) Pfeffer, Period. Bewegungen d. Blattorgane 1875, p. 444; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 412. Dieses Buch Bd. I, p. 421.

Arbeit zu leisten wie die Turgorkraft und auf diese Weise war es also möglich, die Höhe der Turgorkraft annähernd zu bestimmen (I, p. 126).

Wird die plasmolysirte cylindrische Zelle gewaltsam gedehnt, so verengt sie sich aus den gleichen Gründen wie ein gedehnter Kautschukschlauch. Presst man in einen Kautschukschlauch aber Wasser, so tritt natürlich auch eine Erweiterung ein und es bedarf schon besonderer Einrichtungen, wenn sich der Kautschukschlauch verlängern und die cylindrische Form bewahren soll. Letzteres ist in der That in den Zellen des Staubfadens der Cynareen der Fall, die zugleich ihren Durchmesser nicht wesentlich ändern, während sie durch den ansteigenden Turgor um 10—20 Proc. verlängert werden<sup>1)</sup>. Vermuthlich spielen hierbei die ungleichen Elasticitätsverhältnisse in der Wandung eine Rolle (II, § 16). Je nach der Beschaffenheit und Dehnbarkeit der verschiedenen Wandungen einer Zelle kann es auch dahin kommen, dass bei der Plasmolyse eine Verlängerung der Zelle eintritt (Beispiele II, § 4). Wir können indess auf diese und andere specielle Fälle nicht eingehen. Unter den vielen rein physikalischen Fragen sei auch nur darauf hingewiesen, dass ein Cylinder aus Metall oder aus Kautschuk<sup>2)</sup>, also vermuthlich auch eine cylindrische Zelle, bei der gewaltsamen Dehnung eine geringe Volumzunahme erfährt. Die Senkung des hydrostatischen Druckes, die dadurch bewirkt wird, hat indess wenig Bedeutung, da durch Wasseraufnahme die osmotische Spannung bald wieder hergestellt sein wird.

In der wachsenden Region pflegt, wie aus den Versuchen von de Vries<sup>3)</sup> und Wortmann<sup>4)</sup> bekannt ist, die ansehnlichste Turgordehnung zu bestehen. Jedoch ist die Annahme dieser Autoren irrig, dass die Grösse der Turgordehnung und das Maximum der Zuwachsbewegung immer zusammenfallen, denn eine solche Coincidenz wurde von Schwendener und Krabbe<sup>5)</sup> (ebenfalls bei Blütenpflanzen) öfters nicht gefunden, so auch nicht in dem hier mitgetheilten Versuch, der mit dem auf die Primordialblätter folgenden Sprossende von *Phaseolus multiflorus* angestellt wurde (l. c. p. 354). Aus der Anfangslänge der markirten Zonen, der Zuwachsbewegung in diesen, sowie aus der bei Plasmolyse in 6—10proc. Salzlösung eintretenden Verkürzung, ergeben sich für Zuwachs und Turgordehnung die in den beiden letzten Columnen verzeichneten procentualen Werthe.

Nr. der Zonen von der Spitze ab	Anfangslänge der Zonen	Länge nach 18stündigem Wachsthum	Länge der Zonen nach der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen in 18 Stunden	Contraction der Zonen durch Plasmolyse	Zuwachs in Proc.	Contraction in Proc.
I	44,75	21	49	6,25	2	42	9,5
II	46,25	49	47,75	2,75	4,25	17	6,6
III	45,5	45,5	45,5	0,0	0,0	0,0	0,0
IV	45,25	45,25	45,25	0,0	0,0	0,0	0,0

1) Pfeffer, *Physiol. Unters.* 1873, p. 103.

2) Nägeli u. Schwendener, *Mikroskop* 1877, II. Aufl., p. 399.

3) de Vries, *Unters. ü. d. mechan. Ursachen d. Zellstreckung* 1877. Von diesem Forscher wurden auch (*Arbeit d. Botan. Instituts in Würzburg* 1874, Bd. I, p. 536; 1877, l. c. p. 417) Dehnversuche an turgescen ten u. plasmolysirten Sprossen angestellt. — Näheres über osmotische Druckverhältnisse in Zellen, Plasmolyse etc. Bd. I, § 24. — Zur Messung der durch den osmotischen Druck erzielten Dehnung wurde die Aufhebung des Turgors durch Salzlösungen zuerst angewandt von Dutrochet, *Mém. p. servir à l'histoire d. végétaux et d. animaux*, Brüssel 1837, p. 228. Vgl. auch Pfeffer, *Physiol. Unters.* 1873, p. 440. De Vries (1877, l. c.) wandte die Plasmolyse zuerst an, um in wachsenden Pflanzentheilen die Vertheilung der Turgordehnung zu ermitteln.

4) Wortmann, *Bot. Ztg.* 1889, p. 234. Vgl. Bd. II, p. 34.

5) Schwendener u. Krabbe, *Jahrb. f. w. Bot.* 1893, Bd. 25, p. 323.

Die Turgordehnung beträgt in den Zellen der wachsenden Region gewöhnlich 3—20 Proc.<sup>1)</sup> Jedoch wurde u. a. bei *Spirogyra*<sup>2)</sup> nur eine plasmolytische Verkürzung von 2 Proc. gefunden. Auch ist schon (II, § 8) dargethan, dass die Grösse der Turgordehnung kein Maassstab für die Wachstumsschnelligkeit sein kann.

## Kapitel V.

### Gewebespannung.

#### § 18. Allgemeines.

In den vorausgegangenen Kapiteln wurde bereits der Spannungsverhältnisse gedacht, die in der Zelle (Turgorspannung), in der Zellwand (Schichtenspannung), sowie in den Geweben (Gewebespannung) zur Ausbildung kommen. Insbesondere ist das Wesen und die Bedeutung der Turgorspannung genugsam behandelt. Wir hörten aber auch, dass in den Geweben durch die ungleiche Wachstumsthätigkeit der Zellen und Zellcomplexe Zug- und Druckspannungen entstehen, durch die hinwiederum die Wachstumsthätigkeit beeinflusst und regulirt wird. Bei der Behandlung von Wachstumsvorgängen, Bewegungen und Arbeitsleistungen werden wir auf solche Gewebespannungen und ihre Bedeutung noch vielfach zu sprechen kommen. An dieser Stelle sollen aber einige allgemeine Thatsachen und Erscheinungen kurz besprochen werden.

Die Existenz der Gewebespannung wird durch die Dimensionsänderungen und Krümmungen angezeigt, die bei der partiellen oder totalen Isolirung der Gewebecomplexe eintreten. Wird z. B. von einem jugendlichen Blattstiel (*Rheum*, *Begonia* etc.), von einem jugendlichen Stengel (*Helianthus* etc.) die Epidermis nebst den anstossenden Geweben durch Längsschnitte abgetrennt, so verkürzen sich diese Gewebestreifen um ca. 1—4 Proc., während sich der centrale Gewebecylinder um 2—6 Proc. verlängert. Dieser war demgemäss in dem intacten Sprosse, dessen Länge der Resultante aus den antagonistischen Bestrebungen entspricht, comprimirt, stand also unter Druckspannung (positiver Spannung), während die äusseren Gewebeschichten gedehnt waren, d. h. sich in Zugspannung (negativer Spannung) befanden. In Folge dieser Gewebespannung erfolgt natürlich (siehe Fig. 14) eine nach aussen gerichtete Krümmung, wenn eine dem Sprosse entnommene Längslamelle der Länge nach gespalten wird. Aus gleichen Gründen krümmen sich nach dem Spalten des Blüthenschafes von *Leontodon taraxacum*

1) Nach den cit. Schriften von de Vries, Schwendener u. Krabbe. Vgl. ferner Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1896, p. 306. Für Pilze, Algen etc. finden sich einige Angaben in den II, § 2 u. 3 citirten Schriften, ferner bei E. Laurent, Étude s. l. turgescence chez le *Phycomyces* 1885, p. 42 (Sep. a. Bullet. d. l'Academ. d. Bruxelles, 3. sér., Bd. 10).

2) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistung 1896, p. 386.

die isolirten Längsstreifen nach aussen und es ist allgemein bekannt, dass diese Krümmung nach dem Einlegen in Wasser bis zur spiraligen Einrollung fortschreitet. Uebrigens bedarf es keiner Erörterungen, warum diese Krümmungen eintreten und aus mechanischen Gründen eintreten müssen, und ebenso ist es selbstverständlich, dass aus diesen Krümmungen die Spannungsverhältnisse abgeleitet werden können.

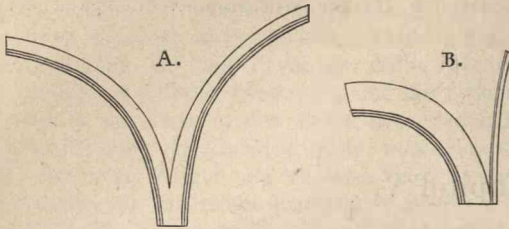


Fig. 14. Mediane Längslamellen aus einem beinahe ausgewachsenen Internodium von *Coleus Blumei*.

Neben der »Längsspannung«, die wir bis dahin in das Auge fassten, wird gewöhnlich auch eine »Querspannung« oder »Tangentialspannung« in einem spezifisch verschiedenen Maasse ausgebildet. Diese Querspannung erreicht z. B. hohe Werthe bei dem secundären Dickenwachsthum, durch das die Rinde passiv gedehnt, also in ähnlicher Weise gespannt wird, wie ein Kautschukschlauch, den man über ein zu weites Rohr zieht. Ein isolirter Rindenring verkürzt sich deshalb in tangentialer Richtung und es bleibt nunmehr ein offener Spalt, wenn man den einseitig aufgeschnittenen Rindenring um den Holzkörper legt (Fig. 15). Da aber der Radialdruck im umgekehrten Verhältniss zum Krümmungsradius steht, so ergiebt sich aus diesem und der Intensität der Tangentialspannung der Druck, mit welchem die negativ gespannte Rinde gegen das Cambium und den Holzkörper wirkt (II, § 35).

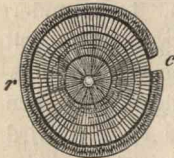


Fig. 15. An einem Internodiumstück aus einem dreijährigen Zweig von *Salix caprea* wurde die Rinde abgeschält und dann wieder um den Holzkörper gelegt.

Durch die Verkürzung oder Verlängerung wird nur der Sinn, nicht aber die Energie der Gewebespannung (die Spannungsintensität) bestimmt, die annähernd durch das Gewicht (Zug oder Druck) bemessen wird, das nöthig ist, um das isolirte Gewebe auf die ursprüngliche Länge zu dehnen, bezw. zu comprimiren. Die Elasticitätsverhältnisse der Wandungen und Gewebe sind aber in hohem Grade verschieden und aus den Mittheilungen in Kap. IV ist z. B. unmittelbar zu entnehmen, dass ein verholztes Gewebe nur in geringem Grade verlängert wird, selbst wenn es durch die Spannungsintensität bis an die Grenze der Tragfähigkeit in Anspruch genommen ist. Dem entsprechen auch die Erfahrungen, die zugleich lehren, dass das Mark und andere parenchymatische etc. Gewebe beim Isoliren zum Theil erhebliche Dimensionsänderungen erfahren. Uebrigens ist schon in II, § 17 hervorgehoben, dass die Elasticitäts- und Cohäsionsverhältnisse der Gewebe nicht allein von den Eigenschaften der Wandungen, sondern auch von anderen Verhältnissen (Form und Verkettung der Zellen, Turgorwechsel etc.) abhängen.

**Die Längsspannung** in turgescenten Stengeln und Blattstielen entspricht zu meist den schon angedeuteten Verhältnissen (Ueber Entwicklung und Veränderung der Spannung vgl. II, § 19). Diese kommen auch in den nachstehenden Zahlenwerthen zum Ausdruck, die von G. Kraus<sup>1)</sup> für die noch wachsenden und aus-

1) G. Kraus, Bot. Ztg. 1867, Anhang Tabelle I. Statt der absoluten Werthe sind die von Sachs (Lehrbuch, IV. Aufl., p. 768) berechneten Procentzahlen angeführt.



gewachsenen Stengelinternodien von *Helianthus tuberosus* ermittelt wurden. Die Messung wurde sogleich nach dem Isoliren der Gewebeschichten, also ohne zuvoriges Einlegen in Wasser ausgeführt. Die Länge des Internodiums ist = 100 gesetzt, die Verlängerung (+) und die Verkürzung (—) sind also in Procenten mitgetheilt. In Columne 2 ist die absolute Länge des Internodiums in mm angegeben.

	Nummer der Internodien I das jüngste	Länge der Internodien mm	Längenänderung der isolirten Gewebe in Proc. des ganzen Internodiums		
			Epidermis	Rinde + Holz	Mark
<i>Helianthus tuberosus</i>	I—IV	35,4	— 4,3	— 1,7	+ 6,8
	V—VI	70,8	— 4,7	0,0	+ 6,6
	VI—VII	113,5	— 0,9	— 0,4	+ 4,4
	VIII	94,3	— 0,5	0,0	+ 3,2

Auch in transversaler Richtung pflegt sich eine negative Spannung der Epidermis auszubilden und zwar auch in Stengeln, Blattstielen u. s. w., die kein secundäres Dickenwachstum ausführen. In diesem Falle wird jedoch nach G. Kraus<sup>1)</sup> an dem losgelösten Rindenring (vgl. Fig. 15, p. 68) eine erhebliche Verkürzung erst beobachtet, nachdem die Verdickung des Internodiums begonnen hat. Diese tangentielle Verkürzung stieg z. B. in den Internodien des Stengels von *Helianthus tuberosus* bis zu 3,4 Proc., um mit höherem Alter wiederum abzunehmen (G. Kraus, l. c. Tab. V, Nr. 12). Allerdings wurde nicht in allen Fällen diese Regelmässigkeit im Entwicklungsgang der Tangentialspannung beobachtet. — Bei verschiedenen Holzpflanzen wurde von Krabbe<sup>2)</sup> nach Beginn des secundären Dickenwachthums an dem losgelösten Rindenring eine tangentielle Verkürzung um 1,5—4,5 Proc. gemessen.

Ähnliche Längsspannungen (und Querspannungen) bestehen auch in dem Grasknoten<sup>3)</sup> sowie in den Bewegungsgelenken der Blätter von *Phaseolus*, *Mimosa* etc.<sup>4)</sup> In der Fig 16 A, die eine mediane Längslamelle aus dem primären Gelenk des Blattes von *Mimosa pudica* vorstellt, zeigt die Krümmung nach dem Spalten an, dass der Holzcylinder *h* negativ, das umgebende Gewebe aber positiv gespannt sind. In diesem Parenchymgewebe ist die Epidermis wiederum negativ gegen das innere Gewebe gespannt, wie sich aus

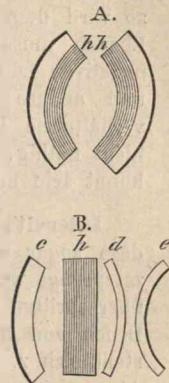


Fig. 16. Die Schnitte sind nach zuvorigem Einlegen in Wasser gezeichnet. (Vergrössert.)

Weitere Messungen z. B. bei Sachs, *Experimentalphysiol.* 1865, p. 468 u. s. w. — Mittheilungen über die Grösse der Krümmung bei Spaltung von Längslamellen (wie in Fig. 44, p. 68) bei Sachs, *Lehrbuch*, IV. Aufl., p. 769.

1) G. Kraus, l. c. p. 107, 115. Vgl. auch Hofmeister, *Pflanzenzelle* 1867, p. 271.

2) G. Krabbe, *Sitzungsber. d. Berlin. Akad.* 1882, p. 1102; *Wachstum des Verdickungsringes* 1884, p. 8.

3) Pfeffer, *Druck- u. Arbeitsleistungen* 1893, p. 400.

4) Millardet, *Nouv. rech. s. l. périodicité d. l. tension* 1869, p. 13; Pfeffer, *Physiol. Unters.* 1873, p. 18 u. *Periodische Bewegungen* 1875, p. 3.

der Krümmung ergibt, die nach der Spaltung der Parenchymlamelle (Fig. 16 B bei *e* und *d*) eintritt.

Die Ausbildung der Gewebespannung ist übrigens nicht an eine ausgeprägte Gewebedifferencirung gebunden. So findet man z. B. in dem Fruchtkörper von Basidiomyceten u. s. w. eine negative Spannung der peripherischen Gewebeschichten<sup>1)</sup>. Mit dem Hinzukommen der Gewebedifferencirung pflegen die Gefässbündel in Zugspannung zu gerathen. Das gilt auch für die Wurzel, in welcher allerdings nur eine schwache Längsspannung ausgebildet wird<sup>2)</sup>. Wenn aber weiterhin durch die Wachstumsthätigkeit des Rindengewebes eine Verkürzung der Wurzel bewirkt wird, dann werden, wie in II, § 4 mitgetheilt ist, die Spannungsverhältnisse umgekehrt, d. h. man findet nunmehr in dem Rindenparenchym eine negative, in dem Gefässbündelcylinder und in der Epidermis eine positive Längsspannung.

Sowie aus den Krümmungen, kann auch aus anderen Formänderungen auf die Vertheilung der Gewebespannung geschlossen werden. So wird z. B. auf einer Querschnittfläche durch das Hervorwölben der positiv gespannten und das Einziehen der negativ gespannten Gewebe eine wellige Oberfläche gebildet. Sehr schön ist dieses an den Grasknoten, an den Blattgelenken von Phaseolus, Mimosa etc., aber z. B. auch an älteren Wurzeln zu sehen<sup>3)</sup>. Bei der Ausgleichung der Längsspannung wird zugleich die Querspannung mehr oder minder modificirt. Denn da mit der Verlängerung des comprimirtten Markes der Durchmesser abnimmt, so wird dem entsprechend der vom Mark ausgehende Radialdruck vermindert. Ebenso muss der Rindendruck abnehmen, wenn durch die Ausgleichung der negativen Längsspannung der Durchmesser des Rindencylinders zunimmt. Diese und andere Verhältnisse sind natürlich bei der Ermittlung der Spannungsverhältnisse in den intacten Organen zu berücksichtigen. Wir haben indess nicht nöthig, auf solche physikalische Probleme einzugehen, die demjenigen bekannt sein müssen, welcher Forschungen auf diesem Gebiete anstellen will<sup>4)</sup>.

**Intensität der Spannung.** Diese erreicht in einzelnen Fällen so hohe Werthe, dass sogar sehr widerstandsfähige Zellwandungen und Gewebe zerrissen oder zersprengt werden (vgl. II, § 9). Aber auch da, wo die Elasticitätsgrenze nicht überschritten wird, entspricht die vorhandene Spannung häufig einem Zug oder Druck von 5—15 Atmosphären und erreicht sogar noch höhere Werthe. So stellt sich z. B. die Tangentialspannung in der Rinde der Bäume häufig auf 10 Atmosphären, denn in den Versuchen von Krabbe<sup>5)</sup> war nicht selten für 1 mm<sup>2</sup> Querschnitt ein Gewicht von 100 g nöthig, um die isolirte Rinde wiederum auf die ursprüngliche Länge zu dehnen. Eine solche Zugkraft ist auch nicht selten nothwendig, um isolirte Längsstreifen von negativ gespannten Geweben auf die

1) Ueber Algen vgl. E. Küster, Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1899, p. 849.

2) Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 435. — Ueber die Spannungen in den unterirdischen Ausläufern von Yucca und Dracaena vgl. Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 770.

3) Vgl. z. B. Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 404; de Vries, Landwirth. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 44; Detlefsen, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1878, Bd. II, p. 38.

4) Verschiedene Probleme sind in klarer Weise auseinander gesetzt bei Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 406, 414.

5) G. Krabbe, Sitzungsber. d. Berlin. Akad. 1882. Vgl. z. B. p. 1116 Vers. 30, wo für 2 mm<sup>2</sup> 200 g nöthig waren.

Länge des intacten Sprosses zu bringen<sup>1)</sup>. Ferner musste N. J. C. Müller<sup>2)</sup> einen Druck von  $13\frac{1}{2}$  Atmosphären anwenden, um das isolirte Mark von Helianthus auf der ursprünglichen Länge zu halten. Ebenso sind z. B. in den Bewegungsgelenken<sup>3)</sup>, in Grasknoten<sup>4)</sup> u. s. w. sehr hohe Spannungsintensitäten ausgebildet.

Diese hohen Spannungen können nicht überraschen, da die wachsenden Organe mit gleicher Energie gegen eine äussere Widerlage wirken (II, § 35). Diese Widerlage bilden in der Pflanze die negativ gespannten Gewebe, auf die also ein Theil oder die gesammte Turgorenergie der positiv gespannten Gewebe übertragen wird<sup>5)</sup>. Eine solche totale Uebertragung kommt z. B. in dem Parenchym der Grasknoten<sup>6)</sup> und in dem Marke von Helianthus tuberosus zu Stande<sup>7)</sup>, während in anderen Fällen die Wandungen der positiv gespannten Gewebe nur theilweise entspannt werden<sup>8)</sup>, so dass nur ein Theil der vorhandenen Turgorenergie gegen die negativ gespannten Gewebe wirksam wird.

**Die historische Entwicklung** unseres Gegenstandes ist wesentlich mit dem Studium gewisser Bewegungsvorgänge verkettet. So wurden von Duhamel<sup>9)</sup> und von Lindsay<sup>10)</sup> die Bedeutung der Gewebespannung für bestimmte Krümmungen erkannt, die natürlich sehr schnell verlaufen können, wenn die zuvor geschaffene Spannung plötzlich in Action tritt. Allgemeine Betrachtungen über Spannungszustände finden sich bei Dutrochet<sup>11)</sup>, der die Turgorspannung und die aus dem Antagonismus von Geweben entspringenden Spannungen unterschied und ferner erkannte, dass Spannungsänderungen und Bewegungen sowohl durch Wachsthum, als auch durch Turgor und durch Imbibitionsänderung in der Wandung zu Stande kommen. Die Auffassungen Dutrochet's sind correcter, als die Ansicht von Hofmeister, welcher die Spannungsursachen wesentlich in den Zellwandungen und in deren Imbibitionszuständen suchte, die Bedeutung des Turgors aber unterschätzte und vielfach verkannte. Dagegen verdanken wir Hofmeister<sup>12)</sup> werthvolle Aufschlüsse über das Vorkommen der Gewebespannung (auch der Schichtenspannung) und deren Ausbildung mit der Entwicklung der

1) Einige Versuche wurden bereits von Hofmeister angestellt (Pflanzenzelle 1867, p. 276; Flora 1862, p. 150). — Bei den Versuchen von G. Kraus (Bot. Ztg. 1867, Tab. p. 9) ist die Querschnittsfläche nicht bestimmt. — Zudem hat G. Kraus irrigerweise die Dimensionsänderungen der Gewebe als Maass der Spannungsintensität angesprochen.

2) N. J. C. Müller, Botan. Untersuch. 1872, Bd. I, p. 53.

3) Pfeffer, Die periodisch. Bewegungen d. Blattorgane 1875, p. 105, 111. Vgl. II, Kap. XII.

4) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 404.

5) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 426, 400, 380. Vgl. II, § 9. 35.

6) Pfeffer, l. c. p. 400.

7) R. Kolkwitz, Fünfstück's Beiträge z. wiss. Bot. 1897, Bd. I, p. 246. Vgl. II, § 9.

8) Pfeffer, l. c. p. 426, p. 380; Schwendener u. Krabbe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 327; Kolkwitz l. c.

9) Duhamel, De l'exploitation des bois 1764, Bd. II, p. 479.

10) Lindsay, vgl. die Lit. in Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 3.

11) Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 225—235, u. d. folgend. Kap. Theilweise sind die hier mitgetheilten Auffassungen schon seit 1824 in verschiedenen Aufsätzen entwickelt. — Wenig bedeutungsvoll ist eine Arbeit Johnson's (Annal. d. scienc. naturell. 1835, II sér., Bd. 4, p. 321). Zwar wurde von diesem Forscher manches factische Spannungsverhältniss beobachtet, indess der Mechanismus nicht richtig erkannt.

12) Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Botan. 1839, Bd. 2, p. 237; 1863, Bd. 3, p. 81. Flora 1862, p. 497. Pflanzenzelle 1867, p. 267 ff.

Organe. Diese Kenntnisse wurden dann durch Sachs<sup>1)</sup> und namentlich durch G. Kraus<sup>2)</sup> erweitert. Zur Klärung der Sachlage und zur richtigen Auffassung der Spannungen haben besonders die allgemeinen Erörterungen von Nägeli und Schwendener<sup>3)</sup> beigetragen.

### § 19. Entwicklung und Veränderung der Gewebespannung.

Bei der Behandlung des Wachstums ist bereits erörtert, wie und warum sich durch die ungleichen Wachstumsbestrebungen der Zellen und Zellcomplexe Gewebespannungen einstellen und ausbilden (II, § 9). Diese Spannungen können natürlich eine höhere Intensität erst dann erreichen, wenn (mit oder ohne Gewebedifferencirung) Zellen oder Gewebe formirt sind, die einem Zug oder Druck, also der Aussenleistung der schneller wachsenden und positiv gespannten Elemente, einen genügenden Widerstand entgegenzusetzen. Desshalb kommt in dem Urmeristem, in dem Spitzentheil der Wurzel, überhaupt in den plastischen Geweben (II, § 17) keine erhebliche Gewebespannung zu Stande. Diese nimmt aber mit der Gewebedifferencirung in dem Maasse zu, als in den Gefässbündeln u. s. w. Complexe geschaffen werden, die schliesslich ihr Wachsthum einstellen und befähigt sind, die hohen Aussenleistungen der positiv gespannten Gewebe zu tragen, denen durch einen genügenden Widerstand das fernere Wachsthum unmöglich gemacht wird (II, § 9).

Die so erzielten Spannungen erfahren gewöhnlich schon durch die eigene Thätigkeit der Pflanze weitere Veränderungen, die durch Modification des Turgors, durch Absterben von Geweben, durch Verdickung und Elasticitätsänderungen der Zellwand, durch interne Wachsthumsvorgänge u. s. w. bewirkt werden. So verliert z. B. das absterbende Mark seine positive Spannung, und die Zerreibungen bei dem Hohlwerden von Stengeln u. s. w. lehren, dass das Mark oder andere zuvor positiv gespannte Gewebe nunmehr unter Zugspannung stehen (II, § 9). Ferner wird mit dem Beginn des Dickenwachstums die Querspannung verstärkt, und speciell in der Wurzel tritt mit dem Dickenwachsthum in Rinde und Holzkörper eine Umkehrung der bisherigen Längsspannung ein (II, § 4).

In anderen Organen wird die während des Wachstums erworbene Spannung während der ganzen Lebensdauer bewahrt, wie z. B. in den Staubfäden der Cynareen und in den Gelenken von Mimosa, Phaseolus etc. In den meisten Fällen werden aber nach dem Auswachsen die Dimensionsänderungen reducirt, welche die Gewebeschichten bei dem Isoliren ausführen. Hieraus wurde mit Unrecht von G. Kraus (l. c.) gefolgert, dass die Intensität der Längsspannung während des Wachsens ein Maximum erreiche. Denn dasselbe Resultat wird ohne Verminderung der Spannungsintensität auch dann erzielt, wenn die Elasticität und die Dicke der Wandungen zunehmen. Jedoch dürfte, neben diesen Vorgängen in den ausgewachsenen Organen, vielfach eine gewisse Ausgleichung der Spannungen eintreten. Uebrigens ist anzunehmen, dass nicht selten durch eine Be-

1) Sachs, Experimentalphysiol. 1863, p. 465.

2) G. Kraus, Bot. Ztg. 1867, p. 103, u. 1871, p. 367; Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 209.

3) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1867, I. Aufl., 402.

schleunigung des Wachsens transitorisch eine gewisse Steigerung der Spannung verursacht wird<sup>1)</sup>.

Natürlich werden ebenso innerhalb der Wandung Spannungen erzeugt, wenn die Schichten ungleich wachsen oder in verschiedener Weise differencirt werden. Dass beides häufig vorkommt, wurde schon früher erwähnt (II, § 9). Bei dieser Gelegenheit ist auch mitgetheilt, dass nicht selten die Cuticula, überhaupt die äussere Wandschicht im Wachsen zurückbleibt, also negativ gespannt und endlich abgesprengt wird.

Dass die Cuticula negativ gespannt ist, erkennt man an der nach aussen gerichteten Krümmung einer Epidermislamelle aus dem Blatte von *Hyacinthus*, *Agave* etc. Denn diese Krümmung tritt nach dem Einlegen in Wasser auch an denjenigen Stellen ein, an denen allein die Aussenwand der Epidermiszelle vorhanden ist. Ebenso ergibt sich eine negative Spannung der Cuticula aus den Krümmungen, die eintreten, wenn ein Querschnitt aus dem Internodium von *Nitella*, aus einem Pollenkorn etc. einseitig ausgeschnitten wird<sup>2)</sup>. Ferner wird die ungleiche Beschaffenheit und Quellungsfähigkeit durch die Krümmungen, Drehungen u. s. w. angezeigt, die beim Trocknen und Wiederbefeuchten der isolirten Aussenwand der Epidermis, der Moosperistome, der Elateren, der Equisetumsporen etc. eintreten. Einiges über diese Vorgänge, sowie über die Bewegungen, welche durch die Verkettung von ungleich quellenden Zellen und Geweben erzeugt werden, wird in II, Kap. XII mitgetheilt. — Ueber die Spannungen in Stärkekörnern vgl. Nägeli, Die Stärkeköerner 1858, p. 39; Nägeli und Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 430.

**Wachsthum der isolirten Gewebe.** Da sich die Gewebe nach der Isolation gewöhnlich nicht in höchster Turgescenz befinden, so pflegen sie sich nach dem Einlegen in Wasser zunächst noch weiter zu verlängern bzw. zu verkürzen. Nunmehr beginnt in denjenigen positiv gespannten Geweben, die in dem intacten Spross an der Ausführung des angestrebten Wachsthums gehindert waren, eine weitere Wachsthumsthätigkeit, durch die z. B. manche Markeylinder um 40 Proc. verlängert werden<sup>3)</sup>. Wird aber das Wachsen durch Entziehen des Sauerstoffs (Pfeffer II, § 8) oder durch Einlegen in Wasser von 0° (Schwendener und Krabbe)<sup>4)</sup> sistirt, so tritt nur eine geringere Verlängerung ein, die mit der Herstellung der maximalen Turgescenz ihr Ende erreicht. Unter diesen Umständen führt auch der gespaltene Blüthenschaft von *Leontodon taraxacum* eine mässige Krümmung aus, während ohne die Hemmung der Wachsthumsthätigkeit allmählich eine spiralege Einrollung zu Stande kommt.

Es kann nicht überraschen, dass sich, wie Sachs<sup>5)</sup> fand, gewisse Theile des isolirten Markeylinders im dampfgesättigten Raume erheblich verlängern. Denn

1) Ueber die Spannungszustände während der Winterruhe vgl. G. Kraus, Bot. Zeitung 1867, p. 118.

2) Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 82; Pflanzenzelle 1867, p. 267.

3) G. Kraus, Bot. Ztg. 1867, p. 123; N. J. C. Müller, Bot. Unters. 1872, Bd. I, p. 51. — Bei dieser Verlängerung erfahren die Markeylinder von manchen Pflanzen eine geringe Abnahme des Durchmessers (A. Bateson, Annals of Botany 1890—91, Bd. 4, p. 117).

4) Schwendener u. Krabbe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 23, p. 327; Krabbe, ebenda 1896, Bd. 29, p. 450. Vgl. II, § 10.

5) Sachs, Lehrbuch 1874, IV. Aufl., p. 775; Vorlesung. über Pflanzenphysiol. 1887, II. Aufl., p. 584.

einen analogen Vorgang beobachtet man auch an einem in der Luft hängenden Spross, dessen jüngere Theile fortwachsen, indem sie die älteren Theile durch Wasserentziehung zum Welken bringen (I, p. 94).

**Ausseneinflüsse.** So gut wie Wachsthum, Turgor etc. werden auch die Spannungen in wachsenden und ausgewachsenen Organen transitorisch oder permanent modificirt. Es ist indess nicht nöthig, hier auf diese Verhältnisse einzugehen, da wir die zu Grunde liegenden physiologischen Reactionen weiterhin in den Wachstums- und Bewegungsvorgängen zu besprechen haben. Auch genügt ein kurzer Hinweis auf die Erfolge, die bei Variation der Temperatur, des Wassergehaltes etc. in rein physikalischer Weise zu Stande kommen, da sich die Grundzüge zur Beurtheilung dieser Verhältnisse aus dem Mitgetheilten ergeben. Ebenso ist es selbstverständlich, dass sogar bei sehr ansehnlicher Variation der Spannungsintensität ein messbarer Effect dann ausbleiben kann, wenn den Wandungen eine sehr hohe Elasticität zukommt (vgl. II, Kap. XI).

**Wassergehalt.** Da die Wandungen in ungleichem Maasse gedehnt sind, da zudem die Straffheit dünnwandiger Zellen von dem Turgor abhängt (II, § 46—48), so treten mit der Abnahme des Wassergehaltes Verschiebungen und nicht selten sogar Umkehrungen der Spannungsverhältnisse ein. Gleichzeitig ändert sich das Volumen der Pflanzentheile und es kommt, wie G. Kraus<sup>1)</sup> nachwies, eine tägliche Schwellungsperiode in Baumstämmen, Früchten etc. zu Stande, in der unter den üblichen Transpirationsverhältnissen das Minimum des Wassergehaltes und des Volumens in den Tagesstunden eintritt (vgl. I, § 37, 40). Uebrigens beträgt bei Baumstämmen die Variation des Durchmessers meist weniger als 1 Proc.

Erst bei weitergehendem Wasserverlust wird den Wandungen Imbibitionswasser entzogen und dadurch eine Volumverminderung bewirkt, die in dem Holze, selbst bei völligem Austrocknen, nur eine Verkürzung um 0,4—2 Proc. hervorruft<sup>2)</sup>, in stark gequollenen Wandungen (I, § 42) aber viel ansehnlicher ausfallen kann<sup>3)</sup>. Auf diese Weise werden durch die sehr hohe Quellungsenergie (I, § 42) Spannungsintensitäten erzielt, die sogar zum Zerreißen des Holzes führen können.

**Temperatur.** Während die Ausdehnung der festen und flüssigen Körper, sowie die Veränderung des osmotischen Druckes durch die Temperatur (I, p. 120) nicht sehr in das Gewicht fallen<sup>4)</sup>, kann durch die Eisbildung in der Pflanze eine weitgehende Erschlaffung erzielt werden (II, § 67). Durch ein solches Welken

1) G. Kraus, Die tägliche Schwellungsperiode d. Pflanze 1884 (Separat. a. Abhandlg. d. Naturf. Gesellsch. zu Halle, Bd. 45) und Annal. d. Jardin Bot. d. Buitenzorg 1895, Bd. 42, p. 210. Vgl. ferner P. Kaiser, Die tägliche Periodicität d. Baumstämme, Halle 1879; Reuss, Bot. Centralbl. 1893, Bd. 55, p. 348; J. Friedrich, Bot. Ztg. 1897, p. 369; Fr. Darwin, Annals of Botany 1893, Bd. 7, p. 485 (Früchte). — Dass die Stämme bei Wasserzufuhr an Umfang zunehmen, wurde schon festgestellt von Hales, Statik d. Gewächse 1748, p. 74; Duhamel, De l'exploitation des bois 1764, Bd. I, p. 334. — Ueber Jahresringe u. Rindendruck siehe II, § 35.

2) R. Hildebrand, Annal. d. Physik u. Chemie 1888, N. F. Bd. 34, p. 395. Nach Villari (ebenda 1868, Bd. 433, p. 442, 447) ist die Verlängerung in radialer Richtung viel ansehnlicher als in longitudinaler Richtung. Nach diesem Forscher gilt dasselbe für die Ausdehnung des Holzes durch Wärme. Weitere Lit. bei Nördlinger, Die technischen Eigenschaften d. Holzes 1860; Hartig, Holz d. Nadelbäume 1885, p. 404; Kitao, Bullet. of imp. univers. College of Agriculture of Tokio 1898, Bd. III, p. 299 u. s. w.

3) Ueber hyroskopische Bewegungen vgl. II, Kap. XII.

4) Vgl. True, Annals of Botany 1895, Bd. 9, p. 399.

werden demgemäss bei genügender Kälte Stellungsänderungen bewirkt, die sogar bei Holzpflanzen zu einer ansehnlichen Senkung der Aeste führen können<sup>1)</sup>.

Andererseits kommen aber auch durch physiologische Reactionen, als Folge der Verschiebung des Turgors oder der Wachsthumsthätigkeit, ansehnliche Krümmungen und Stellungsänderungen zu Stande (II, Kap. XII). Auf diese Weise wird vermuthlich bei verschiedenen Pflanzen bei Erniedrigung der Temperatur ebensowohl eine Abnahme als eine Zunahme der Turgorspannung vorkommen und es ist möglich, dass die Senkungen und Erschlaffungen, die zum Theil ohne Eisbildung und sogar schon bei  $+1-2^{\circ}$  C. beobachtet wurden, als Folge einer physiologischen Depression des Turgors entstanden. Jedoch fehlen in dieser Hinsicht kritische Untersuchungen, und jedenfalls tritt eine solche physiologische Depression nicht allgemein bei einer Erniedrigung der Temperatur bis zu dem Gefrierpunkt ein<sup>2)</sup>.

Die hohen Spannungen, die bei starkem Froste zur Bildung von Frostrissen führen, werden nicht allein durch die Contraction in Folge der Temperaturniedrigung, sondern auch durch die Herabsetzung des Quellungszustandes erzielt, die in Folge der Wasserentziehung durch die Eisbildung zu Stande kommt<sup>3)</sup>.

Die anderweitigen physiologischen Reactionen, z. B. die Spannungsänderungen beim Etioliren (II, § 24) oder in den durch den Lichtwechsel u. s. w. erzielten Bewegungen (II, Kap. XII) finden bei Behandlung dieser Vorgänge Berücksichtigung.

1) H. R. Göppert, Wärmeentwicklung 1830, p. 112; Gefrieren u. Erfrieren 1883, p. 40; Hofmeister, Zelle 1867, p. 279; Moll, Influence d. l. gelée s. l. plantes toujours vertes 1880, p. 9. (Separatabz. aus Archiv. Néerlandaises, Bd. 9.) Vgl. ferner Wille, Bot. Centralbl. 1884, Bd. 13, p. 220; Johow, Bot. Jahrb. 1888, p. 525; Vöchting, Berichte d. Botan. Gesellsch. 1898, p. 51; Geleznow, Rech. s. l. quant. et l. répartition. d. l'eau d. l. tige d. plant. ligneuses. Mélang. biol. t. d. Bullet. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg 1872, Bd. 9, p. 667. Aeltere Literatur ist hier citirt. Vgl. auch Bot. Ztg. 1867, p. 383.

2) Vgl. Bd. I, p. 120. Da sich bei Abkühlung auf  $0^{\circ}$  die sehr dehnbaren Staubfäden der Cynareen (II, § 16 u. Kap. XII) nicht messbar verkürzen und in den Gelenken von Mimosa die Biegungsfähigkeit (II, Kap. XII) nicht sinkt, so findet in diesen Objecten eine ansehnliche Depression des Turgors nicht statt. — Die in der erwähnten Literatur mitgetheilten Beobachtungen sind schon desshalb unzureichend, weil zumeist nicht constatirt ist, ob die Stellungsänderung die Folge einer Erschlaffung war oder ob die Erfolge nicht durch unzureichende Wasserzufuhr erzielt wurden (Physiol. I, p. 213). Auch die Versuche von G. Kraus (Bot. Ztg. 1867, p. 124), nach denen (nach den Dimensionsänderungen beim Isoliren beurtheilt) bei Erniedrigung der Temperatur von  $38$  auf  $14^{\circ}$  nur eine geringe, beim Erniedrigen unter  $+7^{\circ}$  aber eine erhebliche Abnahme der Gewebespannung eintreten soll, bedürfen einer näheren Aufklärung. — Durch die Versuche von Krabbe (Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 447) ist in Wirklichkeit nicht erwiesen, dass bei  $0 - +5^{\circ}$  die Wasseraufnahme in die Zelle durch eine physiologische Reaction herabgesetzt wird (Vgl. Bd. I, p. 120, Anmkg. sowie p. 212). Die Ansicht dieses Autors, nach der bei  $0 - +5^{\circ}$  die Plasmahaut eine völlige Ausgleichung des Filtrationsdruckes verhindere, ist nach den in meinem Institut von Herrn Fr. v. Rysselberghe vorgenommenen Untersuchungen unrichtig. Es wird dieses schon dadurch erwiesen, dass die plasmolytische Wirkung einer Lösung bei  $0$  wie bei  $15^{\circ}$  C. denselben Effect (Beginn d. Plasmolyse) hervorruft.

3) Vgl. II, § 68. Thatsachen z. B. bei Göppert, Erfrieren d. Pflanzen 1883, p. 44; H. Müller-Thurgau, Landwirth. Jahrb. 1886, Bd. 15, p. 483; Th. Hartig, Forstlich-naturwiss. Zeitschrift 1894, p. 255; Frank, Krankheiten d. Pflanzen, II. Aufl. 1895, Bd. I, p. 210. — Duhamel (De l'exploitation d. bois 1764, Bd. I, p. 324) bestimmte schon die geringe Abnahme des Umfangs beim Gefrieren.

## Kapitel VI.

# Die Beeinflussung der Wachstumsthätigkeit durch die Aussenbedingungen.

### Abschnitt I.

### Allgemeines.

#### § 20. Die formalen Bedingungen.

Wie schon in der Einleitung (I, Kap. I) in allgemeinen Zügen dargelegt wurde, bedarf es zur Entfaltung der Lebensthätigkeit immer des Zusammenwirkens verschiedener äusserer Factoren, durch deren Ausmaass demgemäss die Wachstumsthätigkeit und die Entwicklung der Pflanze zeitlich geregelt sowie in formaler Hinsicht mehr oder minder modificirt wird. Zu den unter allen Umständen unerlässlichen Bedingungen gehört die Gewinnung derjenigen Nährstoffe, die für den in Bd. I besprochenen Bau- und Betriebsstoffwechsel nothwendig sind, der aber, sowie das Wachstum, nur vor sich geht, sofern Wasser und Wärme in zureichendem Maasse geboten sind. Dagegen ist das Licht zwar für die grünen Pflanzen, jedoch nicht für alle Organe dieser und ferner nicht für diejenigen chlorophyllfreien Pflanzen nothwendig, die in vollkommener Dunkelheit dauernd gedeihen. Ferner haben wir bereits als Beispiele von specifisch verschiedenen Eigenschaften und Bedürfnissen kennen gelernt, dass der freie Sauerstoff, sowie das Calcium nicht für alle Organismen nothwendig sind (I, § 94, 73), dass gewisse Kohlenstoffverbindungen nur für gewisse Pflanzen eine zureichende Nahrung abgeben (I, § 67). Zudem stellen die verschiedenen Pflanzen in quantitativer Hinsicht an Temperatur, Nahrung, Licht, überhaupt in Bezug auf die allgemein und nicht allgemein nothwendigen Factoren verschiedene Ansprüche.

Die Lebens- und Wachstumsthätigkeit wird ferner durch Eingriffe beeinflusst, die zum Gedeihen nicht nothwendig sind, und zwar auch durch solche, die unter den natürlichen Verhältnissen nicht vorkommen. So gehört zu den formalen Lebensbedingungen auch das Fehlen von Giften und anderen Agentien, durch die das Leben vernichtet wird. Bei genügender Abschwächung der Einwirkung eines solchen Agens wird ein langsames und kümmerliches Gedeihen ermöglicht. Da aber durch den benachtheiligenden Eingriff in dem Organismus Gegenreactionen hervorgerufen werden, so ist bei richtiger Verminderung des schädigenden Eingriffes im allgemeinen eine Beschleunigung der Stoffwechsellthätigkeit (I, § 104) und vielfach auch der Wachstums- und Bewegungsthätigkeit zu bemerken (Bspl. u. a. in II, § 30, 36). Das macht sich in Verbindung



mit einer besonderen formativen Thätigkeit auch in den durch Verletzung veranlassten Reactionen bemerklich (II, § 38). Diese, sowie die heliotropischen, geotropischen, nyctitropischen etc. Reactionen sind zwar für den Organismus, da, wo es darauf ankommt, von wesentlicher Bedeutung, jedoch ist die Inanspruchnahme dieser und mancher anderer Fähigkeiten, sind also die bezüglichen äusseren Eingriffe nicht unbedingt nothwendig, da die Pflanze auch gedeiht, wenn Verletzungen vermieden sind oder wenn sie nicht genöthigt ist, durch ihre Reizbewegungen die richtige Lage oder den Schutz ihrer Organe herzustellen. Thatsächlich vermag wohl ein jedes äusseres Agens bei genügender Intensität irgend einen Einfluss auf die Thätigkeit des Organismus auszuüben und irgend ein Effect dürfte auch noch durch magnetische Wirkung (sicher wenigstens indirect) zu erreichen sein (vgl. II, § 28).

In jedem Falle ist aber, wie wir bereits in Bezug auf die unentbehrlichen Elementarstoffe hörten (I, § 73), das Zusammenwirken der verschiedenen Factoren nothwendig und entscheidend. Deshalb tritt schon Hemmung und Stillstand des Wachsens ein, wenn nur die Temperatur oder nur der Wassergehalt abnimmt. Ebenso kann man im Frühjahr sehen, dass eine kräftige Entwicklung der Vegetation erst mit der Zunahme der Temperatur beginnt, obgleich zuvor alle übrigen Bedingungen geboten wurden.

Der Erfolg hängt eben immer von der jeweiligen Receptions- und Actionsfähigkeit, oder wie man auch sagen kann, von der herrschenden Stimmung ab (I, § 3). Weil sich diese mit dem Wassergehalt, mit der Nahrungsmenge, überhaupt durch die verschiedensten Ausseneinflüsse ändert, so hat z. B. die Variation der Temperatur mindestens in quantitativer Hinsicht nicht denselben physiologischen Effect auf die welke und auf die turgescente, auf die gut ernährte und auf die hungernde Pflanze. Uebrigens bieten viele Reizbewegungen sehr anschauliche Beispiele dafür, dass durch die Modification der Stimmung der Reactions-erfolg weitgehend verändert und sogar umgekehrt wird (I, § 3; II, Kap. XI—XIII). Deshalb hat die empirische Bestimmung des Verhältnisses zwischen der Variation eines Factors und der physiologischen Reaction zunächst nur für eine bestimmte Combination der übrigen Factoren Giltigkeit, und aus der Kenntniss eines solchen Verhältnisses für zwei verschiedene Factoren lässt sich nicht immer der Erfolg voraussagen, der bei gleichzeitiger Veränderung dieser beiden Aussenbedingungen eintritt.

Eine Veränderung und ein Stillstand des Wachsens muss schon dann zu Stande kommen, wenn durch die Aussenbedingungen nur eine der verschiedenen Partialfunctionen genügend alterirt wird, aus deren Zusammengreifen die Wachstumsthätigkeit resultirt (II, § 7). In der That bewirkt eine Erhöhung der Temperatur über das Optimum die Verlangsamung und endlich den Stillstand des Wachstums, obgleich die Athmungsthätigkeit erheblich gesteigert wird (I, § 104), und in den Aeroben ist noch ein lebhafter Stoffumsatz thätig, nachdem durch die Entziehung des Sauerstoffs das Wachsthum sistirt ist (I, § 99). Dieses wird auch nicht durch eine mässige Chloroformwirkung aufgehoben, durch welche verschiedene Bewegungsvorgänge in Organen und im Protoplasten ausgeschaltet werden. Ein völliges Erlöschen aller physiologischer Thätigkeit wird in der Pflanze vielleicht nur durch eine sehr tiefe Temperatur und ausserdem durch das Austrocknen bewirkt (II, § 64).

Zur Kennzeichnung des bewirkenden äusseren Agens pflegt man von Wärmestarre, Kältestarre, Trockenstarre zu reden, während man mit Sachs<sup>1)</sup> durch Thermotonus, Phototonus etc. ein Agens namhaft macht, das zur Herstellung und Erhaltung des actionsfähigen Zustandes nothwendig ist.

Obgleich das Wachstum immer von dem Zusammengreifen verschiedener Factoren abhängt, verfährt man doch methodisch correct, wenn man zunächst bei Constanz aller übrigen Factoren den Einfluss untersucht, den die Variation eines der äusseren Factoren zur Folge hat. Sofern dieser Factor unentbehrlich ist, andererseits aber bei einer zu intensiven Einwirkung die Pflanze schädigt (was bei Temperatur, Sauerstoff, Concentration der Nährlösung etc. zutrifft), ist Wachstum nur zwischen den beiden specifisch verschiedenen Grenzwerten, dem Minimum und dem Maximum möglich. Mit dem Ueberschreiten des Minimums der Temperatur, des Nährstoffes etc. steigt aber bekanntlich die Wachstumsthätigkeit, um nach Erreichung eines verschieden gelegenen Maximalwerthes, dem Optimum, bis zu dem oberen Grenzwerte, dem Maximum, abzunehmen.

Ein derartiger Verlauf der Curve ergibt sich übrigens auch für einen nicht nothwendigen Eingriff, der zunächst in der schon erwähnten Weise eine Beschleunigungsreaction hervorruft, die erst bei einer gewissen Intensität der Einwirkung (nach Ueberschreitung der Schwelle) merklich, mit steigender Intensität aber endlich wieder verlangsamt wird. Ueberhaupt wird die graphische Darstellung der meisten physiologischen Reactionen in der Hauptsache eine analoge Curve liefern, in der indess die Cardinalpuncte für die verschiedenen Partialfunctionen, sowie für die verschiedenen Agentien theilweise sogar eine recht verschiedene Lage einnehmen. Indess muss sich nicht gerade in allen Fällen und in allen Partialfunctionen ein ausgesprochenes Optimum einstellen. Dieses fehlt z. B. in der Athmungscurve, die mit der Temperatur bis zum Eintritt der Schädigung ansteigt, während die Curve der Kohlensäureassimilation unter denselben Umständen ein Optimum zeigt (I, Fig. 50, p. 321)<sup>2)</sup>.

Aus dem Gesagten ergibt sich ohne weiteres, dass die Wachstumscurve keineswegs mit der Curve der Partialfunctionen zusammenfallen muss, von denen z. B. mit steigender Temperatur die Athmungsthätigkeit erst den Höhepunct erreicht, nachdem, in Bezug auf das Wachstum, das Optimum längst überschritten und vielleicht gänzlicher Wachstumsstillstand eingetreten ist. Für das beste Gesamtgedeihen der Pflanze wird aber auch nicht immer am günstigsten diejenige Constellation der Factoren sein, bei welcher die grösste Wachstumsschnelligkeit entwickelt wird. In der That ist bekannt, dass eine üppige vegetative Entwicklung das Blühen verhindert und dass bei gewissen Algen und Pilzen der ganze Entwicklungscyclus, also die Entfaltung der gesammten formativen Fähigkeiten, nur bei einem entsprechenden Wechsel der Aussenbedingungen zu Stande kommt (vgl. II, Kap. IX). Im allgemeinen giebt

<sup>1)</sup> Sachs, Flora 1863, p. 449. Vgl. auch Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 195.

<sup>2)</sup> Vgl. L. Errera, Essais d. philosoph. bot. L'optimum 489; (Sep. a. Rev. d. l'Univers. d. Bruxelles Bd. I). Weiteres über das Verhältniss am Reizzuwachs u. Action sowie über das sog. Weber'sche Gesetz vgl. II, Kap. XI—XIII.

es also für das vortheilhafteste Gedeihen ein »ökologisches Optimum«<sup>1)</sup>, das aber mit der Entwicklung und in Bezug auf die zu erreichenden Ziele und Zwecke Verschiebungen erfährt. Je nachdem der Mensch z. B. als die Hauptaufgabe eines Mucor die Bildung der sporangientragenden Schimmelform oder der gährungsthätigen Hefeform ansieht, werden verschiedene Constellationen als optimal erscheinen. Diese allgemeinen Erörterungen gelten ebenso, wenn alle Factoren bis auf einen constant oder alle variabel sind. Denn auch im ersteren Falle wird je nach dem Ausmaass dieses einen Factors die optimale Leistung in Bezug auf Wachstumsschnelligkeit, Samenproduction etc. zu Stande kommen oder nicht erreicht werden<sup>2)</sup>.

Da die Cardinalpuncte in gewissen Grenzen variiren, so sind sie immer nur bedingungsweise und annähernd bestimmbar. Es folgt das schon daraus, dass das Wachsthum zunächst noch unter Bedingungen fortschreitet, in denen mit der Zeit der Organismus zu Grunde geht. Je nachdem das auf die Dauer zulässige Maximum nur minimal oder erheblicher überschritten wird, tritt z. B. bei Erhöhung der Temperatur in giftigen Lösungen u. s. w. erst nach langer Zeit oder sehr bald der Wachsthumstillstand ein (II, § 63, 64). Ferner wird je nach der Natur der Nährlösung und der Eigenschaften eines temporär anaeroben Organismus das Wachsthum nach Entziehung des Sauerstoffs nur kurze oder lange Zeit fortgesetzt (I, § 405). Auch treten in den lichtbedürftigen Organen zuweilen erst nach einer mehrtägigen Verdunkelung pathologische Störungen der Wachsthumsthätigkeit ein. Diese Fähigkeit des Organismus, extreme Einflüsse während einer gewissen Zeit ohne Schaden zu ertragen, ist für das Gedeihen und für die Erhaltung unter den in der Natur gebotenen Bedingungen von hoher Bedeutung. Ja es würde z. B. speciell eine lichtbedürftige Pflanze bei dem täglichen Beleuchtungswechsel gar nicht existiren können, wenn die Entziehung des Lichtes in kurzer Zeit das Absterben zur Folge hätte.

Von Bedeutung für die Pflanze und für die Lage des Maximums oder Minimums ist ferner die Fähigkeit des Organismus, sich bis zu einem gewissen Grad zu accommodiren. So kann man durch allmähliche Steigerung der Dosis einen Organismus an Giftmengen gewöhnen, die zuvor tödtlich wirkten (II, § 72). Auch vermögen sich Organismen an concentrirtere Lösungen (II, § 33), an zunächst unzulängliche Mengen von Sauerstoff (I, p. 547) und bis zu einem gewissen Grad auch an höhere oder niedere Temperaturen zu accommodiren (II, § 22). Eine Modification der Eigenschaften kann aber auch durch den Complex der übrigen Factoren bewirkt werden. Durch die Veränderung dieser Constellation erfährt desshalb die für ein einzelnes Agens giltige Lage der Cardinalpuncte entweder nur eine minimale oder eine merkliche Verschiebung, die besonders auffällig sich darin kund giebt, dass durch das Austrocknen die Resistenz gegen Temperatur und andere Einflüsse im hohen Grade gesteigert wird (II, § 70).

Aus dem Obigen ergibt sich schon, dass bei der Variation eines Agens der Uebergang in die neue Gleichgewichtslage je nach Umständen schnell oder langsam vollzogen wird und dass demgemäss die Nachwirkung der bisherigen Verhältnisse längere oder kürzere Zeit dauert. Ich erwähne desshalb nur, dass

1) Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 50.

2) Vgl. Wollny, Forschung a. d. Gebiete der Agriculturphysik 1897, Bd. 20, p. 53.

die der veränderten Temperatur entsprechende Wachstumsschnelligkeit meist schnell, das dem Lichtwechsel entsprechende Tempo aber oft langsam angenommen werden. Jedoch wird, wie auch in anderen Fällen, durch einen plötzlichen Wechsel der Temperatur, der Concentration u. s. w. eine gewisse Störung erzielt, die häufig durch eine transitorische Verlangsamung oder Beschleunigung des Wachsens oder durch eine Succession beider Reactionen bemerklich wird. Uebrigens ist es nicht nöthig, in unseren allgemeinen Betrachtungen auf diese und andere Beziehungen, wie z. B. auf die intermittirende Wirkung eines Agens etc. einzugehen, da diese Verhältnisse in principieller Hinsicht schon an anderer Stelle (I, § 3) besprochen und zum Theil auch schon in Obigem gestreift wurden.

Die äusseren Eingriffe kommen aber nicht nur als Bedingungen für die Ermöglichung und Regulirung der angestrebten Wachstumsthätigkeit, sondern unter Umständen auch als Reize in Betracht, durch welche die schlummernde Wachsthumsbefähigung erst erweckt wird. Das geschieht z. B. in den durch Verletzung hervorgerufenen Reactionen (II, § 38), oder bei der frühzeitigen Aufhebung der Winterruhe durch Chloroformiren (II, § 60). Auch bedarf es bestimmter chemischer Reize, um in gewissen Samen und Sporen das Keimen zu veranlassen, und es ist deshalb nicht wunderbar, dass auf die Sporen mancher Schimmelpilze die in der Nährlösung vereinten Stoffe als anregender Reiz wirken (II, § 30). In allen diesen Fällen handelt es sich um die Beseitigung einer Wachstumshemmung, die, ausser durch das selbstregulatorische Walten, auch durch Ausseneinflüsse, bei den Nitrobacterien sogar durch kleine Quantitäten eines zumeist ausgezeichneten Nährstoffes, des Zuckers, verursacht wird (II, § 30).

## § 21. Allgemeines über formative Wirkungen.

Durch die Veränderung der äusseren Einflüsse wird nicht nur die Wachstumsschnelligkeit modificirt, sondern auch die formative Thätigkeit, und zwar in manchen Fällen in sehr auffälliger Weise, beeinflusst. So fallen die Wasser- und Landformen<sup>1)</sup>, ferner die auf den verschiedenen Wirthen entstehenden Generationsabschnitte eines heteröcischen Pilzes theilweise so verschieden aus, dass man ohne Kenntniss des Zusammenhangs verschiedene Arten vor sich zu haben glaubt (vgl. auch I, § 4). Uebrigens wurde schon in § 20 hervorgehoben, dass bei gewissen Pflanzen bestimmte Entwicklungsabschnitte, somit auch die Neubildung und Fortbildung von Organen durch die äusseren Bedingungen ausgeschaltet oder umgekehrt veranlasst werden. Ferner werden bei der Bildung von Gallen, bei der Reaction auf Verwundungen aussergewöhnliche Productionsthätigkeiten entfaltet, die zugleich zeigen, dass ausser diffusen (allseitigen), auch localisirte und einseitige Wirkungen auffallende Erfolge haben können. Das ist auch der Fall, wenn durch die einseitige Wirkung von Licht, Schwerkraft, Feuchtigkeit und anderen Agentien eine asymmetrische Wachstumsthätigkeit hervorgerufen wird, sei es dass diese zu einer dorsiventralen Verdickung, oder Productionsthätigkeit oder zu Krümmungen führen, die vielfach

1) Dahin gehört auch die Sporangien- und Hefeform von *Mucor* etc.

von hoher Bedeutung für die richtige Orientirung der Pflanze und ihrer Organe sind.

Der innere Bau wird natürlich bei der äusseren Ausgestaltung in Mitleidenchaft gezogen, kann aber unter Umständen auch noch nachher gewisse formative Reactionen ausführen<sup>1)</sup>. Das geschieht z. B., wenn in den äusserlich ausgewachsenen Organen durch eine interne Verletzung Wundreactionen hervorgerufen werden, oder wenn durch einen Zug eine Verstärkung der mechanisch wirksamen Wandungen (II, § 36), oder durch Steigerung der Transpiration eine weitere Ausbildung der Cuticula (II, § 34) veranlasst werden. Da aber der Organismus im allgemeinen mit zweckentsprechenden Reactionen antwortet, so ist es ökologisch verständlich, dass nicht selten durch verschiedenartige Ausseninflüsse ein ähnlicher Erfolg bewirkt wird. Das trifft z. B. zu, wenn durch den Mangel an Nahrung oder Wasser, überhaupt durch ungünstige Vegetationsbedingungen die Neigung zur Formation von Dauerzuständen oder Fortpflanzungsmitteln (Sporen, Blüten etc.), also zu Reactionen erweckt wird, die auf Erhaltung und Fortpflanzung der Art berechnet sind. Auch werden die durch verschiedene Reize erzielten tropistischen Bewegungen in gleicher Weise, d. h. durch die Krümmung eines Organes ausgeführt.

In den besprochenen Erfolgen handelt es sich um Reactionen, die in Bezug auf die Aussenbedingungen einen Vortheil gewähren, und im allgemeinen wird man auf eine sichtbare und auffällige formative Aenderung durch ein äusseres Agens gerade dann rechnen dürfen, wenn auf diese Weise ein Vortheil zu gewinnen ist. Dementsprechend werden auch z. B. durch das Licht, dessen Ausnutzung im hohen Maasse von der Lage und der Form der Organe abhängt, sehr auffällige formative Wirkungen hervorgebracht, während die Wärme in dieser Hinsicht wenig wirkungsvoll zu sein pflegt, da, abgesehen von der Erwärmung durch Insolation, keine Form der Organe vermeiden kann, dass die Pflanze endlich die Temperatur der Umgebung annimmt (II, § 22)<sup>2)</sup>.

Alle diese sichtbaren und unsichtbaren Reactionen und Accommodationen gehen aber nur soweit, als es die erblich überkommenen Fähigkeiten gestatten, die bei nicht wenigen Pflanzen allgemein, oder gegenüber einem bestimmten Agens, einen eng begrenzten Spielraum aufzuweisen haben. Diese Pflanzen, die ebenfalls stets berücksichtigt werden müssen, sind also insofern unpractisch ausgestattet, als sie in Verhältnissen, unter denen andere Pflanzen gut gedeihen, kümmerlich fortkommen oder zu Grunde gehen. Da aber solche Pflanzen und ihre Nachkommen seit Jahrtausenden immer wieder unter ungünstige Bedingungen geriethen, so kann man daraus, wie aus anderen Erfahrungen entnehmen, dass nicht eine jede Organisation in gleicher Weise befähigt ist, unter dem Ein-

1) Ueber innere Wachsthumsthätigkeit in äusserlich ausgewachsenen Organen vgl. Bd. II, § 4. — Angaben über die Variation des anatomischen Baues bei mehr oder minder kräftiger oder bei abnormer Entwicklung, also auch bei Beeinflussung der Entwicklung durch Aussenverhältnisse, finden sich mehrfach in anatomischen Schriften. Vgl. P. Schumann, Bot. Centralbl. 1894, Bd. 45, p. 357. Siehe ferner die folgenden Paragraphen dieses Kapitels und die dort citirte Literatur.

2) Bei Bildung von Sporen etc. wirken die Temperaturextreme z. B. durch die Schaffung ungünstiger Bedingungen. Ueber die durch Wärme veranlasste Bewegung, die Schutzbedeutung haben, vgl. II, Kap. XII.

fluss der immer von neuem wiederholten Inanspruchnahme allmählich bestimmte Eigenschaften (Anpassungen) weitgehend auszubilden und in erblicher Weise zu fixiren (vgl. II, Kap. VIII).

In jedem Falle sind aber Wachstum, Gestaltung, Bewegungen physiologische Leistungen, die durch die Eigenthätigkeit des Organismus erzielt werden und die natürlich ebensogut wie die Leistungen in und durch Mechanismen von den äusseren Bedingungen abhängen. Denn in beiden Fällen wird die Betriebsenergie aus der Aussenwelt bezogen, durch die ausserdem in mannigfacher Weise durch einen oder durch einige Eingriffe (Auslösungen, Verstellungen, Umschaltungen etc.) bewirkt werden kann, dass die Betriebsenergie in der ganzen Pflanze oder localisirt in höherem oder geringerem Grade entwickelt oder nutzbar gemacht wird, dass also auch dann, wenn die Betriebsenergie voll zur Verfügung steht, die Gesamthätigkeit oder einzelne der Leistungen des Mechanismus und des Organismus verlangsamt oder zum Stillstand gebracht oder in andere Bahnen gelenkt werden, dass folglich auch bis dahin ruhende potentielle Fähigkeiten in Action treten oder ausgeschaltet werden. Bei richtiger Würdigung dieser Beziehungen ist es selbstverständlich, dass ohne eine genügende Einsicht in die maassgebenden inneren Constellationen (Bau, Verkettungen etc., vgl. I, Kap. I; II, Kap. VII) ein volles causales Verständniss der Thätigkeit und der Leistungen, somit auch der physiologischen Reactionen unmöglich ist.

Somit ist dann, wenn wir von Photomorphose, Chemomorphose etc.<sup>1)</sup> reden, zunächst nur dasjenige äussere Agens gekennzeichnet, dessen Variation zu einer Veränderung der formativen Thätigkeit führt, jedoch (ebenso wie bei dem Heliotropismus) in keiner Weise eine Kenntniss der ersten Wirkung des Agens im Organismus und der sich anschliessenden, zum Ziele führenden physiologischen Vorgänge vorausgesetzt oder gewonnen. Diese physiologische Thätigkeit ist und bleibt das Schaffende und Gestaltende, und folglich sind alle Gestaltungen das Product einer Automorphose, die aber durch den Einfluss von Licht, Schwerkraft etc. (die ja selbst nur veranlassend, aber nicht mechanisch formend wirken) nach Maassgabe der Eigenschaften des Organismus mehr oder minder in andere Bahnen gelenkt wird. Mit diesem kurzen Hinweis dürfen wir es hier bewenden lassen, da die maassgebenden Fundamente allgemein in Bd. I, Kap. I behandelt wurden (vgl. auch II, § 39). Aus dieser allgemeinen Darlegung ist zugleich zu ersehen, dass sehr mannigfache und verwickelte Verhältnisse obwalten, die u. a. dadurch sehr complicirt werden, dass dasselbe Agens auf verschiedene Thätigkeiten und Partialfunctionen influiren kann, dass die Reactionsfähigkeit (Stimmung) des Organismus und seiner Organe selbstthätig und durch die äusseren Bedingungen modificirt wird, und dass der Einfluss nicht auf die direct betroffene Stelle beschränkt bleibt (II, Kap. VII). Ferner ist dargethan, dass zu den formalen Bedingungen ebensowohl die Nahrung, d. h. die Zuführung von Bau-

1) Vgl. Bd. I, p. 20. Da die dort vorgeschlagene Bezeichnung Heteromorphose von Loeb (Unters. z. physiol. Morphol. d. Thiere. I. Heteromorphose 1894, vgl. O. Hertwig, Die Zelle u. d. Gewebe 1898, p. 182) speciell für Ersatzneubildungen an ungewöhnlichen Orten oder in ungewöhnlicher Form verwandt ist, so dürfte es sich empfehlen, als generelle Bezeichnung der formativen Aussenwirkung »Xenomorphose« oder wohl besser Aitiomorphose (ἀίτιος, Anstifter) zu benutzen. Im analogen Sinne sind dann Aitionom, aitiogen, Aitiotropismus, Aitionastie etc. zu gebrauchen.

material und Betriebsenergie zählt, als auch Factoren, die nur bedingend und dirigierend wirken. Zu diesen gehört z. B. die Temperatur, die beim Erwärmen einer kältestarren Pflanze die Entfaltung der Thätigkeit ermöglicht, also nur auslösend wirkt, aber nicht die Energie für die Arbeitsleistungen des Organismus liefert (vgl. II, letztes Kap.).

Wie die verschiedenen Pflanzen besitzen auch die verschiedenen Organe einer Pflanze ein ungleiches Reactionsvermögen, sind also, um mit Sachs<sup>1)</sup> zu reden, anisotrop. Eine Anisotropie wird u. a. durch die ungleiche geotropische Reaction von Stengel und Wurzel, aber ebenso durch das physiologisch verschiedene Verhalten der Ober- und Unterseite dorsiventraler Organe angezeigt. Ueberhaupt ist häufig mit einer wahrnehmbaren morphologischen oder anatomischen Differenz eine physiologische Differenz, also Anisotropie verknüpft, die aber nicht immer durch die sichtbare Structur angezeigt wird.

Sofern Anisotropie vorhanden ist, kann schon durch eine allseitig gleiche Einwirkung (einen diffusen Reiz), an den Polen oder Flanken oder an irgend einer Stelle eines Organes (ebenso einer Zelle), eine ungleiche Reaction verursacht werden, die z. B. bei dorsiventralen Organen durch eine Krümmung, eine einseitige Verdickung oder Productionsthätigkeit bemerklich wird. Um solche und andere Reactionen und Gegensätze an isotropen (physiologisch radiären) Organen hervorzurufen, ist aber eine ungleichmässige Einwirkung (eine localisirte oder einseitige Reizwirkung) nothwendig, durch die dann allerdings in vielen Fällen eine bestimmt gerichtete Krümmung oder eine einseitigwändige Wachstums- und Productionsthätigkeit veranlasst wird. (Vgl. II, Kap. VII, XIII, wo auch die transitorische und permanente Induction von Polarität und Anisotropie behandelt sind.)

Zur näheren Characterisirung der formativen Erfolge sind die in der Morphologie üblichen Bezeichnungen zu benutzen<sup>2)</sup>. Physiologisch werden die einseitige Reize (Orientierungsreize) veranlassenden Krümmungen Tropismen (Geotropismus etc.) genannt (II, Kap. XIII). Die durch diffuse Reize, also vermöge der physiologischen Dorsiventralität erzeugten Krümmungen sollen als Nastien und zur Kennzeichnung der veranlassenden Ursachen, bezw. der im Wachstum geförderten Flanke als Photonastie, Geonastie, Autonastie etc., bezw. als Epinastie, Hyponastie, Paranastie u. s. w. (dgl. Photoepinastie etc.) bezeichnet werden. Bei einseitiger Verdickung durch innere oder äussere Ursachen werden wir von Trophien reden, und wenn man will, kann man Auxesis (Photoauxesis etc.) benutzen, sofern es sich um ein einseitig überwachsendes Auswachsen oder Produciren von Blättern, Wurzeln, Haaren etc. handelt<sup>3)</sup>.

1) Sachs, Arbeit. d. Würzburg. Instituts 1879, Bd. 2, p. 226. Vgl. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 302.

2) Vgl. H. Goebel, Organographie 1898, p. 53; Sachs, Vorlesungen ü. Pflanzenphysiol. 1887, II. Aufl., p. 482.

3) Zuerst wurde von C. Schimper (Bericht d. Naturforschervers. in Göttingen 1854, p. 87, cit. nach Hofmeister, Allg. Morphol. 1868, p. 604) mit Epinastie, Hyponastie das excentrische Dickenwachsthum an Aesten bezeichnet, jedoch werden diese Bezeichnungen seit dem Vorgehen von de Vries (Arbeit. d. Würzb. Instit. 1872, Bd. I, p. 252) zumeist für das ungleichseitige Längenwachsthum gebraucht. In diesem Sinne wurden auch von mir Photonastie etc. (Pflanzenphysiol. I. Aufl., Bd. II, p. 287), von Noll Paranastie (Arbeit. d. Würzb. Instituts 1885, Bd. 3, p. 229) benutzt. Wir werden desshalb für eine

Die mannigfache Reactionsfähigkeit der wachsenden Pflanze bietet für die experimentelle Forschung ein grosses und mit Vorliebe cultivirtes Gebiet. Auch werden mit der einfachen Kenntniss der durch den Wechsel der äusseren Bedingungen erfolgenden Reactionen specifische (complexe) Eigenschaften markirt, auf Grund derer man unter Umständen in einer zunächst befriedigenden Weise (I, § 1) über die Existenzbedingungen urtheilen und die formativen Vorgänge (Gestaltungen, Neubildungen, Generationswechsel etc.) verstehen kann, die von dem Organismus unter dem in der Natur gebotenen Wechsel der Bedingungen ausgeführt werden. Jedoch ist wohl zu beachten, dass mit der Constatirung solcher Beziehungen keine causale Einsicht in die complexen physiologischen Leistungen und Eigenschaften gewonnen ist. Wenn also das Factum des Geschehens zuweilen als eine zureichende physiologische Einsicht behandelt wird, so ist dieses nicht besser, als wenn ein Mensch bei der äusserlichen Controle der Leistungen und der Producte einer Maschine oder einer chemischen Fabrik eine Einsicht in die complicirtesten chemischen und physikalischen Vorgänge und Probleme zu haben glaubt. Wie in diesem Falle wird aber auch in physiologischen Processen das wahre Maass unserer Einsicht nicht durch die practisch gebotene Einführung eines Kunstausdruckes (Terminus) gesteigert, mit dem dann in der Folgezeit leider häufig wie mit einer realen Erklärung operirt wird.

Die unzureichende Einsicht in die Innenvorgänge gestattet leider nicht, im Anschluss an diese (zunächst an die Partialfunctionen), eine übersichtliche Darstellung der Erfahrungen über den Einfluss der äusseren Bedingungen auf die Wachstumsprocesse zu geben. Zu diesem Zwecke dürfte es zur Zeit am zweckmässigsten sein, für die einzelnen wesentlichen Factoren (oder Factorengruppen) die Bedeutung und die Wirkungsweise zu characterisiren. Jedoch werden bestimmte Wirkungen der äusseren Einflüsse erst fernerhin, z. B. in Verbindung mit den inneren Factoren (II, Kap. VII), und bei Besprechung der Krümmungs- und Orientirungsbewegungen behandelt. Natürlich kann es sich stets nur um die Hervorhebung und die Illustrirung der Fundamente handeln, denn ein Eingehen auf alle Einzelfälle und Combinationen ist und bleibt Aufgabe der Disciplinen (specielle Entwicklungsphysiologie, Geographie etc.), die mit Hilfe des physiologischen Rüstzeugs specielle Aufgaben zu lösen haben.

Wie schon an anderer Stelle (I, p. 19) hervorgehoben wurde, lassen sich die mannigfachen Beeinflussungen aus verschiedenen Gesichtspuncten betrachten und demgemäss, je nachdem man den Schwerpunkt auf die Eigenschaften des Organismus, die Art der Einwirkung, die Gestaltung der Reaction, auf die Ziele und Zwecke etc. legt, verschieden rubriciren. Es liegt aber in der Natur der Sache, dass eine übergangsfreie Gruppierung selbst dann ausgeschlossen sein würde, wenn ein vollständiges Causalverständnis zur Verfügung stände, dass es sich also auch derzeit nur um die Aufstellung von Typen handeln kann. Zur richtigen Würdigung eines jeden Einzelfalles ist in erster Linie eine klare Vorstellung über das Wesen des verwickelten Gesamtgetriebes, über die mannigfachen und veränderlichen Verkettungen und Combinationen der an sich variablen Partialfunctionen

---

excentrische Verdickung mit Wiesner (Ber. d. bot. Gesellsch. 1895, p. 485; Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, I, p. 83) »Trophie« anwenden. Man thut wohl gut, diese Bezeichnung nicht mit Wiesner auf die dorsiventrale Productionsthätigkeit (Anisophyllie etc.) auszudehnen, für welche A. Weisse (Ber. d. bot. Ges. 1893, p. 385. Vgl. auch Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 289) »Auxesis« vorschlug. Wir beschränken uns übrigens in diesem Buche aus guten Gründen auf das unentbehrliche Maass von Kunstausdrücken, gehen also auch nicht auf verschiedene Schlagworte ein, die Czapek (l. c. p. 308) vorschlug. — Ueber anderweitige Bezeichnungen vgl. II, Kap. XIII.



nothwendig. Denn ohne das kann ein System mit seinen Kunstaussdrücken sogar gefährlich werden, da, wie die Erfahrung lehrt, minder einsichtsvolle Forscher nicht selten die Hauptaufgabe nicht in der Erfassung des Wesens der Sache, sondern vielmehr in der Einreihung in eine Rubrik des aufgestellten Systems suchen.

In physiologischer Hinsicht kann man, wie sich aus den bisherigen Darlegungen (I, Kap. I; II, § 20, 21. Vgl. II, Kap. XIII) ergibt, in Bezug auf die Allgemeinbedeutung und die Art und Weise der Wirkung der Aussenbedingungen etwa folgende Haupttypen aufstellen:

**I. Mit Rücksicht auf die Allgemeinbedeutung:** A. nothwendige Bedingungen (Hauptbedingungen); B. nicht nothwendige Bedingungen (accessorische Bedingungen, Nebenbedingungen). — Zu den ersteren zählen die formalen Bedingungen, die wieder zerfallen in: a) energetische Factoren, die Betriebsenergie und Baumaterial liefern, und b) veranlassende Factoren (Reize), die nur auslösend wirken (II, p. 82). Diese auslösende Bedeutung kommt in den meisten Fällen den entbehrlichen Factoren zu, die indess energetisch wirken können, wenn sie in den Stoffwechsel gerissen werden oder mechanisch modellirend eingreifen.

**II. In Bezug auf die nothwendigen und entbehrlichen Reizwirkungen und die sichtbaren Erfolge** lassen sich dann folgende Typen unterscheiden: A. Beschleunigungs- und Hemmungsreize (zeitliche Reizwirkungen), sofern nur die Schnelligkeit des Wachstums modificirt wird. Hierher gehören auch die Krümmungen, die durch eine ungleiche Beeinflussung des Wachstums in den antagonistischen Flanken bewirkt werden.

B. Formative oder morphogene Reize, sofern die Gestaltungsthätigkeit in andere Bahnen gelenkt wird, also allgemein oder localisirt eine veränderte Gestaltung herauskommt.

Für die formativen Reize lassen sich dann im näheren folgende Fälle aufstellen: a) Anregungsreize. Es wird einfach die Wachstumsthätigkeit des Ganzen oder einzelner bis dahin ruhender Anlagen veranlasst oder gehemmt. — b) Umgestaltende oder metamorphosirende Reize, sofern allgemein oder an einzelnen Theilen ein umgestaltender Erfolg hervortritt, der bis zur Umwandlung in ein anderes Organ gehen kann. — c) Neubildungsreize. Die Productions-thätigkeit (Neubildungen etc.) wird an bestimmten Stellen (oder überhaupt erst) veranlasst oder unterdrückt. Dabei haben wir Productionen im Auge, die normaler Weise entstehen oder entstehen können. Handelt es sich aber um Producte, die im normalen Entwicklungsgang nicht gebildet werden, so reden wir von d) Fremdbildungsreizen.

**III. Nach der Art und Weise des Auslösungsprocesses** und nach anderweitigen Einwirkungen lassen sich für alle genannten Fälle unterscheiden: A. Directe oder unmittelbare Reize, sofern das Agens direct auslösend wirkt. — B. Stimmungs- oder Umstimmungsreize. Das Agens verschiebt die inneren Dispositionen und erzielt dadurch den Erfolg. — C. Correlative Reize (Reizwirkungen). Der Erfolg kommt dadurch zu Stande, dass gleichzeitig oder allein eine direct nicht betroffene Function oder einige Functionen modificirt, ausgeschaltet, eingeschaltet oder umgeschaltet werden. In Folge der wechselseitigen Verkettungen im Organismus werden übrigens bei einem jeden Eingriff correlative Actionen erweckt (II, Kap. VII), die aber nicht in allen Fällen zu einer auffälligen Beeinflussung der Wachstumsthätigkeit führen.

Bei allen angeführten Typen kann es sich weiter handeln um: a) allseitige, homogene oder diffuse Reize und b) einseitige, richtende oder orientirende Reize. Ferner um a) transitorische Reize und b) um stationäre oder permanente Reize (I, p. 43). Es ist einleuchtend, dass transitorische Reize,

Tabelle II.

Temperatur ° C.	Lupinus albus mm	Pisum sativum mm	Vicia faba mm	Zea Mays mm	Triticum vulgare mm
10,4		5,5			4,6
14,4	9,1	5,0			4,5
17,0	11,0	5,3			6,9
21,4	25,0	25,5	9,3	3,0	41,8
24,5	31,0	30,0	10,1	10,8	59,1
25,1	40,0	27,8	11,2	18,5	59,2
26,6	<b>54,1</b>	<b>53,9</b>	<b>21,5</b>	29,6	86,0
28,5	50,1	40,4	15,3	26,5	73,4
30,2	43,8	38,5	5,6	<b>64,6</b>	<b>104,9</b>
31,1	43,3	38,9	8,0	49,4	91,4
33,6	42,9	8,0		50,2	40,3
36,5	42,6	8,7		20,7	5,4
39,6	6,1			11,2	

Bei gewissen Pflanzen übertreffen die Maxima und Minima die in der Tabelle verzeichneten Extreme 0 und + 75 C. Denn in heißen Quellen Amerikas sollen bis zu einer Wassertemperatur von + 85 C., ja sogar von + 93 C. gewisse niedere Algen gedeihen. An der Nordküste von Spitzbergen<sup>1)</sup> aber, und in anderen arctischen Meeren durchläuft eine immerhin noch ansehnliche Algenvegetation ihre ganze Entwicklung in einem Wasser, dessen Temperatur bis — 1,8 C. sinkt und vielleicht nie 0° überschreitet.

In den Carlsbader Thermen treten nach Cohn<sup>2)</sup> die ersten Oscillarien bei 53,7 C. auf, denen sich dann bei weiterer Abkühlung des Wassers allmählich andere Arten von Oscillarien, sowie Diatomeen und andere Algen beigesellen. In dem Thermalwasser von Bex geht nach Serres<sup>3)</sup> eine Alge bis 57 C. In den heißen Quellen des Yellowstone-Gebietes finden sich aber nach W. H. Weed<sup>4)</sup> Algen bis 85 C. (zwischen 70—85 C. allerdings nur in fließendem Wasser), und am Pluton Creek in Californien nach Brewer<sup>5)</sup> sogar bis 90—93 C. Dagegen vermochte

1) Kjellman, Bot. Ztg. 1875, p. 774. — Ueber die Temperatur in Meeren und Meerestiefen vgl. u. a. Walther, Einleitung i. d. Geologie als historische Wissenschaft 1893/94, Bd. I, p. 47.

2) Cohn, Flora 1862, p. 328. Vgl. auch Hoppe-Seyler, Pflüger's Archiv f. Physiol. 1875, Bd. 11, p. 118. Die ältere Lit. findet sich bei de Candolle, Pflanzenphysiol., übers. von Röper 1835, Bd. 2, p. 662; Ehrenberg, Monatsb. d. Berlin. Akad. 1858, p. 493; Lauder Lindsay, Bot. Ztg. 1861, p. 358; Hoppe-Seyler, l. c. p. 113.

3) Serres, Botan. Centralbl. 1880, p. 257.

4) M. H. Weed, Botan. Centralbl. 1890, Bd. 11, p. 400.

5) Brewer, cit. bei Weed l. c. — Diese und einige andere Angaben für Pflanzen sowie für Thiere sind zusammengestellt bei C. W. Davenport, Archiv f. Entwicklungsmechanik 1895, Bd. II, p. 233.

Tsiklinsky<sup>1)</sup> auf Isehia nur bis zu einer Wassertemperatur von 70 C. die Existenz lebender Bacterienkeime nachzuweisen.

Aus den mir vorliegenden Referaten vermag ich nicht zu ersehen, ob die Algen in den von Weed und Creek angegebenen Temperaturen erwachsen oder nachträglich in dieselben geriethen. Im letzteren Falle könnte sehr wohl in der supramaximalen Temperatur die Lebensfähigkeit längere Zeit erhalten bleiben, sowie dieses z. B. bei den Sporen gewisser Bacterien der Fall ist, die sogar Siedehitze ertragen (II, § 65). Aus diesen und anderen Gründen sind die Mittheilungen über das Wachstum von Organismen in heissen Quellen und noch mehr in einem sich transitorisch erwärmenden Boden (II, § 65) mit Vorsicht aufzunehmen. Wie durch unkritische Temperaturmessungen ein Irrthum entstehen kann, lehrt z. B. die Beobachtung Hoppe-Seyler's, der in den Euganeen die Oberfläche eines Bächleins 44,3—45 C. warm fand, während die tieferen Schichten durch den Zufluss von kühlerem Wasser auf 25,4 C. gehalten wurden und Fischchen beherbergten, die wärmestarr wurden, wenn sie in die warme Oberflächenschicht geriethen.

Keines der bis dahin untersuchten Objecte vermag sich aber sowohl bis zu den höchsten, als auch bis zu den niedersten Extremen zu accommodiren. Denn in der Tabelle liegen für denselben Organismus Maximum und Minimum im höchsten Falle nicht einmal um 50 C. auseinander, während dieser Spielraum oft viel geringer ist und z. B. bei niedriger Lage des Maximums gering sein muss. Das Maximum liegt bei *Hydrurus* unter 16 C., also um 60 C. tiefer, als bei thermophilen Bacterien. Bei diesen Organismen hat auch das Optimum eine hohe Lage, jedoch ist aus der Tabelle zu ersehen, dass das letztere nicht nothwendig eine Verschiebung zu erfahren braucht, wenn das Minimum nur mässig erhöht wird.

In Folge der ungleichen Lage der Cardinalpuncte (vgl. Tab. I) gedeihen gewisse Pflanzen am besten in einer Temperatur, in welcher andere nicht wachsen. Einzelne Arten der thermophilen Bacterien nehmen das Wachstum überhaupt erst in einer Temperatur auf, in welcher die meisten Pflanzen getödtet werden, und wachsen am schnellsten in einer Nährlösung, die so warm ist (60—70 C.), dass man sich die Finger darin gründlich verbrennt. Diesen Organismen, deren Keime in Erde, Schlamm etc. sehr verbreitet sind, wird in der Natur immer nur ausnahmsweise die für die Wachstumsthätigkeit nöthige Temperatur gewährt. Sie sind aber, wie z. B. auch der auf hohe Temperatur gestimmte *Aspergillus fumigatus* (siehe Tab. I), dadurch bedeutungsvoll, dass sie die Zerstörung der organischen Massen fortführen, wenn in Mist etc. die Temperatur durch die Gährthätigkeit anderer Organismen soweit gesteigert wird, dass diese lahm gelegt wird (II, Kap. XVI).

Die extremste Ausbildung der Fähigkeiten finden wir bei Pilzen (incl. Bacterien) und niederen Algen. Indess ist die Mehrzahl von diesen auf ähnliche Temperaturgrenzen angewiesen, wie die höheren Pflanzen. Bei diesen liegen gewöhnlich das Optimum zwischen 24—34 C., das Maximum zwischen 26—46 C., das Minimum zwischen 0—16 C. Letzteres ist nicht selten bei den tropischen Pflanzen etwas höher gerückt, als bei den Pflanzen eines gemässigten Klimas<sup>2)</sup>,

1) P. Tsiklinsky, *Annal. d. l'Institut Pasteur* 1899, Bd. 43, p. 788.

2) Hierauf machte schon aufmerksam de Candolle, *Pflanzenphysiol.*, übers. v. Rüper 1833, Bd. 2, p. 277. Siehe ferner Sachs, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1860, Bd. 2, p. 365; F. Haberlandt, *Wiss.-pract. Unters. a. d. Gebiete d. Pflanzenbaues* 1875, I, p. 117.

in dem es indess, wie die Thermobacterien etc. lehren, ebenfalls Organismen mit einem sehr hohen Temperaturminimum giebt. Andererseits fehlt es nicht an Pflanzen, die eine niedrige Temperatur bedürfen. Dahin gehören Hydrurus, Ulothrix zonata u. s. w., für die es bei uns in den meisten Bächen nur im Frühjahr kühl genug ist, die also während des Sommers durch die ruhenden Sporen erhalten werden<sup>1)</sup>. Wachsen die genannten Algen, sowie ferner z. B. die Alge des rothen Schnees (*Sphaerella nivalis*) bei niedriger Temperatur, so ist doch noch nicht constatirt, ob sie sich, wie die Algen der arctischen Meere, auch dann noch kräftig entwickeln, wenn die Körpertemperatur dauernd auf oder unter 0° gehalten wird. Ausserdem gedeihen viele Frühlings- und Alpenpflanzen in niedriger Temperatur, wie das Wachsen und Blühen von *Helleborus niger*, *Crocus*, *Tussilago farfara*, *Soldanella* u. s. w. im Winter und Frühling lehrt. Bei einigen dieser Pflanzen (*Hydrurus* etc.) scheint in der That die niedere Temperatur für die normale Entwicklung oder doch für gewisse Phasen der Entwicklung nothwendig zu sein, so auch für *Ficaria ranunculoides*, deren oberirdische Theile nach der Entwicklungsthätigkeit im Frühjahre absterben.

In der Natur sind die zur Entwicklung nothwendigen Temperaturverhältnisse nicht ununterbrochen geboten, und eine Pflanze kann sich deshalb auf die Dauer nur dann behaupten, wenn sie die vorkommenden Extreme aushält oder wenn gewisse Organe oder Fortpflanzungsmittel die Erhaltung während der ungünstigen Zeit besorgen (II, § 63, 64). Auf solche Weise überdauern z. B. Pflanzen, die im Winter theilweise oder sogar bis auf die Samen, Sporen etc. erfrieren, und erhalten sich ferner die Thermobacterien, die oft auf lange Zeit in den Starrezustand (Kältestarre) verfallen. Ebenso werden *Hydrurus*, *Ulothrix* etc., deren vegetative Theile schon bei 20—24 C. zu Grunde gehen, während des Sommers durch Sporen conservirt.

Da aber die bei extremer Temperatur wachsenden Organismen in der Natur kaum Concurrenten finden (I, p. 433, 545), so dürften sich in Quellen von mehr als 50 C. mit der Zeit alle diejenigen Organismen eingefunden haben, die unter diesen Bedingungen gedeihen. Aus dem Umstande, dass in dem stets heissen Wasser jeder Organismus nur bis zu einem specifisch verschiedenen Temperaturgrad vordringt, geht in sehr anschaulicher Weise hervor, dass trotz der kontinuierlichen Inanspruchnahme eine höhere Adaption nicht erreichbar war (II, p. 84). Dasselbe lehren auch die Thermobacterien, die in der Natur immer wieder unter das Minimum abgekühlt, also in derselben Weise in Anspruch genommen werden. Uebrigens lässt sich nicht behaupten, dass eine Entwicklung von Organismen bei 100 C. unmöglich ist (vgl. II, § 65). Andererseits dürfte mit dem Gefrieren des umgebenden Mediums die Entwicklung ausgeschlossen sein, obgleich, besonders in sehr kleinen Organismen, erst bei tieferer Temperatur Eisbildung eintritt (II, § 67).

Die Lage der Cardinalpuncte ist aus den schon allgemein angeführten Gründen immer nur annähernd und bedingungsweise zu fixiren (II, p. 79). Die

<sup>1)</sup> Vgl. die in der Tabelle u. p. 95, 96 citirte Lit. Ferner G. Lagerheim, Ber. d. bot. Ges. 1888, p. 73. Uebrigens sind zwar viele, jedoch nicht alle Algen und Wasserpflanzen auf niedrige Temperatur gestimmt. Vgl. u. A. Oltmanns, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 23, p. 358; Noll, Flora 1892, p. 288; Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen 1893, II, p. 246; Kerner, Bot. Ztg. 1873, p. 437.

unsichere Bestimmung von Maximum und Minimum ist schon dadurch bedingt, dass das Wachsthum zunächst noch in einer Temperatur fortschreitet, in welcher nach kürzerer oder längerer Zeit Stillstand oder sogar das Absterben eintritt (II, § 65), in der also die Wachsthumsthätigkeit nicht erweckt werden kann. Diese wird aber, wie auch in anderen Fällen, nur allmählich wieder mit voller Energie aufgenommen, wenn der schon etwas benachtheilgte Organismus in eine günstige Temperatur zurückversetzt wird<sup>1)</sup>. Ohnehin sind immer die jeweiligen Fähigkeiten und Stimmungen entscheidend. Deshalb wird auch der Effect einer Temperaturveränderung mehr oder minder verschieden ausfallen, je nachdem sich die Pflanze, oder ein Organ derselben, in diesem oder jenem Stadium der Entwicklung befinden, oder je nachdem die Stimmung der Pflanze durch die äusseren Bedingungen und die Wirkungszeit dieser modificirt wird.

Als Beispiel für den Einfluss der übrigen Aussenbedingungen seien erwähnt, dass nach Brefeld<sup>2)</sup> der Hut von *Coprinus stercorarius* im Licht bei 12 C., im Dunklen aber erst über 15 C. gebildet wird, dass ferner nach Heald<sup>3)</sup> die Sporen von Farnen im Dunklen zwar nicht bei gewöhnlicher Temperatur, wohl aber bei 32 C. keimen. Ferner kann die Qualität und Quantität der Nahrung Einfluss haben. So fand Thiele<sup>4)</sup> für *Penicillium glaucum* bei Ernährung mit Zucker die obere Wachsthumsgrenze = 34 C., bei Ernährung mit Ameisensäure oder Glycerin = 35—36 C., während bei *Aspergillus* sich gerade umgekehrt die höchste Lage des Maximums bei der günstigsten Ernährung (mit Zucker) ergab. Hinwiederum rückt nach Rabinowitsch<sup>5)</sup> bei den facultativ anaeroben thermophilen Bacterien das Minimum bei Fehlen von Sauerstoff auf 34—44 C., während es sich bei Zutritt von Sauerstoff auf 30 C. stellt.

Durch allmähliche Accommodation kann ebenfalls ein gewisses Hinausrücken des Maximums oder Minimums erzielt werden. Nach Dieudonné<sup>6)</sup> lässt sich das Minimum von *Bacillus anthracis* allmählich von 12—14 C. auf 10 C. bringen. Derselbe Autor konnte durch allmähliche Steigerung der Temperatur und wiederholtes Uimpfen das Maximum des *Bacillus fluorescens* von 35 auf 41,5 C., das des *Bacillus* der rothen Milch von 37 auf 41,5 C. erhöhen, und nach Tsiklinsky<sup>7)</sup> gelingt es, das Maximum des *Bacillus subtilis* im Laufe von 30 Generationen von 50 auf 58 C. zu steigern. Uebrigens scheinen die vorausgegangenen Cultur-

1) Kirchner, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1883, Bd. 3, p. 362; Askenasy, Ber. bot. Gesellsch. 1890, p. 75; Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistung 1893, p. 354; R. H. True, Annals of Bot. 1895, Bd. 9, p. 387; H. Hilbrig, Ueber d. Einfluss supramaximaler Temperatur auf das Wachsthum. Leipziger Dissertation 1900.

2) Brefeld, Botan. Unters. ü. Schimmelpilze 1877, III, p. 93; Fr. Gräntz, Einfluss d. Lichtes a. d. Entwicklung einiger Pilze. Leipziger Dissertation 1898, p. 29.

3) F. de Forest Heald, Gametophytic Regeneration. Leipziger Dissertation 1897, p. 62.

4) R. Thiele, Temperaturgrenzen d. Schimmelpilze. Leipziger Dissertation 1896, p. 36. Vgl. auch dieses Buch Bd. I, p. 373. Offenbar giebt es aber Formen des *Penicillium glaucum*, die ein höheres Maximum besitzen. — Ueber Bacterien vgl. Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 91.

5) L. Rabinowitsch, Zeitschr. f. Hygiene u. Infectionskrankheiten 1895, Bd. 20, p. 459.

6) Dieudonné, Ctrbl. f. Bacteriol. 1894, Bd. 16, p. 965; Biolog. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 109. Einige andere Erfahrungen über Bacterien sind citirt bei Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. I, p. 483. — Ueber Entstehung von resistenten Formen vgl. dieses Buch Kap. VIII.

7) P. Tsiklinsky, Annal. d. l'Institut Pasteur 1899, Bd. 13, p. 793.

bedingungen auch auf das Temperaturbedürfniss der höheren Pflanzen einen gewissen Einfluss ausüben zu können. Wenigstens deuten darauf hin die Erfahrungen, dass das Keimungsminimum der unter verschiedenen Bedingungen erwachsenen Samen etwas verschieden ausfällt<sup>1)</sup>, und dass die Entwicklungszeit merklich abgekürzt ist, wenn der im Norden gereifte Getreidesame bei uns zur Aussaat verwandt wird<sup>2)</sup>.

**Ungleiche Beeinflussung einzelner Wachstumsvorgänge.** Maximum und Minimum scheinen bei niederen Pflanzen für das vegetative Wachsen (V) vielfach weiter hinausgeschoben zu sein, als für die Bildung der Fortpflanzungsorgane. Für beide Prozesse werden z. B. als Grenztemperaturen angegeben: *Vaucheria repens*<sup>3)</sup> V. 0 und 30 C., Zoosporen 3 und 26 C.; *Anixiopsis stercorarius*<sup>4)</sup> V. 3 und 37, Perithezien 8 und 34 C., *Saccharomyces cerevisiae*<sup>5)</sup> V. 0 und 40 C., Sporen 11 und 37 C. Aehnliche Verhältnisse wurden für *Bacillus anthracis, subtilis, tumescens*<sup>6)</sup> gefunden. Eine analoge Beziehung scheint auch mehrfach bei den höheren Pflanzen zu bestehen, die zum Theil nicht zum Blühen kommen, wenn durch Erhöhung der Temperatur das Wachstum der vegetativen Organe sehr gesteigert oder durch Erniedrigung der Temperatur die Entwicklung sehr gehemmt wird<sup>7)</sup>. Uebrigens handelt es sich auch hierbei nur um einen speciellen Fall der ungleichen Beeinflussung der Partialfunctionen, ein Thema, das im Verband mit dem ökologischen Optimum früher (p. 78) allgemein besprochen wurde. Aus diesen Verhältnissen ist auch ohne weiteres zu verstehen, warum die zum Keimen ausreichende Grenztemperatur nicht immer für die weitere Entwicklung genügt<sup>8)</sup>. Andererseits ist möglich, dass die Reizwirkung einer höheren (oder niederen) Temperatur nur nöthig ist, um die Wachstumsthätigkeit in einer Pflanze zu erwecken, die zu ihrer Entwicklung eine geringere Temperatur bedarf. Vielleicht ist das bei *Pilobolus roridus* der Fall, dessen Sporen erst bei 30—35 C. keimen<sup>9)</sup>.

**Formative Erfolge.** Diese fallen ansehnlich aus, wenn es sich, wie im Obigen, um Bildung oder Unterdrückung von Erhaltungs- oder Fortpflanzungsmitteln handelt. Ausserdem macht sich der formative Einfluss der Temperatur zwar ebenfalls,

1) Tietz, Ueber die Keimung einiger Coniferen u. Laubbölzer 1874, p. 29; G. Haberlandt, Schutzzeitschrift d. Keimpflanze 1877, p. 38; N. J. C. Müller, Bot. Unters. 1879, Bd. II, p. 4.

2) F. C. Schiebeler, Bot. Centralbl. 1886, Bd. 28, p. 203. Vgl. Bd. II, § 60.

3) Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 40. Hier sind auch Mittheilungen über einige andere Algen zu finden. Ueber *Saprolegnia* siehe Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 532. Ueber Pilze im allgemeinen Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 134.

4) E. Ch. Hansen, Bot. Ztg. 1897, Orig. p. 429. Ueber andere Pilze vgl. Klebs l. c. 1896, p. 488, l. c. 1900; Bachmann, Bot. Ztg. 1895, p. 430; F. Gräntz, Einfluss d. Lichtes auf die Entwicklung einiger Pilze. Leipzig 1898, p. 53.

5) E. Ch. Hansen, Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet 1888, Bd. 2, Franz. Resumé p. 32. Eine Zusammenstellung für diese und andere *Saccharomyces*-Arten bei Jörgensen, Mikroorganismen d. Gährungsindustrie 1898, IV. Aufl., p. 180, 208. Ueber Bedingungen d. Sporenbildung vgl. auch Beyerinck, Ctrbl. f. Bact. u. Parasitk. II. Abth., 1898, Bd. 4, p. 662.

6) O. Schreiber, Centralbl. f. Bact. 1896, Bd. 20, p. 431. Hier u. bei Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. I, p. 432 weitere Literatur.

7) Möbius, Beitr. z. Lehre v. d. Fortpflanzung d. Gewächse 1897, p. 108 u. die hier citirte Lit.; Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 51. Ueber correlative Wirkungen vgl. II, § 43, 46.

8) Siehe z. B. Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 336 (Samen); Wiesner, Sitzungsbd. d. Wiener Akad. 1873, Bd. 67, Abth. 1, p. 9 (*Penicillium*). Ausserdem Beispiele in den oben citirten Schriften.

9) Brefeld, Bot. Unters. ü. Schimmelpilze 1884, Heft 4, p. 71, 20.

jedoch gewöhnlich nicht allzu auffällig bemerklich. So pflegen die bei niedriger Temperatur erwachsenen grünen Pflanzen gedrungener zu sein<sup>1)</sup>. Jedoch werden auch anderweitige formative Erfolge, u. a. auch in Bezug auf die Wuchsform von Pilzen und Bacterien<sup>2)</sup> beobachtet.

**Bei einem Temperaturwechsel** stellen sich die Pflanzen im allgemeinen ziemlich schnell auf die dem neuen Wärmegrad entsprechende Wachsthumsschnelligkeit ein<sup>3)</sup>. Offenbar fällt also die transitorische Reizwirkung, die bei einem plötzlichen Uebergang wohl nie ganz fehlen wird, zumeist so gering aus, dass sie der Beobachtung entgeht. Dieses ist nicht mehr der Fall bei den thermonastischen Bewegungen von Blüthen, Blättern etc., in welchen durch den Temperaturwechsel eine vorübergehende Wachsthumbschleunigung veranlasst wird<sup>4)</sup>. Auch scheint bei *Vaucheria*, *Oedogonium* etc. der Uebergang von einer zu niedrigen in eine zureichende Temperatur als ein Reiz zu wirken, der die Bildung der Schwärmosporen beschleunigt<sup>5)</sup>. Vielleicht ist auch die Wiederholung eines solchen Wechsels von Bedeutung für die Abkürzung der Winterruhe oder anderer Ruhephasen in der Pflanze (II, § 60). Indess kommt es in den zuletzt genannten und in verschiedenen anderen Fällen weniger oder nicht auf den Uebergangsreiz, sondern auf die Dauerwirkung verschiedener Temperaturgrade an, die für die Erzielung der verschiedenen Generationsabschnitte oder doch für die optimale Leistung nothwendig oder wichtig sein kann. Wirkt aber der Temperaturwechsel den inducirten oder aufgenommenen Bestrebungen entgegen, so kann eine Störung der Wachsthumsthätigkeit nicht überraschen. Hierdurch oder auch durch den Uebergangsreiz kam vermuthlich die Störung zu Stande, die Schreiber<sup>6)</sup> beobachtete, als er den eben ausgekeimten *Bacillus anthracis* von 38 C. auf 18 C. abkühlte.

Da die Pflanze in der Natur immer und oft in sehr erheblichem Grade plötzliche und langsame Temperaturschwankungen durchzumachen hat, so ist

1) Siehe z. B. Kerner, Pflanzenleben 1887, Bd. I, p. 408; Bd. II, p. 497; Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 40. Ueber Keimpflanzen siehe Sachs, Jahresh. d. Agriculturn. 1859—60, p. 98; Bialoblocki, Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 444. Ueber Algenpflanzen etc. vgl. auch dieses Buch II, § 26. Ueber Länge der Streckungszone an Wurzeln, Popovici, Bot. Ctrbl. 1900, Bd. 81, p. 94 u. dieses Buch II, p. 13. Ueber die Abhängigkeit der Saisonformen der Schmetterlinge u. s. w. von der Temperatur vgl. O. Hertwig, Zellen u. Gewebe 1898, p. 120; Standfuss, Biol. Centralbl. 1899, Bd. 19, p. 75.

2) Ueber Essigbacterien siehe E. Ch. Hansen, Meddelelsen fra Carlsberg Laboratoriet 1894, Bd. III, Ref. p. 198; Lafar, Techn. Mykologie 1897, Bd. I, p. 347.

3) Pedersen, Arbeit. d. Bot. Instituts z. Würzburg 1874, Bd. I, p. 563; Askenasy, Ber. bot. Gesellsch. 1890, p. 73; E. Godlewski, Anzeig. d. Akad. d. Wissensch. in Krakau 1890, p. 174; True, Annals of Bot. 1895, Bd. 9, p. 390. Die von Köppen (Wärme und Pflanzenwachsthum 1870; Botan. Jahresber. 1875, p. 778) angenommene transitorische Wachsthumshemmung tritt also nicht ein. Von den schädigenden Temperatur-extremen und deren Folgen wird hier abgesehen. Vgl. II, § 65—68.

4) Vgl. II, Kap. XII. An dieser Stelle ist auch darzuthun, dass der Reiz bei Zunahme der Temperatur anders ausfallen kann, als bei Abnahme der Temperatur. Ueber Einfluss des Temperaturwechsels auf Plasmaströmungen etc. vgl. II, Kap. XV. — (Nach W. Kinzel (Versuchsstat. 1900, Bd. 54, p. 134) wird das Keimen verschiedener Samenarten durch den Temperaturwechsel begünstigt.)

5) Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 49, 269. Bei *Hydrurus* (p. 443) wurde ein solcher Effect nicht beobachtet.

6) O. Schreiber, Centralbl. f. Bacter. 1896, Bd. 20, p. 372.

die schnelle Accommodationsfähigkeit von wesentlicher Bedeutung, womit nicht ausgeschlossen ist, dass für bestimmte Ziele und Zwecke eine besondere Reactionsfähigkeit auf den Temperaturwechsel ausgebildet ist. Ebenso ist es bedeutungsvoll, dass jedes einzelne Organ nach Maassgabe seiner Körpertemperatur wachstumsthätig ist, dass also die ungleich und unbestimmt wechselnde Temperirung der einzelnen Organe zunächst die Gesamthätigkeit nicht stört<sup>1)</sup>. Wenn allerdings einzelne Organe dauernd in ungünstigen Temperaturverhältnissen gehalten werden, dann müssen schliesslich in Folge der wechselseitigen Abhängigkeit auch die übrigen Organe benachtheiligt werden (II, Kap. VII).

Wie früher (II, p. 78) allgemein erörtert wurde, wissen wir bei der Unbekanntschaft mit der Bedeutung und der Beeinflussung der Partialfunctionen z. B. nicht, warum die Wachstumsthätigkeit mit der Ueberschreitung des Optimums verlangsamt wird, obgleich die Athmung (I, p. 572) und ebenso die Molecularbewegung im Inneren noch weiter beschleunigt werden. Es kann also nicht auffallen, dass die graphische Darstellung der Aenderung der Wachstums-schnelligkeit mit der Temperatur nicht immer genau dieselbe und vielleicht auch einmal eine Curve mit 2 Maxima ergibt. Nach den bisherigen Erfahrungen scheint die Curve nach Ueberschreitung des Minimums zunächst langsamer, dann schneller und mit der Annäherung an das Optimum wiederum langsamer zu steigen. Je nach dem Abstand des Optimums von dem Maximum tritt dann ein schnellerer oder langsamerer Abfall der Curve ein.

**Historisches und Methodisches.** Nachdem Lefebure<sup>2)</sup> für die Keimung von Raphanus Minimum und Maximum bestimmt hatte, wurde für verschiedene Keimpflanzen ausser diesen Extremen auch das Optimum von A. P. de Candolle<sup>3)</sup>, sowie von Edwards und Colin<sup>4)</sup> ermittelt. In der Folge wurde dann dieser Gegenstand eingehend von Sachs<sup>5)</sup> studirt, und weiterhin stellten zahlreiche Forscher Versuche mit Keimpflanzen etc., sowie auch mit niederen Organismen an.

Aus den schon angeführten Gründen und wegen der individuellen Differenzen lassen sich für die Cardinalpuncte immer nur annähernde Werthe ermitteln. Die zum Theil erheblichen Abweichungen in den Angaben verschiedener Forscher sind ausserdem auch durch die Methodik bedingt. Denn es wurde zuweilen nur eine gewisse Einengung versucht, oder es war nicht für genügende Constanz der Temperatur gesorgt, oder es wurde von dem einen Forscher der Beginn des Keimens (Sachs), von dem anderen Forscher der Stillstand des Wachsens (de Vries, Kirchner u. s. w.) controlirt. Besonders dann, wenn es sich um den Verfolg aller Phasen handelt, sind begreiflicherweise gute Resultate am leichtesten mit denjenigen Organismen zu erhalten, die ihre Entwicklungsperiode schnell durchlaufen.

So weit die für die Cultur von Bacterien üblichen Thermostaten<sup>6)</sup> benutzbar

1) Vgl. die II, § 59 anzuführenden Beispiele. Ferner Godlewski, Anzeig. d. Akad. d. Wissensch. z. Krakau 1890, p. 472. Ferner dieses Buch I, p. 213.

2) Lefebure, Expér. s. l. germination 1804, p. 424.

3) A. P. de Candolle, Pflanzenphysiol. übers. von Röper 1833, Bd. 2, p. 276.

4) Edwards et Colin, Annal. d. scienc. nat. 1834, II. sér., Bd. I, p. 270; 1836, II. sér., Bd. 5, p. 7.

5) Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 338.

6) Abbildungen in den Preiscuranten der bezüglichen Firmen. Vgl. auch Pfeffer, Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. 1890, Bd. 7, p. 443. — Ein Zimmer mit constant regulirter Temperatur habe ich beschrieben in Ber. d. botan. Gesellsch. 1895, p. 49.



sind, ist es leicht, eine genügend constante Temperatur zu erhalten. Bei lichtbedürftigen Pflanzen erzielt man die beste Temperaturconstanz, indem man in das constant regulirte Wasser eines grossen Aquariums eine abgeschlossene Glocke versenkt, in der sich die Pflanze befindet und durch die ein Strom (trockener) auf gleiche Temperatur gebrachter Luft geleitet wird<sup>1)</sup>. Eine einfache Einrichtung, die (im diffusen Licht) eine Constanz bis zu ca. 1 C. gestattet, ist in Fig. 17 dargestellt.

Für niedrige Temperaturen benutzt man Eisschränke, kühle Räume, durch Eis gekühltes Wasser u. s. w.<sup>2)</sup>, jedoch sind die bisher angewandten automatischen Regulationen nicht besonders leistungsfähig<sup>3)</sup>.

Für die mikroskopische Beobachtung sind verschiedenartige Heitzische und Heizkästen construirt<sup>4)</sup>, die aber zumeist keine sehr exacte Fixirung der Temperatur garantiren. Sehr genaue Resultate erhält man aber z. B. mit dem von mir<sup>5)</sup> angegebenen Objecttisch, bei welchem sich die das Object enthaltende Kammer in constant regulirtem Wasser befindet.

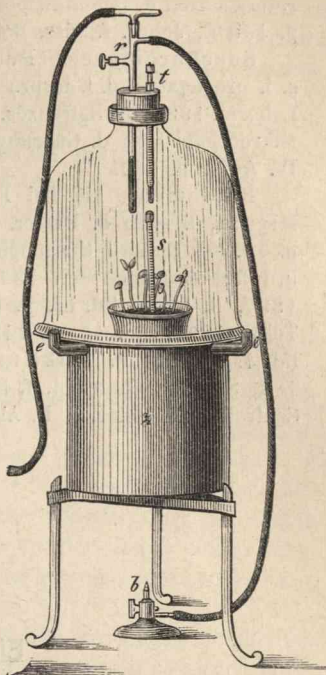


Fig. 17. Das Zinkgefäss *z* ist zwischen der doppelten Wandung mit Wasser gefüllt. Durch den Thermoregulator *r* wird die Flamme und somit die Temperatur des Glockenraumes regulirt. *t* und *s* Thermometer.

**Literatur.** Zur Orientirung sei hier noch auf folgende Schriften hingewiesen, die sich auf Bestimmung der Cardinalpuncte beziehen.

Höhere Pflanzen. Sachs 1860, l. c.; Köppen, Wärme u. Pflanzenwachsthum 1870; de Vries, Matériaux p. l. connaissance de l'influence d. l. température 1870 (Sep. a. Archiv. Néerlandais 1870, Bd. 5); Haberlandt, Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 113 u. Wissensch. pract. Untersuch. a. d. Gebiete des Pflanzenbaues 1875, I, p. 109; Tietz, Keimung einiger Coniferen u. Laubhölzer 1874; Just, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1877, Bd. 2, p. 324; N. J. C. Müller, Bot. Unters. 1879, Bd. II, p. 4; Kirchner, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1883, III, p. 339; Askenasy, Ber. d. bot. Gesellsch. 1890, p. 61. — Tabellarische Zusammenstellung von Thatsachen bei Nobbe, Samenkunde 1876, p. 231; Detmer, Vergl. Physiol. d. Keimungsprocesses 1880, p. 425.

Algen. Oltmanns, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 23, p. 358; Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896 u. d. dort. cit. Lit. — Ferner die p. 88 cit. Lit. über die Flora von Thermen.

1) Ueber eine andere Einrichtung für bestimmte Zwecke vgl. Jost, Bot. Ztg. 1897, p. 23.

2) Uloth (Flora 1871, p. 183; 1875, p. 266) beobachtete, dass Keimwurzeln gewisser Pflanzen auch im Eis wachsen und in diesem vordringen. Letzteres ist mit Rücksicht auf die physikalischen Eigenschaften des Eises und die von wachsenden Pflanzen leistbare Aussenarbeit (II, § 33) wohl zu verstehen.

3) Siehe z. B. Oltmanns, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 362.

4) Siehe z. B. Zimmermann, Das Mikroskop 1893, p. 224; Behrens, Zeitschr. f. wiss. Mikroskop. 1895, Bd. 12, p. 2; R. Kraus, Centralbl. f. Bacteriol. 1898, I. Abth., Bd. 23, p. 46, sowie die Preiscouranten der Lieferanten.

5) Pfeffer, Zeitschr. f. wiss. Mikroskop. 1890, Bd. 7, p. 433.

Pilze. Literaturangaben bei de Bary, Pilze 1884, p. 375, 379; Zopf, Pilze 1890, p. 201. Ausserdem: Cohn, Bericht d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur 1888, p. 150; Schostakowitsch, Flora Egsbd. 1895, p. 369; Thiele, Temperaturgrenzen d. Schimmelpilzes 1896; Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 446 ff.; Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 549; 1900, Bd. 35, p. 80.

Saccharomyces. Pedersen, Réch. s. quelques facteurs qui ont influence s. l. propagation d. l. levure 1878 (Sep.); E. Ch. Hansen, Meddelelser f. Carlsberg Laborat. 1888, Bd. II, französ. Resum. p. 114. Zusammenstellungen bei A. Jörgensen, Mikroorganismen d. Gährungsindustrie 1898; Ad. Mayer, Gährungsschemie 1895, IV. Aufl., p. 150.

Bakterien. Lit. bei Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl. I, p. 132; Migula, System d. Bacter. 1897, I, p. 358; Lafar, Techn. Mykologie 1897, I, p. 70. — Speciell thermophile Bakterien L. Rabinowitsch, Zeitsch. f. Hygiene u. Infectionskrankheiten 1895, Bd. 20, p. 154; Kedzior, Centralbl. f. Bacteriol. 1897, II. Abth., Bd. III, p. 154; M. Miyoshi, Journal of the College of Science Tokyo 1897, Bd. 10, p. 143; O. Laxa, Centrbl. f. Bacteriol. 1898, II. Abth., Bd. 4, p. 362; P. Tsiklinsky, Annal. d. l'Institut Pasteur 1899, Bd. 13, p. 500, 788; Sames, Centralbl. f. Bacteriol. I. Abth. 1900, Bd. 28, p. 444; Michaelis, Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth. 1900, Bd. VI, p. 231.

---

### Abschnitt III.

## Einfluss des Lichtes.

### § 23. Allgemeines.

Diejenigen Bakterien und Pilze, die dauernd in voller Finsterniss leben und gedeihen, lehren, dass das Licht nicht zu den allgemein nothwendigen Aussenbedingungen gehört. Zu diesen zählt aber das Licht bei allen Organismen, die auf die photosynthetische Gewinnung der organischen Nahrung angewiesen sind und die desshalb im tiefen Schatten des Waldes, in einer gewissen Wassertiefe u. s. w. nur kümmerlich oder endlich gar nicht mehr fortkommen. Dass aber, abgesehen von dieser energetischen Bedeutung des Lichtes, die Wachstums- und Gestaltungsthätigkeit gewisser Pflanzen oder bestimmter Organe einer Pflanze in erheblichem Maasse durch die Beleuchtung beeinflusst werden, beweist die abnorme Gestaltung, welche die Sprosse von Keimpflanzen u. s. w. im Dunklen annehmen. Diese Beeinflussung ist indess nicht auf die grünen Pflanzen beschränkt, die im Dunklen zudem durch das Unterbleiben der Chlorophyllbildung ein abnormes Aussehen gewinnen (I, p. 347), sondern findet sich auch bei manchen Pilzen, die bei Lichtmangel gewisse Organe nicht formiren oder sich anderweitig in abnormer Weise gestalten.

Eben weil das Licht nicht, wie ein gewisses Ausmaass der Wärme, eine generelle Lebensbedingung ist, kann auch bei der lichtbedürftigen Pflanze ein Theil der Organe dem Lichte entzogen sein. Thatsächlich entwickeln sich die

Erdwurzeln zumeist im Dunklen und bei dicken oberirdischen Organen gelangt nur wenig Licht zu den inneren Geweben (I, p. 329). In zweckentsprechender Weise ist denn auch eine formative Beeinflussung durch das Licht besonders an solchen Organen zu finden, die zur Ausnutzung der Lichtstrahlen bestimmt sind oder die durch die Lichtreaction da entstehen oder dahin geführt werden, wo sie ihre Functionen (Ausstreuen von Sporen, Fixirung an das Substrat etc.) zu vollbringen haben. Mit Rücksicht auf diese und andere Verhältnisse ist es, wie schon (p. 84) erwähnt wurde, begreiflich, dass im allgemeinen durch das Licht auffälligere formative Reactionen veranlasst werden, als durch die Wärme.

Aus dem normalen Gedeihen in dem täglichen Beleuchtungswechsel ist ferner zu entnehmen, dass durch Verdunkelung nicht, wie durch eine weitgehende Herabsetzung der Wärme, eine Hemmung oder ein Stillstand des Wachstums bewirkt wird. Vielmehr vermag die in Lichtstimmung (Phototonus) versetzte Pflanze nach Entziehung der Beleuchtung normal weiter zu arbeiten, bis endlich bei dauerndem Aufenthalt im Dunkeln Starre eintritt oder die Wachstumsthätigkeit in abnorme Bahnen gelenkt wird. Diesen Verhältnissen, die sich, soweit es sich um Lichtstimmung handelt, auch bei der besten Versorgung mit Nahrung einstellen, kann sich bei den autotrophen Pflanzen, in Folge der Unterbrechung der photosynthetischen Thätigkeit, der Nahrungsmangel mit allen seinen Consequenzen beigesellen. So lange indess die Pflanze (oder ein Organ) sich im wachstumsthätigen Zustand befindet, scheint der Regel nach durch Verdunkelung eine gewisse Beschleunigung, durch Erhellen eine gewisse Verlangsamung der Zuwachsbewegung verursacht zu werden.

Natürlich muss man die verschiedenen Lichtwirkungen auseinanderhalten, die häufig gleichzeitig eintreten und ineinandergreifen. Zu diesen gehören ebenso die photosynthetische Leistung mit allen sich anschliessenden Folgen, sowie die nur veranlassenden und dirigirenden Einwirkungen, die wiederum (vgl. II, p. 85) verschiedenartig und mannigfach combinirt sein können. Auch ist zu bedenken, dass die im Tageslicht vereinten, verschiedenartigen Strahlen physiologisch ungleichwerthig sind (II, § 27) und dass durch die zunächst localisirte energetische oder auslösende Lichtwirkung mit der Zeit nähere oder fernere Theile in Mitleidenschaft gezogen werden können.

Im Folgenden werden wir unser Augenmerk speciell auf die auslösenden Wirkungen des Lichtes und nur soweit als nöthig auf die Folgen der Realisirung oder Nichtrealisirung des photosynthetischen Nahrungsgewinnes richten, während Effecte, die auf die Erwärmung oder auf die Transpirationssteigerung (I, § 39) durch die Insolation fallen, nicht berücksichtigt werden. Auch kommen hier die heliotropischen Krümmungen (Kap. XIII) gar nicht und die formative Wirkung einer einseitigen Lichtwirkung nur nebenbei (vgl. II, § 24) zur Behandlung<sup>1)</sup>.

1) Vgl. Bd. I, § 62. Ueber die pflanzengeographische Bedeutung der Beleuchtung siehe Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 64. Speciell für Algen vgl. Berthold, Mitth. d. zool. Station zu Neapel 1882, Bd. 3, p. 393; Oltmanns, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 23, p. 416. Siehe auch dieses Buch Bd. I, p. 337.

## § 24. Photomorphotische Wirkungen.

Die Erfahrungen über die Beeinflussung der formativen Thätigkeit durch die Beleuchtung lehren wiederum in sehr anschaulicher Weise, dass durch

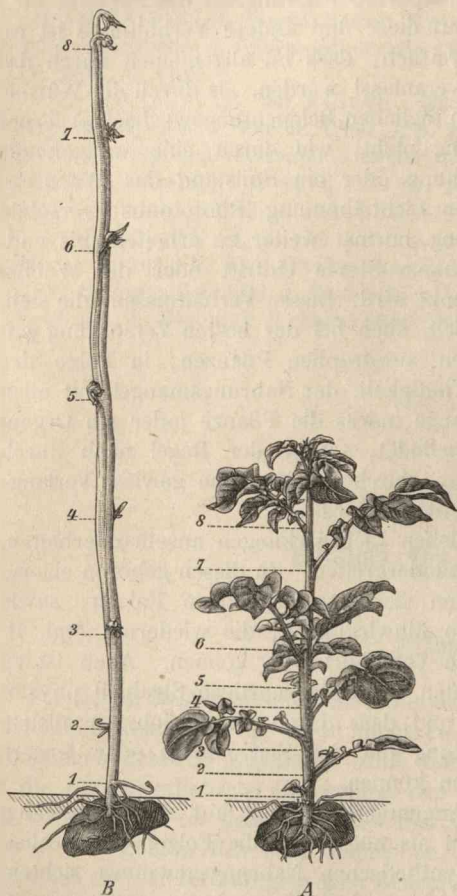


Fig. 18. Aus der Kartoffelknolle erwachsene Pflanzen, A im Licht, B im Dunkeln. Die Internodien sind in gleicher Weise von unten ab nummerirt.

dasselbe Agens, je nach den Eigenschaften des Organismus und der einzelnen Organe, sehr verschiedenartige Erfolge veranlasst werden. Denn während die Gestaltung gewisser Pflanzen im Dunkeln und am Licht übereinstimmend oder ähnlich ausfällt, wird in anderen Fällen das Wachstum des einen Organes gefördert, des anderen Organes aber verlangsamt oder sistirt. Ebenso ist wohl in gewissen, aber nicht in allen Fällen Beleuchtung nothwendig, um die Neubildung eines Organes zu veranlassen. Sachgemäss muss sich aber eine allgemeine Physiologie darauf beschränken, die Mannigfaltigkeit der formativen Beeinflussung durch eine Reihe von Beispielen zu erläutern.

Bei der als **Etiollement** oder **Vergeilung** bezeichneten abnormen Gestaltung von Keimpflanzen, Zweigen u. s. w. im Dunkeln, werden (abgesehen von dem Unterbleiben des Ergrünes I, § 38) vielfach die Internodien länger, während die Blätter kleiner, z. Th. sehr klein ausfallen (Fig. 18)<sup>1)</sup>. Dass indess nicht alle Pflanzen gleich reagiren, beweisen u. a. die langgestreckten Blätter von Liliaceen etc., die im Dunkeln länger,

<sup>1)</sup> Lit. Sachs, Bot. Zeitung 1863. Beilage; G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 209; Wiesner, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1893, Bd. 102, I, p. 319; Bericht. d. bot. Gesellsch. 1894, p. 46; Rauwenhoff, Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI. sér., Bd. 5, p. 344; C. Kraus, Ueber einige Beziehungen des Lichtes zur Stoff- und Formbildung, 1878 (Sep. a. Forsch. a. d. Gebiete d. Agriculturphysik Bd. 2); Godlewsky, Biol. Centralbl. 1889, Bd. 9, p. 484; H. Ricôme, Compt. rend. 1900, Bd. 34, p. 1234, sowie die weiterhin cit. Arbeiten von Wiesner, Bonnier, Teodoresco u. s. w. Vgl. auch Bd. I, § 62, 27. — Ueber die im Dunkeln ergrünenden und nicht ergrünenden Nadelblätter d. Coniferen siehe Wiesner, l. c. 1893, p. 344; Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 27, p. 442.

aber schmaler werden<sup>1)</sup>. Ferner ist *Beta vulgaris* ein Beispiel dafür, dass ein etiolirendes breites Blatt eine ziemliche Grösse erreicht. Die Uebersverlängerung gewisser Blätter ist übrigens durchaus zweckentsprechend, um z. B. die Hervortreibung aus verdunkelnden Blattscheiden oder aus dem Boden dann zu beschleunigen und zu sichern, wenn die Zwiebel, der Same etc. von einer höheren Bodenschicht bedeckt sind. Für diesen Zweck ist auch die Uebersverlängerung der Internodien dann wichtig, wenn durch die Streckung dieser die Blätter an Luft und Licht zu bringen sind (vgl. I, p. 139 und *ibid.* Fig. 14). Ferner ist es vortheilhaft, wenn im Dunkeln eine weitgehende Ausbildung der Blätter unterbleibt, die nur im Licht ihre functionelle Aufgabe erfüllen können.

Sofern aber z. B. die Cotyledonen nicht über den Boden hervortreten sollen (*Pisum*, *Aesculus*, *Tropaeolum* etc.), erfährt das hypocotyle Glied im Dunkeln keine oder doch keine auffällige Uebersverlängerung. Dieses ist auch der Fall bei dem Hopfenstengel, den Frühjahrstrieben von *Dioscorea Batatas*, den untersten Internodien des Sprosses von *Bryonia dioica* (Sachs, Wiesner l. c.). An den chlorophyllführenden Flachstengeln treten aber bei Lichtmangel wiederum auffallende formative Veränderungen auf, die bei *Phyllocactus*, *Opuntia* u. s. w. so weit gehen, dass der Stengel im Dunkeln einen mehr oder minder radiären Bau annimmt<sup>2)</sup>. Dieser kommt im Dunkeln auch den zur assimilatorischen Thätigkeit bestimmten Luftwurzeln gewisser Orchideen zu, die am Licht flach werden<sup>3)</sup>. Ferner wächst die grüne Luftwurzel von *Taeniophyllum Zollingeri* nur am Licht<sup>4)</sup>. Dagegen gewinnen die gewöhnlichen Erd- und Wasserwurzeln mit und ohne Beleuchtung eine ähnliche Gestaltung<sup>5)</sup>.

Auf die Gestaltung der etiolirenden Pflanze hat schon eine schwache continuirliche oder intermittirende Beleuchtung einen merklichen Einfluss. Wie im Experimente, so kann man auch beim Vergleich sonniger und schattiger Standorte in der Natur (wo allerdings ausser Licht auch andere Factoren mitspielen) sehen, dass mit steigender Beleuchtung die Internodien kürzer, der Wuchs also gedrungener wird, während die Blätter bei einer gewissen mittleren Beleuchtung die maximale Flächengrösse erreichen<sup>6)</sup>. Es ergibt sich das als Folge davon,

1) Ausnahmen siehe bei Walz, Bot. Jahresber. 1875, p. 787; Wiesner 1893, l. c. p. 349.

2) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 26, p. 465; Goebel, Flora 1895, p. 96; Organographie 1898, I, p. 213. Der etiolirte Spross wird im Dunkeln zumeist länger, obgleich die einzelnen Internodien zum Theil kürzer ausfallen.

3) Janczewski, Annal. d. scienc. naturell. 1885, VII. sér., Bd. 2, p. 35; Goebel, Organographie p. 242.

4) Wiesner, Sitzungsab. d. Wien. Akad. 1897, Bd. 106, I, p. 97.

5) Nobbe, Versuchsstat. 1867, Bd. 9, p. 80; Famnitzin, Bot. Zeitung 1873, p. 366; Strehl, Unters. ü. d. Längenwachsthum 1874, p. 24; Walz, Bot. Jahresber. 1875, p. 787; Godlewski, Bot. Ztg. 1879, p. 91; Teodoresco, Annal. d. scienc. naturell. 1899, VIII. sér., Bd. 40, p. 244. Vgl. Bd. I, § 26.

6) Sachs, Experimentalphysiol. 1863, p. 33; Bot. Ztg. 1874, p. 681; Stahl, Ueber d. Einfluss des sonnigen u. schattigen Standorts etc. 1883, p. 29; Dufour, Annal. d. scienc. naturell. 1887, VIII. sér., Bd. 5, p. 407; Wiesner, Sitzungsab. d. Wien. Akad. 1893, Bd. 102, I, p. 321; Teodoresco, Revue général. d. Bot. 1899, Bd. 11, p. 433 u. die Bd. I, p. 343 citirte Lit. Da, wo Epheu an einschüssigen Felsen wächst, kann man gut die Abstufung der Blattgrösse übersehen.

dass in dem im Dunkeln klein bleibenden Blatte durch das Licht das Wachstum angeregt, mit steigender Intensität der Beleuchtung aber (wie in den Internodien) verlangsamt wird (II, § 25). Jedoch ist mit der grössten Oberfläche zumeist nicht die ansehnlichste Dicke, Gewebedifferencirung, Gewichtsgrösse und somit auch nicht die höchste assimilatorische Leistungsfähigkeit erreicht<sup>1)</sup>.

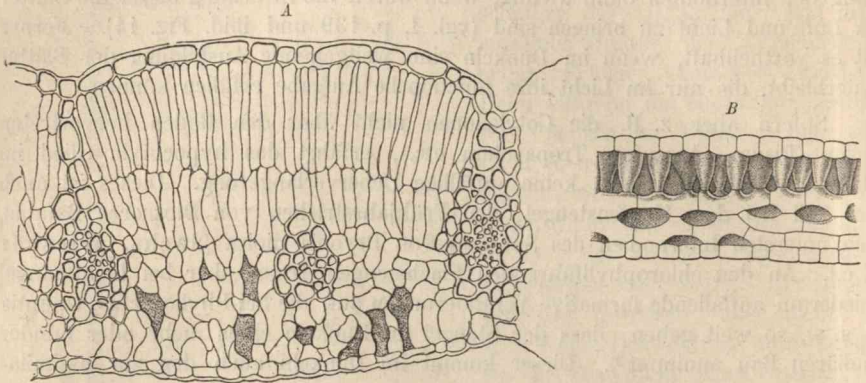


Fig. 10. A Querschnitt durch ein Sonnenblatt von *Fagus sylvatica*; B desgl. durch ein Blatt von einem sehr schattigen Standort. (Nach Stahl.)

Es wurde schon früher darauf hingewiesen, dass den Blättern eine zweckentsprechende Reactionsfähigkeit zukommt, und dass insbesondere mit zunehmender Beleuchtung die Differencirung des Palisadenparenchyms gesteigert wird, das vielfach im tiefen Schatten nur wenig oder gar nicht zur Ausbildung kommt (Fig. 19)<sup>2)</sup>. Ferner wird in Blättern und etiolirenden Stengeln die Verdickung und damit die Festigkeit der Wandungen mehr oder weniger reducirt<sup>3)</sup>. Dess-

1) Vgl. Bd. I, § 62. Géneau de Lamarlière, *Revue général. d. Botan.* 1892, Bd. 4, p. 484.

2) Bd. I, p. 343 und die dort citirt. Lit., sowie Haberlandt, *Physiol. Anatom.* 1896, II. Aufl., p. 253, 260. Ferner E. Teodoresco, *Annal. d. scienc. naturell.* 1899, VIII. sér., Bd. 10, 433 u. *Revue général. l. c.* — Bei zu intensivem Licht wird die Gewebedifferencirung wieder reducirt. Bonnier, *Rev. général. d. Botan.* 1895, Bd. 7, p. 412. — Ueber *Marchantia* vgl. Kammerling, *Flora* 1897, Ergsbd. p. 53. [J. Thomas, *Rev. général. d. Botan.* 1900, Bd. 12, p. 394 subterrane Blätter.]

3) G. Kraus, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1869—70, Bd. 7, p. 209; Batalin, *Bullet. d. l'Academ. de St. Pétersbourg* 1871, Bd. 15, p. 24; Rauwenhoff, *Annal. d. scienc. naturell.* 1878, VI. sér., Bd. 5, p. 267. Näheres in diesen und in den in der vorigen Anmerkung citirten Arbeiten. Es ist gut zu verstehen, dass bei der Uebersverlängerung der Stengel die Zellen gewöhnlich etwas länger werden als in normalen Internodien, während sie in den kleinbleibenden Dunkelblättern kleiner bleiben. Vgl. II, § 11 u. 12. Ferner G. Kraus, l. c. p. 234, 259; Rauwenhoff, l. c. p. 285, 340; Batalin, *Bot. Ztg.* 1871, p. 676; Prantl, *Arbeit. d. Würzburger Instituts* 1873, Bd. I, p. 384. — Auf die grössere Weichheit der etiolirten Pflanzen machte schon Hales (*Statik* 1748, p. 188) aufmerksam. Knight (*Philosoph. transact.* 1801, II, p. 348) zeigte, dass die von Erde entblössten Wurzeln festeres Holz bilden. Vgl. auch Wiesner, *Bot. Ztg.* 1884, p. 673. — Ueber Verhalten d. Haare beim Etioliren Schober, *Bot. Centrbl.* 1886, Bd. 28, p. 39; der Cystolithen, Kohl, Kalksalze u. Kieselsäure i. d. Pflanze 1889, p. 139.

halb sind die etiolirten Stengel minder tragfähig und durch die geringere Festigung in dem Basalthheil des Halmes, der bei dichtem Stande stark beschattet ist, wird zumeist das Lagern des Getreides verursacht (I, p. 434). In Folge der geringeren Festigkeit der Wandungen bildet sich in den etiolirten Stengeln auch eine schwächere Gewebespannung aus, die zudem durch das relativ geförderte Wachsthum der Rinde zuweilen derart verändert wird, dass die negative Spannung dieser (II, § 18) in eine positive Spannung übergeht<sup>1)</sup>.

Das Etiollement wurde als ein vom Lichtmangel abhängiger Vorgang bereits von Ray<sup>2)</sup> und Bonnet<sup>3)</sup> erkannt. Nachdem dann Senebier<sup>4)</sup> und de Candolle<sup>5)</sup> das specifisch ungleiche Verhalten verschiedener Pflanzen und Pflanzentheile betont hatten, wurden unsere Kenntnisse über diesen Gegenstand durch Sachs, G. Kraus, sowie durch die anderen schon genannten und noch zu nennenden Forscher erweitert.

Führt man einen Spross in einen dunklen Raum (Fig. 20), so etiolirt (wie schon Senebier wusste) nur der dem Licht entzogene Theil und demgemäss nehmen die fortwachsenden Sprosstheile wiederum die normale Gestalt an, wenn sie aus dem Dunkelraum an das Licht geleitet werden. Da unter diesen Umständen ein allgemeiner Hungerzustand vermieden ist, so fallen an den localisirt verdunkelten Partien die Blätter häufig etwas, zuweilen auch erheblich grösser aus, als an einer total verdunkelten Pflanze<sup>6)</sup>. Andererseits kann aber die begünstigte Entwicklung der am Licht befindlichen Theile in correlativer Weise hemmend auf die verdunkelten Organe wirken. In der That erhielt Jost<sup>7)</sup> an den verdunkelten Sprosstheilen von *Mimosa pudica* und *Phaseolus multiflorus* farblose Blätter von normaler Grösse und Gestaltung, als er die Zuwachsthätigkeit an den beleuchteten Theilen durch die Entfernung aller Knospen verhinderte. Weiter unterbleibt nach Jost<sup>8)</sup> an einem verdunkelten Buchenzweig das Austreiben der Knospen, das an dem von der Mutterpflanze getrennten Zweige auch im Dunkeln stattfindet. Ferner wurde an den Keimpflanzen von *Raphanus sativus* von Godlewski<sup>9)</sup> nachgewiesen, dass die gesteigerte Wachsthumsthätigkeit des hypocotylen Gliedes das Wachsthum der Cotyledonen vermindert und umgekehrt. Da die Correlationen immer

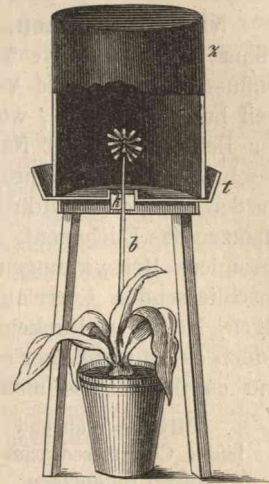


Fig. 20. Der Gipfel des Blüthensprosses *b* ist in die Oeffnung (*k*) der Thonschale *t* mit Hilfe von Kork und Watte lichtdicht eingeführt. Der Dunkelcylinder *z* wird in den in der Thonschale befindlichen dunklen Sand eingedrückt. Verschiedene Einrichtungen für localisirtes Verdunkeln sind in den Arbeiten von Sachs, Vöchting, Jost, Teodororesco u. s. w. beschrieben.

1) Sachs, Bot. Ztg. 1863, Beilage p. 43; G. Kraus, l. c. p. 240, 250. Vgl. auch Rauwenhoff, l. c. p. 295.

2) Ray, *Historia plantarum* 1686, Bd. 4, p. 15.

3) Bonnet, *Unters. über d. Nutzen d. Blätter*, übers. von Arnold, 1762, 122—189.

4) Senebier, *Phys.-chem. Abhandl.* 1785, II. Thl., p. 52, 403, 410 u. a.

5) A. P. de Candolle, *Physiolog. végétale* 1832, Bd. 3, p. 1078. De Candolle nahm irrig an, dass nur grüne Pflanzentheile etioliren.

6) Sachs, *Vorlesungen* 1887, II. Aufl., p. 544; Amelung, *Flora* 1894, p. 204; Teodororesco, *Rev. général. d. Bot.* 1889, Bd. 44, p. 369.

7) Jost, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1897, Bd. 27, p. 478; 1898, Bd. 31, p. 377.

8) Jost, *Ber. d. bot. Gesellsch.* 1894, p. 194.

9) Godlewski, *Bot. Ztg.* 1879, p. 105.

eine Rolle spielen (II, Kap. VIII), so ist z. B. im näheren zu entscheiden, ob die Vermehrung der Ausläufer und Klettersprosse von *Glechoma hederacea* und *Ampelopsis hederacea* in schwacher Beleuchtung<sup>1)</sup> auf einer directen Förderung dieser Organe beruht oder indirect durch die Retardirung des Wachstums der Hauptsprosse veranlasst wird. (Ueber Blüten siehe II, p. 104.)

Auf correlativen Wirkungen beruht es z. B. auch, dass die zu Knospenschuppen bestimmten Blattanlagen sich zu Laubblättern entwickeln, wenn durch das Entfernen der Laubblätter die inneren Dispositionen verschoben werden (II, § 45). Andere Niederblätter, wie die an den Rhizomen von *Adoxa*, *Paris* u. s. w. sind dagegen nicht befähigt, am Licht zu Laubblättern zu werden. Diese Befähigung kommt aber den Blattanlagen an den Ausläufern von *Hieracium*<sup>2)</sup>, *Circaea*<sup>3)</sup> etc. zu, die sich demgemäss in der Erde zu Niederblättern, am Licht zu Laubblättern entwickeln.

**Niedere Pflanzen.** Wie bei den höheren, so wird auch bei den niederen Pflanzen die formative Thätigkeit in verschiedener Weise durch das Licht beeinflusst. Das gleiche Verhalten der Pilze ist aber desshalb besonders wichtig, weil bei diesen nicht, wie bei den autotrophen Pflanzen, durch die Verminderung der Beleuchtung die Nahrungszufuhr reducirt oder aufgehoben wird. Diese Beschränkung der Nahrungszufuhr übt zwar immer einen Einfluss aus, indess werden bei den autotrophen Pflanzen ebensogut wie bei den heterotrophen Pflanzen das Etiolement, sowie die übrigen Photomorphosen in erster Linie durch besondere Reizwirkungen des Lichtes veranlasst. Durch diese und die sich anschliessenden Correlationen wird es also auch bewirkt, dass gewisse Pilze, Algen, Moose im Dunkeln oder bei schwacher Beleuchtung zwar noch wachsen, jedoch dabei nicht über ein bestimmtes vegetatives Jugendstadium hinauskommen und es demgemäss nicht bis zur Bildung von Fortpflanzungsorganen bringen.

**Pilze.** Während *Coprinus nyctemerus* im Dunkeln nur Mycel entwickelt, bilden *Cop. stercorarius*, *plicatilis*, *ephemerus* Fruchtkörper ohne oder mit unvollständigen Hutanlagen. Jedoch vermag *Coprinus stercorarius* über 15 C. (II, p. 94), sowie bei Entstehung aus Sclerotien (Gräntz p. 69) vollkommene Hüte auszubilden<sup>4)</sup>. Bei diesen und einigen anderen *Coprinus*-Arten tritt mit oder ohne Hut im Dunkeln eine sehr ansehnliche, bei *Coprinus ephemerus* aber eine minimale Verlängerung des Hutstieles ein.

Ferner unterbleibt im Dunkeln bei *Pilobolus microsporus*, nicht aber bei anderen Arten dieses Genus und bei vielen anderen Mucorineen die Bildung des Sporangiums<sup>5)</sup>. Jedoch kann das Licht begünstigend wirken, da nach A. Lendner<sup>6)</sup> *Mucor flavidus* bei bestimmter Ernährung nur bei Beleuchtung Sporangien producirt. Diese entstehen bei *Mucor racemosus* im Dunkeln, bilden aber unter bestimmten Ernährungsbedingungen die Sporen nur im Licht. Auch bei Vorhandensein des Köpfchens führen die Sporangienträger verschiedener (nicht aller) Mucorineen im Dunkeln eine zum Theil bedeutende Uebervielverlängerung aus. Diese ist bei *Pilobolus microsporus* gering, wenn durch vorausgegangene Beleuchtung die Sporangiumbildung inducirt und

1) Maige, Compt. rend. 1898, Bd. 127, p. 420.

2) Nägeli, Sitzungsab. d. Münch. Akad. 1866, II, p. 209.

3) Goebel, Bot. Ztg. 1880, p. 794; Organographie 1898, I, p. 220.

4) Brefeld, Unters. a. d. Gesamtgeb. d. Mykolog. 1889, Heft 8, p. 275; 1877, Heft 3, p. 87, 114; Bot. Ztg. 1877, p. 402; Fr. Gräntz, Einfluss d. Lichtes a. d. Entwicklung einiger Pilze. Leipziger Dissert. 1898, p. 20.

5) Brefeld, Unters. a. d. Gesamtgeb. d. Mykolog. 1884, Heft 4, p. 76 u. 1889, Heft 8, p. 275; Gräntz, l. c. p. 6.

6) A. Lendner, Annal. d. scienc. naturell. 1897, VIII. sér., Bd. 3, p. 60.



damit das Spitzenwachsthum (II, § 2) abgeschlossen wurde. Durch die Fortdauer dieses apicalen Wachstums erreichen aber die köpfchenlosen Träger bei *Pilobolus* im Dunkeln mit der Zeit eine sehr ansehnliche Länge. Uebrigens genügt eine verhältnissmässig kurze Beleuchtung ( $\frac{1}{4}$ —5 Std. bezw. 3—20 Std.), um bei *Pilobolus microsporus* die Anlage und Fortbildung des Sporangiums, bei *Coprinus* die Weiterentwicklung des Hutes zu induiciren (Gräntz, l. c. p. 38, 49).

Wie sich aus den vorliegenden Beobachtungen ergibt, finden sich solche Verschiedenheiten und Eigenthümlichkeiten auch bei anderen Pilzen<sup>1)</sup>. So ist bei vielen Hymenomyceten das Licht zur Anlage oder Ausbildung des Hutes nothwendig, während sich bekanntlich *Agaricus campestris* im Dunkeln normal entwickelt. Ferner bleibt z. B. *Sphaerobolus stellatus* im Dunkeln steril (Brefeld). Dagegen bedürfen die gewöhnlichen Schimmelpilze (*Penicillium glaucum*, *Aspergillus niger*, *Mucor stolonifer* etc.) des Lichtes nicht, das nach Elfving (l. c. p. 50) schon bei mittlerer Intensität die durch das Trockengewicht bemessene Production etwas herabsetzt. Die von Klein<sup>2)</sup> beobachtete Hemmung der Conidienbildung am Licht deutet vielleicht auf eine tiefe Lage des Lichtoptimums hin (II, § 25). — Ueber Heliotropismus vgl. II, Kap. XIII.

Auch bei **Algen** und **Moosen** kommen gewisse Etiolementserscheinungen vor<sup>3)</sup>. Ausserdem bringt es z. B. *Batrachospermum* bei schwachem Licht und ganz üppigem Wachsthum nicht über die als *Chantransia* beschriebene Form des Vorkeims<sup>4)</sup>. Ferner genügt bei den Laubmoosen für die Keimung der Sporen und die Entwicklung von Protonema eine schwache Beleuchtung, in der die Bildung von Knospen unterbleibt<sup>5)</sup>. Analog bringen es die in schwachem Licht keimenden Lebermoose zum Theil nicht einmal bis zur Bildung der Keimscheibe<sup>6)</sup>. Unter diesen Umständen kommt es also nicht zur Erzeugung von Fortpflanzungsorganen, deren Formation auch in manchen anderen Fällen vom Licht abhängt. So entstehen bei *Vaucheria repens*, *clavata* die Zoosporen schon bei schwacher, die Sexualorgane aber erst bei etwas stärkerer Beleuchtung<sup>7)</sup>. Aehnlich verhält sich *Oedogonium diplandrum*, und auch bei *Spirogyra* wird die Copulation durch Licht begünstigt<sup>8)</sup> (vgl. II, § 57).

1) Von weiterer Lit. sei noch genannt: Schulzer v. Muggenburg, Flora 1878, p. 122; Schröter, Jahresb. d. Schlesisch. Ges. f. vaterl. Cultur 1884, p. 290; R. Hartig, d. ächte Hausschwamm 1885, p. 18; Fr. Elfving, Einwirkung d. Lichtes auf Pilze 1890; Bachmann, Bot. Ztg. 1895, p. 430; Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 475; C. Holtermann, Mykol. Unters. a. d. Tropen 1898, p. 92, 114. Vgl. auch Zopf, Pilze 1890, p. 199; Goebel, Organographie 1898, I, p. 221. Aeltere Lit. findet sich an diesen Stellen citirt. Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 33, p. 440; Ch. Ternetz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 33, p. 309.

2) L. Klein, Bot. Ztg. 1883, p. 6.

3) Vgl. z. B. Berthold, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 672; Klemm, Flora 1893, p. 469; Goebel, Organographie 1898, I, p. 224 und die weiterhin citirten Schriften. — Ueber das Etiolement einer Flechte (*Bacomyces*) siehe Krabbe, Bot. Ztg. 1882, p. 93.

4) Sirodot, Les *Batrachospermes* 1884; Goebel, Flora 1889, p. 6; Klebs, Biolog. Centralbl. 1893, p. 646. — Ueber ähnliche Verhältnisse bei anderen Algen vgl. Berthold, l. c. p. 673.

5) Goebel, Klebs, l. c.; Schostakowitsch, Flora 1894, p. 338.

6) Leitgeb, Die Keimung d. Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Licht 1876, p. 3 (Sep. a. Sitzungsber. d. Wien. Akad.); Goebel, Klebs, Schostakowitsch l. c.; Goebel, Organographie 1898, I, p. 205.

7) Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 49. Uebrigens wird, wie in anderen Fällen, das Lichtbedürfniss durch die übrigen Bedingungen verschoben.

8) Klebs, l. c. p. 246, 276. In diesem Werke finden sich auch noch weitere Beispiele. — Ueber Prothallien der Farne siehe Prantl, Bot. Ztg. 1879, p. 704; Klebs, Biol. Centralbl. 1893, Bd. 13, p. 652; C. Heim, Flora 1896, p. 329.

**Blüthen.** Auch bei manchen Blütenpflanzen werden in einer schwachen Beleuchtung nicht alle Entwicklungsstufen erreicht. So bildet *Campanula rotundifolia* bei schwachem Licht nur Rundblätter, und zu dieser Bildungsthätigkeit kehren auch 'die mit Langblättern versehenen Sprosse zurück, wenn die bisherige Beleuchtung dauernd herabgesetzt wird<sup>1)</sup>. Ferner werden, wie schon lange bekannt ist, in schwacher Beleuchtung von manchen Pflanzen Blüten spärlich, unvollkommen oder auch gar nicht ausgebildet, während andere befähigt sind, ohne die directe Wirkung des Lichtes die Blüten anzulegen und zu entfalten<sup>2)</sup>.

Bei *Crocus*, *Tulipa* u. s. w. werden die Blüten normalerweise im Boden, also im Dunkeln angelegt und gelangen auch, wie schon *Senebier*<sup>3)</sup> hervorhob, bei völligem Lichtabschluss zur normalen Entwicklung. Ausserdem erhielt *Sachs*<sup>4)</sup> normal gestaltete, und abgesehen von den grünen Theilen, normal gefärbte (*I*, § 88) Blüten, als er nur einzelne Sprosse von *Cucurbita*, *Ipomoea*, *Phaseolus*, *Petunia* etc. dem Lichte entzog (*Fig. 20*, p. 104), und zwar wurden nicht nur die zur Zeit des Verdunkelns schon vorhandenen, sondern zum Theil (*Cucurbita*, *Tropaeolum*) die in dem Dunkelraum erst entstandenen Blütenanlagen entfaltet. Jedoch werden nicht bei allen Pflanzen an den localisirt verdunkelten Sprossen normale Blüten entwickelt<sup>5)</sup>. Ausser der photosynthetischen Nahrungsbereitung ist also bei manchen Pflanzen zur normalen Entwicklung der Blüten eine gewisse Reizwirkung des Lichtes nöthig. Das lehren auch die Pflanzen, die bei matter Beleuchtung Blüten nur unvollkommen oder gar nicht bilden, so dass *Vöchting* (*l. c.* 1898, p. 47) *Mimulus luteus* bei schwacher Beleuchtung während 7 Jahren blüthenlos cultiviren konnte. Uebrigens ist hierbei die correlative Wirkung der sich entwickelnden vegetativen Organe in Betracht zu ziehen (*II*, p. 102 u. § 45, 46). (Ueber farbiges Licht und die Bedeutung der ultravioletten Strahlen siehe *II*, § 27.)

**Allgemeines.** Aus den angeführten Beispielen ist zu ersehen, dass sich die formative Wirkung des Lichtes theilweise auf die embryonale Bildungsthätigkeit, theilweise auf die postembryonale Ausgestaltung oder auf beide Phasen erstreckt.

Die Anlage der Organe scheint allerdings in den meisten Fällen auch ohne die Reizwirkung des Lichtes zu Stande zu kommen, die aber z. B. bei gewissen Cryptogamen und Phanerogamen für die Production der Fortpflanzungsorgane unerlässlich ist. Die an Rhizomen entstehenden und die sich zu oberirdischen

1) *Goebel*, *Flora* 1896, p. 4; *Organographie* 1898, I, p. 208. — Nach *J. F. Amiller* (*Flora* 1900, p. 95) kann diese Pflanze auch durch andere Störungen zur Bildung von Senkblättern veranlasst werden.

2) *Vöchting*, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1893, Bd. 23, p. 155; *Ber. d. bot. Ges.* 1898, p. 47; *Möbius*, *Biolog. Centralbl.* 1892, Bd. 12, p. 109; *Beitr. z. Lehre v. d. Fortpflanzung* 1897, p. 93; *Curtel*, *Annal. d. scienc. naturell.* 1898, VIII. sér., Bd. 6, p. 269; *Wiesner*, *Compt. rend.* 1898, 2. Mai u. d. an diesen Stellen citirt. Literatur.

3) *Senebier*, *Physik. chem. Abhandlg.* 1785, II. Th., p. 52. Vgl. auch *de Candelolle*, *Physiol. végét.* 1832, Bd. 3, p. 1084. — Bei *Crocus* tritt im Dunkeln in der Perigoröhre, die zum Hervorheben aus dem Boden bestimmt ist, eine Ueberverlängerung ein.

4) *Sachs*, *Bot. Ztg.* 1863, Beilage p. 15; ebd. 1865, p. 117; *Arbeit. d. Würzb. Instituts* 1887, Bd. 3, p. 387. Die ältere ist hier citirt. *Amelung*, *Flora* 1894, p. 207.

5) *Vöchting*, *l. c.* 1893, p. 177; *Askenasy*, *Bot. Ztg.* 1876, p. 1; *Walz*, *Bot. Jahreshb.* 1875, p. 786. Vgl. auch *Bd. I*, § 88.

Sprossen entwickelnden Knospen lehren z. B., dass das Licht zwar für die Neuentstehung entbehrlich, für die normale Ausgestaltung aber nothwendig sein kann, während umgekehrt auch diejenigen Pilzsporen im Dunkeln keimen, die ohne die Reizwirkung des Lichtes nicht formirt werden. Uebrigens wird die Fortentwicklung der mit oder ohne Lichtreiz gebildeten Knospen im Dunkeln zumeist selbst dann aufgenommen, wenn die Beleuchtung zur normalen und vollständigen Ausgestaltung unerlässlich ist. Das ist u. a. der Fall bei Laubknospen, sowie bei Samen, die in der Natur zum guten Theil im Boden, also bei weitgehender Lichtentziehung zum Keimen gelangen. Dagegen keimen die Sporen gewisser chlorophyllführender Cryptogamen nur im Licht. Ebenso ist der Lichtreiz nothwendig, um in den beim Etiolement klein bleibenden Blattanlagen die Wachstumsthätigkeit anzuregen, die dann immer eine gewisse Zeit, also nach genügender Reizwirkung unter Umständen bis zur völligen Ausbildung des Organes im Dunkeln fort dauert.

Zur Einleitung der Keimung ist normalerweise Beleuchtung nöthig für die Sporen der Farne<sup>1)</sup>, der Laub-<sup>2)</sup> und Lebermoose<sup>3)</sup>, sowie für die Brutknospen der Marchantiaceen<sup>4)</sup> und gewisser Laubmoose<sup>5)</sup>, während die Sporen von Equisetum<sup>6)</sup>, Marsilia, Pilularia auch im Dunkeln keimen. Uebrigens wird in den Sporen der Farne durch Erhöhung der Temperatur auf 32 C.<sup>7)</sup>, in den Sporen der Laubmoose durch Zuckerlösung<sup>8)</sup> die Keimung angeregt. Unter den Samen ist für diejenigen von *Viscum album* das Licht als nothwendig für das Keimen befunden worden, während die Samen der tropischen *Viscum*arten, sowie die von *Loranthus europaeus* im Dunkeln keimen<sup>9)</sup>. Jedoch übt das Licht augenscheinlich auf die Keimung verschiedener Samenarten einen begünstigenden Einfluss aus. Die zum Theil nicht übereinstimmenden Befunde verschiedener Forscher dürften wenigstens theilweise durch die Ungleichheit des Reifestadiums, der übrigen Aussenbedingungen und der angewandten Lichtintensität bedingt sein<sup>10)</sup>. Auch pflügen bei Holzpflanzen

1) Borodin, *Bullet. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg* 1868, Bd. 43, p. 432; F. de Forest Heald, *Gametophytic Regeneration*. Leipziger Dissertat. 1897, p. 44. Die übrige Lit. und die vermuthliche Ursache für abweichende Resultate ist hier nachzusehen. Ueber Etiolement der Farnprothallien siehe Prantl, *Bot. Ztg.* 1879, p. 704. Ueber den Einfluss des farbigen Lichtes vgl. II, § 27.

2) Borodin, l. c. p. 438; Heald, l. c.

3) Leitgeb, *Die Keimung d. Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Licht* 1876, p. 3. Sep. a. *Sitzungsb. d. Wien. Akad.* 1876, Bd. 74, Abth. 1.

4) Borodin, l. c.; Pfeffer, *Arbeit. d. Würzburg. Instituts* 1874, Bd. 1, p. 80.

5) Correns, *Unters. über Vermehrung der Laubmoose* 1899, p. 424.

6) Sadebeck, *Bot. Ztg.* 1877, p. 44; Stahl, *Ber. d. bot. Gesellsch.* 1885, p. 334; Heald, l. c. p. 63. Die Pilzsporen keimen zumeist gleich gut im Dunkeln und im diffusen Licht. Vgl. H. Hoffmann, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1860, Bd. 2, p. 324 u. die Arbeiten von de Bary, Brefeld; ferner Zopf, *Pilze* 1890, p. 199. Nach de Bary (*Annal. d. scienc. naturell.* 1863, IV. sér., Bd. 20, p. 37) begünstigt Dunkelheit das Keimen der Sporen von *Peronospora macrospora*.

7) Heald, l. c. p. 62. Vgl. II, § 22.

8) Goebel, *Flora* 1896, p. 75; Heald, l. c. p. 54.

9) Wiesner, *Ber. d. bot. Gesellsch.* 1897, p. 342; *Sitzungsb. d. Wien. Akad.* 1894, Bd. 403, Abth. 1, p. 404; 1893, Bd. 402, Abth. I, p. 323. [Nach M. Raciborski (*Extrait d. Bullet. d. l'Inst. d. Botan. d. Buitenzorg* 1900, N. 6) ist das Licht nothwendig, um in den Samen von *Nicotiana* die Keimung anzuregen.]

10) E. Heinricher, *Ber. d. bot. Gesellsch.* 1899, p. 308; Wiesner, *Sitzungsb. d. Wien. Akad.* 1894, Bd. 403, Abth. 1, p. 427; Jönsson, *Bot. Jahresb.* 1893, Bd. I, p. 39;

bei guter Beleuchtung zahlreichere Laubknospen auszutreiben, als im Dunkeln. Im Dunkeln und bei schwacher Beleuchtung wird in Folge dieser Hemmung, ferner durch das Absterben einer Anzahl der zur Entwicklung gekommenen Triebe u. s. w. in zweckentsprechender Weise eine minder dichte Verästelung und Belaubung hergestellt, als bei guter Beleuchtung<sup>1)</sup>.

Andererseits kann durch eine genügende Steigerung der Lichtintensität (II, § 25) eine Hemmung, also durch Verfinsterung eine Begünstigung des Wachstums bewirkt werden, die bei manchen Objecten schon bei dem Vergleich von diffusem Licht und Dunkelheit gefunden wird. So ist eine Begünstigung der Wurzelbildung durch Verdunkelung an Lichtsprossen der Cacteen, an etiolirten Pflanzen u. s. w. von verschiedenen Forschern beobachtet<sup>2)</sup>. Jedoch wird durch eine normale Beleuchtung die Bildung und das Auswachsen der Wurzeln nicht aufgehoben, wie besonders an den von Wasser umspülten Partien der intacten oder abgeschnittenen Sprosse zu sehen ist. Auch haben die Erfahrungen bei Wasserculturen ergeben, dass durch das Licht die Neubildung und Fortbildung von Seitenwurzeln nur etwas verzögert wird (vgl. die p. 98 citirte Literatur). Dagegen wird schon durch eine mässige Beleuchtung der Ausläufer die Bildung der Kartoffelknollen gehemmt, die indess trotz der Beleuchtung dann entstehen, wenn die Gesamtheit der zur Knollenbildung befähigten Sprosse beleuchtet wird<sup>3)</sup>. Ferner wird das Auswachsen der Kartoffelaugen durch Beleuchtung verzögert (Vöchting l. c.).

Vermuthlich wird man bei dem Studium der normalerweise im Dunkeln lebenden Organe (und Pilze) noch weitere Fälle finden, in denen die Anlage und Fortbildung eines Organes am besten im Dunkeln von statten geht. Ein Beispiel für die hemmende Lichtwirkung ist auch der Spross von *Phyllocactus*, dessen Scheitelwachsthum, nachdem es bei Beleuchtung eingestellt ist, durch Verdunkelung wiederum erweckt wird<sup>4)</sup>. Ferner wird in den am Licht ausgewachsenen jugendlicheren Internodien von *Myriophyllum*, *Elodea*, *Ceratophyllum* etc. durch Verdunkelung ein gewisses Streckungswachsthum angeregt<sup>5)</sup>. Dagegen stellen die Ausläufer von *Adoxa* im Dunkeln ihr Wachsthum ein und zwar wohl deshalb, weil nunmehr in ihnen die Production von Zwiebelknöllchen veranlasst wird<sup>6)</sup>.

Cieslar, *Forsch. a. d. Gebiete d. Agriculturphysik* 1893, Bd. 6; Nobbe, *Samenkunde* 1876, p. 239 u. die an diesen Stellen cit. Literatur.

1) Vöchting, *Organbildung* 1884, II, p. 66; N. J. C. Müller, *Botan. Untersuch.* Bd. I, 1877, p. 500; Hartig, *Lehrb. d. Anat. u. Physiol.* 1891, p. 256; Jost, *Ber. d. Bot. Ges.* 1894, p. 194; Wiesner, *Sitzungsber. d. Wien. Akad.* 1895, Bd. 104, I, p. 669; Büsngen, *Waldbäume* 1897, p. 22. Ueber Lichtgenuss vgl. auch Bd. I, p. 343.

2) De Candolle, *Annal. d. scienc. naturell.* 1826, Bd. 7, p. 12; *Pflanzenphysiol.* 1835, Bd. 2, p. 341; Sachs, *Bot. Ztg.* 1863, Beilage p. 1, *Arbeiten d. Würzburg. Instituts* 1880, Bd. 2, p. 486; Vöchting, *Organbildung im Pflanzenreich* 1878, p. 148, 152. — Ueber Begünstigung der Rhizoidbildung bei *Chara* siehe Richter, *Flora* 1894, p. 407.

3) Vöchting, *Bibliothec. botan.* 1887, Heft 4; *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1899, Bd. 34, p. 4. Hier auch einige Beobachtungen über andere Knollen. Vgl. II, § 45.

4) Vöchting, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1894, Bd. 26, p. 450, 455.

5) Möbius, *Biol. Centralbl.* 1894, Bd. 15, p. 33.

6) Stahl, *Ber. d. bot. Ges.* 1894, p. 389.

**Einseitige Beleuchtung.** Setzen wir bis dahin eine allseitige Beleuchtung voraus, so sind doch auch stets die Erfolge einer einseitigen Beleuchtung zu beachten, die vielfach in einer verschiedenen Bildungs- und Productionsthätigkeit auf der Licht- und der Schattenseite zum Ausdruck kommen. Wir werden indess diese dorsiventralen Orientierungen und Inductionen, die theilweise direct durch die ungleiche Lichtwirkung auf Licht- und Schattenseite, sowie durch die sich anschliessenden correlativen Einflüsse bewirkt werden, theilweise die Erfolge der auf Unterschiedsempfindung beruhenden Reizung sind, erst in II, Kap. VII behandeln und beschränken uns hier auf die Erwähnung einiger einfachen Fälle (Heliotropismus vgl. II, Kap. XIII).

Nicht selten, so an den Sprossen von *Lepismium radicans*<sup>1)</sup> und von *Hedera helix*<sup>2)</sup>, treten die Wurzeln allein oder reichlicher an der Schattenseite auf. Auf dieser wachsen auch aus einer Brutknospe von *Marchantia*<sup>3)</sup> vorwiegend die Rhizoiden hervor, die bei dem Prothallium der Farne nur auf der Schattenseite gebildet werden. Ferner kommen an den Zweigen von *Salix*, *Populus* u. s. w. vorwiegend die auf der Lichtseite stehenden Knospen zur Entwicklung<sup>4)</sup>. Weiter wird nach Kny<sup>5)</sup> das Wachsthum von *Coleochaete* an der Lichtseite gefördert. Auch werden wesentlich auf der Lichtseite bei *Caulerpa*<sup>6)</sup> und manchen anderen Algen diejenigen Sprossungen ausgebildet, die in erster Linie zur Unterbringung der Chlorophyllkörper bestimmt sind. Ferner scheint sich bei *Polyporus* und einigen verwandten Arten<sup>7)</sup> das sporentragende Hymenium auf der Schattenseite auszubilden.

## § 25. Reaction der phototonischen Pflanze auf Beleuchtungswechsel.

Wir sehen nunmehr ab von den besonderen formativen Reizwirkungen, sowie von der photosynthetischen Action des Lichtes, setzen also eine genügende Versorgung mit Nahrung voraus, um die allgemeine (formale) Bedeutung des Lichtes zu characterisiren.

Die Beleuchtung ist nicht allgemein nothwendig (II, p. 96), darf aber ein gewisses Maass nicht überschreiten, da eine jede Pflanze bei einer specifisch verschiedenen Lichtintensität zu Grunde geht. Diese obere Grenze wird zwar in der Natur nicht für die normal im vollen Sonnenlicht gedeihenden Pflanzen, wohl aber für viele der typischen Schattenpflanzen erreicht, die bei voller Besonnung in kürzerer oder längerer Zeit absterben. Aehnlich verhalten sich

1) Vöchting, Organbildung 1878, I, p. 148.

2) Sachs, Vorlesungen 1897, II. Aufl., p. 529. Analog verhält sich nach Czapek (Flora 1898, p. 425) das hypocotyle Glied.

3) Zimmermann, Arbeit. d. Botan. Instituts zu Würzburg 1882, Bd. 2, p. 666; Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 530.

4) Wiesner, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, I, p. 685.

5) Kny, Ber. d. bot. Ges. 1884, p. 93.

6) Noll, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1888, Bd. III, p. 472; Klemm, Flora 1893, p. 472. Vgl. ferner Stahl, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 339; Berthold, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 673.

7) Schulzer v. Muggenburg, Flora 1878, p. 122; Sachs, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 252; Holtermann, Mykol. Unters. a. d. Tropen 1898, p. 115.

die Bacterien, unter denen es Arten giebt, die schon in einem mässigen diffusen Tageslicht nicht mehr wachsen. Unmöglich ist es also nicht, dass Organismen existiren, die schon durch eine sehr schwache Beleuchtung derart benachtheiligt werden, dass sie eigentlich nur im Dunkeln wachsen können.

Obiges ergibt sich aus den allgemeinen Erfahrungen und den Untersuchungen, die als Hauptzweck die Erforschung der tödtlichen Wirkung des Lichtes im Auge hatten<sup>1)</sup>. Nähere Studien über das Wachstum bei Erreichung oder Ueberschreitung der zulässigen Lichtintensität liegen nicht vor, dürften aber zu ähnlichen Resultaten führen, wie sie in Bezug auf das Temperaturmaximum u. s. w. gefunden wurden. Der Wachstumsstillstand, den Wiesner<sup>2)</sup> an verschiedenen Keimpflanzen schon bei einer Helligkeit = 4300—5000 Wallrathkerzen beobachtete, muss wohl auf anderweitige Wirkungen (Erwärmung, Transpiration) der nahestehenden Gasflamme geschoben werden, denn dieser Stillstand tritt nicht (in feuchter Luft und unter Wasser) in dem sehr viel intensiveren Sonnenlicht ein, und trat in den von Oltmanns (l. c.) benutzten Keimlingen nicht bei Beleuchtung mit electricischem Bogenlicht ein, dessen Helligkeit 500 000 Wallrathkerzen (Hefnerlicht) entsprach.

Innerhalb der zulässigen Lichtgrenzen wird, soweit bekannt, in der phototonischen Pflanze durch Verminderung der Beleuchtung eine gewisse Beschleunigung, durch Zunahme der Helligkeit eine gewisse Verlangsamung der Zuwachsbewegung bewirkt. Ein solcher Erfolg wurde, soweit überhaupt Reaction eintrat, an niederen und höheren, an grünen und nichtgrünen, an positiv und negativ heliotropischen Objecten und ebenso an Organen beobachtet, in denen zur Erweckung der Wachstumsthätigkeit, also zur Herstellung des phototonischen Zustandes, der Lichtreiz nothwendig ist (II, p. 405)<sup>3)</sup>. Unter diesen Umständen wird natürlich durch die Beleuchtung, in Folge der Aufhebung der partiellen oder totalen Dunkelstarre, zunächst eine Beschleunigung des Wachsens verursacht. Es ist auch schon hervorgehoben (II, p. 99), dass als Resultate aus dieser phototonischen Wirkung einerseits und der mit der Lichtintensität steigenden Wachstumshemmung andererseits, die Zuwachsbewegung und somit die Blattgrösse bei einer gewissen Beleuchtung am ansehnlichsten ausfallen muss. Ist dagegen keine phototonische Wirkung nöthig, so wird man im allgemeinen die grösste Wachstumsschnelligkeit im Dunkeln erwarten dürfen. Dieserhalb nehmen die etiolirenden Stengel etc. vieler Pflanzen im Dunkeln schneller an Länge zu und erreichen, zum Theil unterstützt durch eine längere Dauer des Wachsens, eine ansehnlichere Länge als am Licht.

Da aber das Wachstum immer aus dem Zusammengreifen verschiedener Factoren resultirt, die nach dem Wechsel der Beleuchtung sogleich oder mit der

1) Ueber Schattenpflanzen vgl. Bd. I, p. 344. Ueber Algen, Berthold, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 369; Ewart, Annals of Bot. 1898, Bd. 12, p. 364; West, ibid. p. 33. Die Literatur über Bacterien ist bei Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. I, p. 444; Migula, Syst. d. Bacter. 1897, Bd. I, p. 361 zusammengestellt. Ueber Hefe vgl. Lohmann, Einfluss intensiven Lichtes auf die Zelltheilung von Saccharomyces. Rostock 1896, p. 74. — Ueber Pilze vgl. die Notizen II, p. 403. — Siehe ferner II, § 69.

2) Wiesner, Ueber die heliotropisch. Erscheinungen im Pflanzenreich 1878, I, p. 37; 1880, II, p. 13. Vgl. die Kritik bei Oltmanns, Flora 1897, p. 20.

3) Ueber Blätter vgl. Prantl, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 374; G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 228.

Zeit in einem ungleichen Verhältniss beeinflusst werden, so muss die Curve, durch welche die Abhängigkeit der Zuwachsbewegung von der Beleuchtung dargestellt wird, nicht in allen Fällen übereinstimmend ausfallen. Es ist also wohl möglich, dass die Curve selbst dann secundäre Maxima und Minima<sup>1)</sup> aufzuweisen hat, wenn eine phototonische Anregung oder eine nahrungsbereitende Wirkung des Lichtes nicht in Betracht kommen. Ausserdem ist immer zu bedenken, dass die optimale Gesamtleistung der Pflanze nicht nur von einer möglichst intensiven Wachstumsthätigkeit, sondern von dem harmonischen Zusammenwirken der gesammten Partialfunctionen abhängt. Dieserhalb giebt es auch für eine jede lichtbedürftige Pflanze in Bezug auf das Licht ein ökologisches Optimum, das im allgemeinen nicht im intensiven Sonnenlicht, sondern zumeist in einem hellen, diffusen, oder bei den Schattenpflanzen sogar in einem mässigen diffusen Licht zu suchen ist<sup>2)</sup>. Ueber die Standortsverhältnisse und die Einrichtungen, durch welche in der Natur der Lichtgenuss der Pflanze und ihrer Organe regulirt wird, hat Wiesner (l. c.) nähere Studien angestellt, aus denen auch zu ersehen ist, dass immer nur ein Bruchtheil des zugestrahlten Lichtes wirklich ausgenutzt wird.

Die Wachstumsschnelligkeit wird in der phototonischen Pflanze (wir sehen also von der secundär eintretenden Dunkelstarre ab) durch den Beleuchtungswechsel viel weniger beeinflusst, als durch den Temperaturwechsel. Denn selbst bei dem Uebergang von einer hellen Beleuchtung zu voller Finsterniss oder umgekehrt, wird die Wachstumsschnelligkeit gewöhnlich nur um 5—30 Proc., selten um 50 Proc. oder mehr beschleunigt, resp. verlangsamt, und bei schwächerem Beleuchtungswechsel lässt sich eine Reaction nicht immer nachweisen. Ferner bewirkt eine Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur fast augenblicklich eine Veränderung der Wachstumsschnelligkeit, während bei einem ansehnlichen Lichtwechsel eine solche Veränderung, sogar an den reactionsfähigsten Objecten, gewöhnlich erst nach 10—30 Min. nachweisbar ist. Auch werden wir noch bei der Besprechung der Tagesperiode der Zuwachsbewegung (II, § 58) hören, dass nach einem Lichtwechsel der dem neuen Beleuchtungsverhältniss entsprechende Gleichgewichtszustand nicht selten erst nach 4—12 Stunden erreicht wird. Neben dieser allmählichen Verschiebung der Wachstumsschnelligkeit scheint durch einen plötzlichen Beleuchtungswechsel der Regel nach keine auffällige transitorische Reaction veranlasst zu werden. Eine solche spielt aber bei den photonastischen Bewegungen mit, in denen die Reaction auf einen Beleuchtungswechsel zum Theil schnell eintritt (II, Kap. XII, vgl. ferner II, Kap. XIV Schreckbewegungen; II, Kap. XV Protoplasmaströmungen. Ueber transitorische Reaction bei Temperaturwechsel siehe II, p. 80).

1) Ein solches glaubt Wiesner (l. c. 1880, II, p. 45) in den schon erwähnten Versuchen beobachtet zu haben, in welchen es aber fraglich ist, ob der Effect nur auf die Wirkung der Lichtstrahlen zu schieben ist.

2) Vgl. Bd. I, p. 342; II, p. 78. Wiesner, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1893, Bd. 102, p. 294; 1895, Bd. 104, I, p. 605; 1900, Bd. 109, I, p. 436; Ber. d. bot. Gesellsch. Generalvslg. 1894, p. (78); Denkschrift. d. Wien. Akad. 1896, Bd. 64, p. 73; 1898, Bd. 67, p. 4; Schimper, Pflanzengeographie 1896, p. 64. Zur Abschätzung der herrschenden Lichtintensität wird von Wiesner der Grad der Schwärzung eines photographischen Papiers benutzt.

Der Einfluss der Beleuchtung auf die Zuwachsbewegung wurde von Sachs<sup>1)</sup>, Baranetzky<sup>2)</sup> (Sprosse), Prantl<sup>3)</sup>, Stebler<sup>4)</sup> (Blätter), Strehl<sup>5)</sup> (Wurzeln) in Verbindung mit der täglichen Wachstumsperiodicität studirt. (Ueber diese siehe II, § 58.) Auch wurde theilweise schon von diesen Forschern, ferner von Reinke<sup>6)</sup>, Vines<sup>7)</sup>, Godlewski<sup>8)</sup>, Stammeroff<sup>9)</sup> verfolgt, in wie weit eine Verdunkelung oder Erhellung nach kürzerer Zeit eine Beschleunigung oder Verlangsamung der Zuwachsbewegung veranlasst. In den meisten Fällen wurde ein der ausgesprochenen Regel entsprechendes Resultat erhalten. Ein solches wird sich bei genügender Veränderung der Beleuchtung voraussichtlich auch für diejenigen Objecte ergeben, die in den bisherigen Versuchen auf einen Beleuchtungswechsel nicht sicher reagierten. Von H. Müller<sup>10)</sup> und Wiesner<sup>11)</sup> wurde für negativ heliotropische Luftwurzeln, von Fr. Darwin<sup>12)</sup> für die Wurzeln von *Sinapis alba*, von Stammeroff (l. c. p. 149) für die Rhizoiden von *Marchantia* ermittelt, dass die negativ

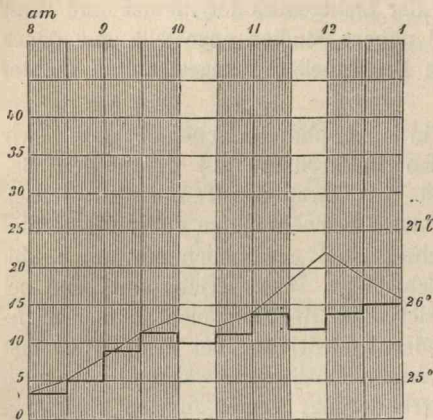


Fig. 21.

und dessen Zuwachs mikrometrisch bestimmt wurde. In der Figur geben die Zahlen 0, 5, 10 u. s. w. die Zuwächse in Theilstriehen des Ocularmikrometers, die rechts stehenden Zahlen die Temperatur an, deren Gang durch die schwach aus-

heliotropischen Organe (II, Kap. XIII) ebenso wie die positiv heliotropischen reagiren. In einem Versuche Darwin's (l. c. p. 526) mit der Wurzel von *Sinapis alba*, in welchem der Zuwachs mikroskopisch gemessen wurde (vgl. II, p. 22), stellte sich der mittlere stündliche Zuwachs bei Beleuchtung zwischen 8 U. 38 Min. und 12 U. 8 Min. Morgens auf 0,514 mm, im Dunklen zwischen 12 U. 8 Min. und 5 U. 25 Min. Nachm. auf 0,992 mm. Nun wurde wieder beleuchtet und es wurde dann zwischen 6 U. 40 Min. und 8 U. 25 Min. Abends ein mittlerer Zuwachs von 0,583 mm gefunden.

In Figur 21 ist das Resultat eines Versuchs von Vines (l. c. p. 138) mit *Phycomyces nitens* dargestellt, der auf mit Zuckerlösung getränktem Brot cultivirt

- 1) Sachs, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. I, p. 99.
- 2) Baranetzky, Die tägliche Periodicität im Längenwachstum 1879. (Sep. a. Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg, Bd. 27.)
- 3) Prantl, Arbeit d. Bot. Instit. in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 374.
- 4) Stebler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1878, Bd. 11, p. 47.
- 5) Strehl, Unters. ü. d. Längenwachstum d. Wurzel u. des hypocotyl. Gliedes 1874, p. 49.
- 6) Reinke, Bot. Ztg. 1876, p. 139.
- 7) Vines, Arbeit. d. Bot. Inst. zu Würzburg 1878, Bd. 2, p. 137.
- 8) Godlewski, Anzeig. d. Akad. d. Wissensch. zu Krakau 1890, p. 169.
- 9) K. Stammeroff, Flora 1897, p. 149 (Pilze, Pollenschläuche, Rhizoiden). Ueber Pollenschläuche siehe auch Mangin, Bot. Centrabl. 1887, Bd. 32, p. 68; Kny, Sitzungsber. d. bot. Vereins d. Mark Brandenburg, 12. Juni 1884; Strasburger, Befruchtung u. Zelltheilung 1877, p. 23. Ueber Pilze Einiges in der p. 402 citirten Literatur.
- 10) H. Müller, Flora 1876, p. 95.
- 11) Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen 1880, II, p. 17.
- 12) Fr. Darwin, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1880, Bd. 1, p. 521.



gezogene Curve repräsentirt wird. Wie man sieht, wird durch die halbstündige Beleuchtungszeit (10—10<sup>1</sup>/<sub>2</sub> und 11<sup>1</sup>/<sub>2</sub>—12 Uhr) jedesmal eine Verlangsamung der (durch die Treppencurve dargestellten) Zuwachsbewegung erzielt. (Ueber die grosse Periode siehe Fig. 4, p. 12.)

Dass auch die Wurzeln in dauernder Finsterniss schneller wachsen als bei Beleuchtung (Tageswechsel), lehren u. a. die Versuche v. Wolkoff's<sup>1)</sup>, der für je 12 Keimwurzeln von *Pisum sativum* folgende Zuwachse fand:

	Im Finstern	Im diffusen Licht
am 1. Tag	495 mm	464 mm
> 2. >	239 >	153 >
> 3. >	250 >	210 >
> 4. >	126 >	113 >
> 5. >	113 >	78 >
in 5 Tagen	923 mm	745 mm

Den Einfluss der verminderten Beleuchtung veranschaulichen die Experimente Morgen's<sup>2)</sup>, in denen die Keimpflanzen von *Lepidium sativum* zwischen dem 7. Februar und 8. März in verschiedener Distanz vom Fenster erzogen wurden. Wie man sieht, nimmt die Länge des hypocotylen Gliedes mit der Abnahme der Helligkeit zu, obgleich die Nahrungsproduction und das Trockengewicht abnehmen (Col. II). Offenbar ist durch das geförderte Wachstum des Hypocotyls in Verbindung mit dem Nahrungsmangel die Verringerung des Wurzelwachsthums bei Abnahme der Beleuchtung verursacht.

Standort der Pflanzen	Trockengewicht von 100 Pflanzen gr	Durchschnittliche Länge	
		des hypocotylen Gliedes cm	der Wurzel cm
Am Fenster . . .	0,228	4,36	6,70
1 m vom Fenster .	0,150	3,05	5,40
2 m vom Fenster .	0,120	3,20	3,20
3 m vom Fenster .	0,108	3,15	3,95
Halbdunkel. . . .	0,096	3,60	3,40

Durch den täglichen Beleuchtungswechsel wird eine tägliche Periodicität der Zuwachsthätigkeit (II, § 58; Schlafbewegungen II, Kap. XII), sowie aller derjenigen Vorgänge verursacht, die vom Lichte abhängen oder durch dieses beeinflusst werden. So bringt es die kurze Entwicklungsperiode von *Pilobolus microsporus* mit sich, dass die durch das Tageslicht inducirte Sporangienbildung

1) v. Wolkoff, mitgetheilt in Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 808.

2) Morgen, Bot. Ztg. 1877, p. 588, Tab. IIIa, Vers. III.

während der Nacht zur Ausbildung kommt<sup>1)</sup>, und aus analogen Gründen fällt bei *Coprinus stercorearius* die Fortbildung des Hutes und die Streckung des Hutstieles normalerweise in die Abend- und Nachtstunden<sup>2)</sup>. Diese Vorgänge spielen sich aber, ebenso wie die ganze Entwicklungsperiode, auch bei continuirlicher Beleuchtung ab (Gräntz l. c.). Diese hindert auch nicht die Zelltheilung von *Spirogyra*<sup>3)</sup>, die, wie bei manchen anderen Algen, gewöhnlich in den Nachtstunden eintritt. Ob diese Periodicität in autotrophen Pflanzen durch eine directe Reizwirkung des Lichtes, resp. der Lichtentziehung, oder correlativ, d. h. dadurch bewirkt wird, dass während der Inanspruchnahme durch die photosynthetische Assimilationsthätigkeit die formative Thätigkeit im Protoplasten etwas retardirt wird, ist noch nicht entschieden. Jedenfalls ist aber in diesen und anderen Fällen das Licht kein Hinderniss für die Ausführung der Zelltheilung. Auch besteht keine allgemeine Tendenz, das Wachsthum wesentlich auf die Nachtstunden zu verlegen oder die embryonalen Zellen dem Lichte zu entziehen<sup>4)</sup>. Denn thatsächlich ist in der Natur die Zuwachsbewegung in den Tagesstunden oft ansehnlicher als in der Nacht (II, § 58), und die Umhüllung der Vegetationspuncte durch die Knospenblätter, des Cambiums durch die Rinde u. s. w. ist offenbar in erster Linie als ein Schutzmittel gegen das Austrocknen und gegen mechanische Verletzungen anzusehen. Uebrigens wird die Athmungsthätigkeit und voraussichtlich der ganze Betriebsstoffwechsel durch die gewöhnlichen Beleuchtungsverhältnisse zumeist nicht erheblich beeinflusst<sup>5)</sup>.

Thatsächlich können Pflanzen bei continuirlicher Beleuchtung fortkommen, wie die sommerliche Vegetation jenseits des Polarkreises, sowie die Versuche in künstlicher constanter Beleuchtung beweisen<sup>6)</sup>. Ob aber alle Pflanzen in einer richtig regulirten, constanten Beleuchtung normal gedeihen, muss die Zukunft entscheiden. Jedenfalls wird aus verschiedenen Gründen dieselbe tägliche Lichtmenge nicht dieselbe physiologische Wirkung haben, wenn sie der Pflanze in 24 Stunden (in continuirlicher Beleuchtung) oder (bei unterbrochener Beleuchtung) in 12 Stunden oder in noch kürzerer Zeit dargeboten wird. Abgesehen von anderen Verwickelungen kann man sich z. B. vorstellen, dass bei der Vertheilung einer bestimmten Lichtmenge auf 24 Stunden nie die zum Anregen des Wachsthums nöthige Schwelle erreicht wird, oder dass bei stärkerer Beleuchtung eine Dunkelperiode nothwendig ist, um die Anlage eines Organes zu ermöglichen, das vielleicht befähigt ist, sich im Lichte fortzubilden. (Ueber Reizschwelle, intermittirende Beleuchtung u. s. w. vgl. II, Kap. XIII.)

1) Klein, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1872, Bd. 8, p. 357; Fr. Gräntz, *Einfluss d. Lichtes a. d. Entwicklung einiger Pilze* 1898, p. 6.

2) Brefeld, *Unters. ü. Schimmelpilze* 1877, Heft 3, p. 32; Gräntz, l. c. p. 23.

3) Versuche in künstlicher Beleuchtung wurden angestellt von Farnitzin, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1867—68, Bd. 6, p. 40. Strasburger (*Zellbildung u. Zelltheilung* 1880, III. Aufl., p. 171) konnte die Zelltheilungen auf den Tag verlegen, indem er *Spirogyra* Nachts unter + 5° C. abkühlte. Ueber continuirliche Beleuchtung anderer Algen siehe z. B. Klebs, *Bedingungen d. Fortpflanzung* 1896, p. 27.

4) Vgl. Sachs, *Bot. Ztg.* 1863, Beilage p. 4; *Experimentalphysiol.* 1863, p. 30.

5) Vgl. Bd. I, p. 373; Kolkwitz, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1899, Bd. 33, p. 128.

6) G. Bonnier, *Rev. général. d. Botan.* 1893, Bd. 7, p. 242, 412 (Blüthenpflanzen). — Ueber Algen u. Pilze siehe die oben citirte Literatur.

## § 26. Die Ursachen des Lichteinflusses.

Die in § 24 und 25 mitgetheilten Erfahrungen lehren, dass das Licht, wie auch schon in § 23 hervorgehoben wurde, in verschiedenartiger Weise auf die Pflanze einwirkt. Demgemäss wird immer in erster Linie zu entscheiden sein, ob es sich um die photosynthetische (nahrungsbereitende) oder um irgend eine auslösende Lichtwirkung handelt, die dann des näheren zu präcisiren ist (vgl. II, p. 85). Von den verschiedenen ausgelösten Reactionen scheint die Wachstumsbeschleunigung bei Abnahme der Beleuchtung bei allen oder doch bei der Mehrzahl der Pflanzen einzutreten, während die phototonische Wirkung (Stimmungsreiz) ebenso wenig allgemein vorhanden und nothwendig ist, wie die durch die einseitige Beleuchtung erzielten Reizungen. Naturgemäss können aber an demselben Organe diese und andere Lichtwirkungen gleichzeitig oder nach einander eintreten und in Verbindung mit den correlativen Beeinflussungen, dem Stimmungswechsel etc. zu verwickelten Combinationen und sehr verschiedenen Resultaten führen.

Bei den chlorophyllfreien Organismen (Pilzen etc.) kommt die photosynthetische Lichtwirkung überhaupt nicht in Betracht. Von dieser sind aber auch bei den autotrophen Pflanzen alle diejenigen Reactionen unabhängig, welche in der genügend mit Nahrung versehenen Pflanze eintreten. Das gilt im allgemeinen für die auffälligen formativen Erfolge, somit auch für die üblichen Etiollementserscheinungen. In der That bleiben im Dunkeln die auf den phototonischen Lichtreiz angewiesenen Blätter auch dann klein, wenn sie reichlich mit Nahrung versorgt sind<sup>1)</sup>, während sich in den Internodien die Ueberverlängerung trotz spärlicher Nahrung einstellt (II, p. 144). Demgemäss nehmen die beleuchteten Blätter und Stengel in kohlenstofffreier Luft<sup>2)</sup>, soweit es der Nahrungsvorrath erlaubt, die normale Gestalt an, obgleich die photosynthetische Production sistirt ist. Dieses Resultat erhält man ebensowohl mit einzelnen Sprossen, die nach der Einführung in kohlenstofffreie Luft von den die Kohlenstoff assimilirenden Theilen aus ernährt werden<sup>3)</sup>, als auch mit Keimpflanzen, die nach Aufzehrung der Reservestoffe den Hungertod sterben<sup>4)</sup>. Wie immer, so wird auch in diesen Fällen durch die vorhandene oder erweckte Wachsthumsthätigkeit die Verwendung und die Zufuhr der Nahrung regulatorisch gelenkt, während die beste Nahrung nichts nützt, wenn in einem Organe kein Wachsthumstreben vorhanden ist, wenn also aus irgend einem Grunde ein

1) Sachs, Bot. Ztg., Beilage p. 28; G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 212; Batalin, Bot. Ztg. 1874, p. 672.

2) Hierzu kann der Bd. I, p. 300 abgebildete Apparat dienen. Indem man diesen Apparat mit der in Fig. 20, Bd. II, p. 40 abgebildeten Zusammenstellung combinirt, kann man auch einzelne Sprosse in kohlenstofffreie Luft führen. Vgl. übrigens Vöchting, Jost l. c.

3) H. de Vries, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 120; Vöchting, Bot. Ztg. 1894, p. 113, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 178; Jost, Ber. d. bot. Ges. 1894, p. 194.

4) Godlewski, Bot. Ztg. 1879, p. 89. — Gleiches folgt auch aus dem Verhalten im blauen und rothen Licht, vgl. II, § 27.

Ruhe- oder Starrezustand besteht (I, p. 601, § 93; II, Kap. IX). Dieser wird eben durch den Lichtreiz in den auf Phototonus angewiesenen Blättern und ebenso in den Sporen der Moose und Farne (II, p. 105) aufgehoben, die deshalb bei Beleuchtung auch in kohlenstofffreier Luft keimen<sup>1)</sup>. In der That lehrt das Keimen der Farnsporen im Dunkeln bei 32 C. (II, p. 105), dass für die erste Entwicklung eine geeignete und zureichende Menge von Reservestoffen vorhanden ist. Das ist offenbar auch in den Sporen der Laubmoose der Fall, auf die der als Nahrung verwendbare Zucker zunächst als ein Reiz wirkt, der im Dunkeln das Wachsthum auslöst (II, p. 105; II, § 30).

Da aber durch die inneren Wechselbeziehungen die Wachsthumsthätigkeit in der mannigfachsten Weise regulirt wird (II, § 45), so ist von vornherein zu erwarten, dass die correlativen Beeinflussungen auch bei dem Etiolement eine Rolle mitspielen. Hierauf wurde auch bereits allgemein (II, p. 101) hingewiesen. In der That muss z. B. bei *Phaseolus* und *Mimosa* die Wachsthumsthätigkeit der beleuchteten Sprosse in den im Dunkeln befindlichen Blattanlagen eine Wachsthumshemmung verursachen, da in diesen Blattanlagen die Wachsthumsthätigkeit erweckt wird, wenn die am Licht befindlichen wachsenden Theile entfernt werden. Eine mechanische Hemmung des Wachsthums wird voraussichtlich ebenso wirken (II, § 45).

In richtiger Erwägung der Sachlage kann es nicht zweifelhaft sein, dass es sich bei dem Etiolement in erster Linie um eine Reizwirkung des Lichtes, aber nicht um einen durch Nahrungsmangel verursachten Erfolg handelt. Diese irrige Interpretation finden wir, in Bezug auf die im Dunkeln klein bleibenden Blätter, bei Sachs<sup>2)</sup>, sowie schon bei G. Kraus<sup>3)</sup>, der annimmt, dass die Blätter im Dunkeln klein bleiben, weil sie nur auf Kosten der durch die eigene Thätigkeit erzeugten Producte der Kohlenstoffassimilation wachsen können. Ebenso befinden sich diejenigen Autoren<sup>4)</sup> im Irrthum, die in dem Kleinbleiben der Blätter nur den Erfolg einer correlativen Wirkung sehen. Eine im allgemeinen richtige Auffassung des Etiolements treffen wir bei Godlewski<sup>5)</sup>, und bereits in der ersten Auflage dieses Buches (Bd. II, § 32) ist der Gesammtheit der maassgebenden und mitwirkenden Factoren in gebührender Weise Rechnung getragen. Selbstverständlich kann auch durch Nahrungsmangel die Wachsthumsthätigkeit eingeengt und somit z. B. durch Entziehung der Kohlenstoff, trotz der Beleuchtung, die Bildung von Blüten bei Phanerogamen<sup>6)</sup> oder von Sexualorganen bei *Vaucheria*<sup>7)</sup> ganz oder theilweise unterdrückt werden. Auch ist es nicht auffallend, dass (wie in so vielen Fällen) ein Blatt nach einiger Zeit zu Grunde geht, wenn es im ausgewachsenen Zustand

1) F. de Forest Heald, Gametophytic Regeneration. Leipz. Dissert. 1897, p. 47.

2) Sachs, Vorlesungen ü. Pflanzenphysiol. 1887, II. Aufl., p. 341. Vgl. dieses Buch Bd. II, p. 101.

3) G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 212. — Die Annahme Batailin's (Bot. Ztg. 1874, p. 674), das Unterbleiben der Zelltheilung im Dunkeln sei die Ursache des Kleinbleibens der Blätter, bedarf keiner Discussion. Vgl. Bd. II, Kap. III.

4) C. Kraus, Flora 1878, p. 445; Mer, Bullet. d. l. soc. bot. d. France 1875, Bd. 22, p. 190; Rzentowsky, Botan. Jahreshb. 1876, p. 745.

5) Godlewski, Bot. Ztg. 1879, p. 413.

6) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 178.

7) Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 19, 103.

dauernd verdunkelt wird, oder wenn ihm durch Abschneiden der Kohlensäurezufuhr unmöglich gemacht wird, am Licht seine normale Thätigkeit auszuüben<sup>1)</sup>.

Die mitgetheilten Thatsachen bringen auch Beispiele dafür, dass die Reactionsfähigkeit der Pflanze gegenüber dem Lichte durch die äusseren<sup>2)</sup> und inneren Bedingungen mehr oder weniger modificirt wird. Hier sei nur noch erwähnt, dass auch die Wasserversorgung und die Temperaturverhältnisse einen gewissen und theilweise einen erheblichen Einfluss auf die Etiolementerscheinungen ausüben. Uebrigens können gewisse Algen, die normalerweise auf die photosynthetische Lichtwirkung angewiesen sind, bei Darbietung einer geeigneten Nahrung im Dunkeln gedeihen (I, § 64).

Während bei gleicher Beleuchtung die Länge der Internodien von *Taraxacum* bei reichlicher oder spärlicher Wasserversorgung nur mässig differirt, fällt dieselbe u. a. bei *Sempervivum*, *Taraxacum officinale* u. s. w. in feuchter Luft erheblich grösser aus<sup>3)</sup>. Uebrigens ist noch zu entscheiden, ob dieses geförderte Wachstum allein von dem Turgescenzzustand, oder auch von einer Reizwirkung abhängt, die durch die Transpiration und die hiermit verknüpfte Inanspruchnahme erzielt wird (II, § 34). Jedenfalls ist aber Palladin<sup>4)</sup> im Unrecht, wenn er das Licht wesentlich nur durch die Transpiration wirken lässt, die doch nur einen mitwirkenden Factor ausmacht, bei dessen Constanz die formativen Lichtwirkungen fort dauern.

Wie schon bemerkt (II, p. 93) pflegt durch niedrige Temperatur die Streckung der Internodien vermindert zu werden. Da zudem in dem alpinen Klima die Temperatur jeden Abend (ebenso an trüben Tagen) erheblich und oft bis zum Gefrierpunct sinkt, das Wachstum also nur oder doch wesentlich am Tage, also bei starker Beleuchtung stattfindet, so ist es verständlich, dass die Pflanze unter diesen Umständen einen gedrungeneren Habitus annimmt, dessen Ausbildung auch durch die lebhaftere Transpiration während der Wachstumszeit begünstigt wird. In den nördlichen Gegenden aber wird ein ähnlicher Effect durch die lange Dauer des Tages erzielt. Thatsächlich nehmen die alpinen Pflanzen in der Ebene einen ähnlichen Habitus an wie in den Alpen, wenn sie während der Nacht stark abgekühlt oder in continuirlicher Beleuchtung cultivirt werden<sup>5)</sup>. Es genügt schon, die Pflanze jeden Abend in den Eisschrank und des Morgens wieder in gute Beleuchtung zu bringen, um z. B. Edelweiss in ähnlicher Wuchsform wie an den alpinen Standorten zu erhalten.

1) Vöchting, Bot. Ztg. 1891, p. 440; Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 27, p. 450, 478; Mac Dougal, Bot. Ztg. 1897, p. 162; Teodoresco, Rev. général. d. Botan. 1899, Bd. 41, p. 463. Ueber Inactivirung der Chlorophyllkörner vgl. Bd. I, § 38.

2) Einige weitere Beispiele bei Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 403, 434 u. s. w.

3) Wiesner, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1893, Bd. 102, I, p. 327; Bericht d. bot. Gesellsch. 1894, p. 46; Godlewski, Anzeig. d. Akad. d. Wiss. zu Krakau 1890, p. 470; W. Brenner, Flora 1900, p. 337.

4) Palladin, Rev. général. d. Bot. 1893, Bd. 2, p. 470.

5) Bonnier, Rev. général. 1890, Bd. 2, p. 513; 1895, Bd. 7, p. 412; Annal. d. scienc. naturell. 1894, VII. sér., Bd. 20, p. 217; Compt. rend. 1898, Bd. 422, p. 307; Pfeffer, Physiol. I. Aufl. Bd. 2, p. 406; Kerner, Pflanzenleben 1894, Bd. 2, p. 494; Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 739, 733; Curtel, Rev. général. 1890, Bd. 2, p. 46; Stenström, Flora 1895, p. 145 (p. 155 ist auch das Ausmaass der Sonnenstrahlung behandelt). Ueber die anatomischen Verhältnisse der alpinen Pflanzen vgl. Bonnier l. c. und die bei Haberlandt, Physiol. Anatom. 1896, II. Aufl., p. 260, cit. Literatur.

So wenig wie in anderen Reizvorgängen vermögen wir auch die nächsten (auslösenden) Lichtwirkungen und die Reaktionsketten zu präcisiren, die zu einer allgemeinen oder localisirten Beschleunigung oder Retardirung des Wachstums führen. Soviel ist indess gewiss, dass im Dunkeln der Turgor nicht höher ist, als am Licht, dass also die Ueberverlängerung der etiolirenden Organe nicht durch eine Turgorsteigerung verursacht wird<sup>1)</sup>. In den etiolirenden Organen sind ferner die Zellwände nicht bis zur Elasticitätsgrenze in Anspruch genommen, wie die Sistirung des Wachstums bei Entziehung des Sauerstoffs beweist (II, § 8). Dasselbe lehren auch die dunkelstarrten etiolirten Blätter, in denen durch einen Lichtreiz die Wachstumsthätigkeit erweckt wird, ohne dass der Turgor gesteigert oder die elastischen Eigenschaften der Zellwand modificirt werden<sup>2)</sup>. Uebrigens wurde früher (II, Kap. II) allgemein dargethan, dass zur Sistirung und Regulirung des Flächenwachstums weder eine Verdickung, noch eine Verholzung oder eine sonstige Metamorphose der Zellwand nothwendig ist, dass diese und andere Veränderungen vielmehr in erster Linie dazu dienen, die Wandungen der ausgewachsenen Zellen ihren Zielen und Aufgaben gemäss auszugestalten. Jedenfalls werden diese Veränderungen immer durch die vitale Thätigkeit vollbracht, und bei einer Lichtwirkung handelt es sich stets nur um die Folgen einer Reizwirkung, also nicht um eine directe mechanische Beeinflussung der Zellwand durch die Beleuchtung.

So lange die Wachstumsmechanik unzureichend aufgeheilt ist, darf man nicht hoffen, eine tiefere Einsicht in die Mechanik der photomorphotischen Vorgänge zu gewinnen. Ebenso ist es zur Zeit unmöglich, die nächsten Reizwirkungen des Lichtes zu präcisiren oder auch nur festzustellen, ob es sich dabei etwa um eine Constellationsverschiebung, um eine chemische Action oder um irgend einen anderen Vorgang im Protoplasten handelt<sup>3)</sup>. Es ist in der That eine Selbsttäuschung, wenn man glaubt, es sei irgend eine Erklärung oder Einsicht mit der Annahme gewonnen, das Licht vermindere die Beweglichkeit der Micellen des Protoplasmas und verursache dadurch die Verlangsamung des Wachstums<sup>4)</sup>.

1) Eine solche wurde als Ursache des Etiolements angesehen von de Vries, Bot. Ztg. 1879, p. 852. Dass aber in Wirklichkeit eine Turgorsteigerung nicht eintritt, wurde von Weng (Pfeffer, Pflanzenphysiol. 1884, I. Aufl., Bd. II, p. 145) erkannt und bestätigt von de Vries, Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, Bd. 14, p. 364; Wortmann, Bot. Ztg. 1889, p. 296; Stange, Bot. Ztg. 1892, p. 442. Vgl. auch E. B. Copeland, Einfluss von Licht und Temperatur auf den Turgor. Haller Dissert. 1896, p. 53. Ueber die Bedeutung des Turgors etc. für Wachsen vgl. Bd. II, Kap. II. — Die photonastischen Bewegungen in den Gelenken lehren übrigens, dass durch Beleuchtung in gewissen Fällen eine erhebliche Turgorsenkung veranlasst werden kann (II, Kap. XII). Welche Ursachen das Schlafwerden des Hutes von Coprinus im Dunkeln und die Wiedergewinnung des Turgors im Licht bedingen, ist näher zu untersuchen. Vgl. Brefeld, Botan. Unters. ü. Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 114; Gräntz, Einfluss d. Lichtes a. d. Entwicklung einiger Pilze 1898, p. 34.

2) Godlewski (Anzeig. d. Akad. d. Wiss. zu Krakau 1890, p. 287) fand in den etiolirenden und nicht etiolirenden Organen dieselbe Turgordehnung der Zellhaut.

3) Auch aus dem Einfluss des Lichtes auf Plasmodien u. s. w. (II, Kap. XIV) ist kein bestimmter Schluss zu ziehen. Vgl. auch über heliotropische Reizung, II, Kap. XIII. — Dass der Betriebsstoffwechsel durch Licht zumeist nicht erheblich modificirt wird, ist schon II, p. 112 erwähnt. Die durch den Mangel und den Ueberfluss an Nahrung bedingten Erfolge bleiben hier unberücksichtigt.

4) Vines, Arbeit. d. Bot. Institut. zu Würzburg 1878, Bd. I, p. 144.

## § 27. Die Wirkung der Strahlen verschiedener Wellenlänge.

Während die Wirkung des gemischten Lichtes in der Kohlensäureassimilation vorwiegend den schwächer brechbaren Strahlen zufällt (I, § 60), ist die Beeinflussung der Wachstums- und Bewegungsvorgänge (Phototonus, Photomorphosen, Phototropismus, Phototaxis, Plasmabewegungen etc.) in den meisten Fällen hauptsächlich durch die stärker brechbaren Strahlen (blau-ultraviolett) bedingt. In diesen, also z. B. hinter einer Lösung von Kupferoxydammoniak (vgl. I, p. 336), fallen (genügende Nahrung vorausgesetzt) Wachstum und Gestaltung ähnlich aus, wie in dem etwas geschwächten gemischten Licht, während bei Ausschluss der blauen-ultravioletten Strahlen, in dem durch eine Lösung von Kaliumbichromat passirenden rothgelben Licht, die Pflanzen zwar ergrünen, in ihrer Gestaltung aber den im Dunkeln oder bei sehr geringem Lichtzutritt erwachsenen Pflanzen gleichen<sup>1</sup>). Dasselbe ist bei den meisten etiolirenden Pilzen der Fall, unter denen sich z. B. *Pilobolus microsporus* und *Coprinus* in Bezug auf die Anlage und Ausbildung des Sporangiums, bezw. des Hutes hinter Kaliumbichromat (im gelbrothen Licht) wie im Dunkeln, hinter Kupferoxydammoniak (im blauen Licht) wie am Tageslicht verhalten<sup>2</sup>). In diesem Falle handelt es sich um Bildungsprocesse, die auf Beleuchtung angewiesen sind, während natürlich diejenigen Processe, die durch Lichtentziehung begünstigt werden, im blauen Licht gehemmt, im gelbrothen Licht gefördert werden. Darauf beruht es u. a., dass nach J. Klein<sup>3</sup>) die Sporenbildung von *Botrytis cinerea*, nach Klebs<sup>4</sup>) die Zoosporenbildung von *Vaucheria* durch Verdunkelung und ebenso durch Ausschluss der blauen Strahlen (im gelbrothen Licht) veranlasst werden. Auch beruht auf dem Gehalt an blauen-ultravioletten Strahlen die hemmende und tödtliche Wirkung, die das gemischte Licht auf Bacterien und, bei genügender Lichtconcentration, auf alle Pflanzen ausübt (II, § 69).

1) Sachs, Bot. Ztg. 1864, p. 374; G. Kraus, ebd. 1876, p. 505; Vines, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1878, Bd. I, p. 120, 139; Wiesner, Sitzgsb. d. Wien. Akad. 1893, Bd. 102, I, p. 322; M. E. Teodoresco, Annal. d. scienc. naturell. 1899, VIII. sér., Bd. 10, p. 140. Die übrige Lit. ist an diesen Stellen angegeben. Arbeiten, in denen die Trockensubstanz bestimmt wurde, sind in Bd. I, p. 338 citirt. Das im Text Gesagte bezieht sich auch auf die anatomischen Verhältnisse, die insbesondere von Teodoresco studirt wurden, z. Th. auch schon von Rauwenhoff, Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI. sér., Bd. 5, p. 282. — Die ersten und der Hauptsache nach richtigen Beobachtungen sind die von Senebier, Phys.-chem. Abhdlg. 1785, Bd. 2, p. 29; Physiol. végétal. 1800, Bd. 4, p. 273. — Ueber die Methodik vgl. Bd. I, p. 336.

2) Brefeld, Bot. Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 96; 1889, VIII, p. 290; F. Gräntz, Ueber d. Einwirkung d. Lichts auf Pilze 1898, p. 18, 29; Lendner, Annal. d. scienc. naturell. 1897, VIII. sér., Bd. 3, p. 63. — Elfving, Einwirkung d. Lichtes auf Pilze 1890, p. 43. Vgl. Bd. II, § 24. — Ueber die wachstumshemmende Wirkung der blauen Spectralhälfte siehe Vines, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 139.

3) J. Klein, Bot. Ztg. 1885, p. 6.

4) Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 23, 35.

Von dieser Regel giebt es indess Ausnahmen. So fallen nach G. Kraus<sup>1)</sup> die Perithecenträger von *Claviceps microcephala* im gelbrothen und blauen Licht gleich lang, aber kürzer als im Dunkeln aus. Ferner keimen die Sporen der Farne<sup>2)</sup> und der Moose<sup>3)</sup> in den schwächer brechbaren, aber nicht in den stärker brechbaren Strahlen. Dass aber die gelbrothen Strahlen nicht durch Nahrungsproduction, sondern als ein anregender Reiz wirken, folgt daraus, dass die Keimung auch bei Ausschluss von Kohlensäure stattfindet und dass die Sporen für die erste Entwicklung eine zureichende Menge von Nährstoffen enthalten (II, § 24).

Im allgemeinen scheint übrigens die formative Wirkung der rothen und überhaupt der minder brechbaren Strahlen etwas ansehnlicher zu sein, als die heliotropische Wirkung (II, Kap. XIII). Denn diese wird in dem gelbrothen Licht öfters vermisst, während, wenigstens an den grünen Pflanzen, ein gewisser formativer Effect immer vorhanden zu sein scheint, wenn man die im Dunkeln und im gelbrothen Licht cultivirten Pflanzen vergleicht. Jedoch verhalten sich *Pilobolus* und *Coprinus* in den minder brechbaren Strahlen wie in völliger Finsterniss (II, § 24).

Mit der heliotropischen Wirkungslosigkeit oder geringen Wirkung der grünen oder gelben Strahlen stimmt die Erfahrung, dass nach Teodoresco (l. c. p. 208, 240 etc.) Wachstum und Gestaltung im monochromatischen grünen Licht ähnlich wie im Dunkeln auszufallen pflegen. Allerdings soll durch die grünen Strahlen nach Bert<sup>4)</sup> und nach G. Kraus<sup>5)</sup> der Eintritt der Dunkelstarre und das Absterben von *Mimosa pudica* beschleunigt und nach Kraus ferner bewirkt werden, dass die Perithecenträger von *Claviceps microcephala* viel kürzer bleiben als im gelbrothen, im blauen Licht und im Dunkeln. Zwar ist es aus verschiedenen Gründen sehr wohl möglich, dass bei isolirter Wirkung der grünen Strahlen eine Schädigung eintritt. Indess bedürfen obige Angaben einer näheren kritischen Prüfung, in der auch festzustellen sein wird, ob die Schädigung sich erst mit der Zeit einstellt und ob eine Uebertragung in grünes Licht zunächst ebenso wirkt wie eine Verdunkelung. Ueberhaupt müssen fernerhin, besser als es bisher geschah, die primäre Wirkung der verschiedenartigen Lichtstrahlen und die Folgen des verlängerten Aufenthaltes im farbigen Licht auseinandergehalten werden. Möglich, dass sich dann bei dem Vergleich der primären Wirkung auf die Zuwachsbewegung und des heliotropischen Effects eine grössere Uebereinstimmung der diesbezüglichen Curven ergibt, die indess keineswegs

1) G. Kraus, Bot. Ztg. 1876, p. 503. Nach Sorokin (Bot. Jahresb. 1874, p. 216) sollen sich einige Pilze im blauen Licht schlechter als im Dunkeln entwickelt haben. Ueber Verschiedenheiten der Curven für Kohlensäureassimilation siehe Bd. I, § 60, der heliotropischen Wirkung Bd. II, Kap. XIII.

2) Borodin, Bullet. d. l'Academ. d. St. Pétersbourg 1868, Bd. 43, p. 436.

3) F. de Forest Heald, Gametophyt. Regeneration 1897, p. 47, 64.

4) P. Bert, Mém. d. l'Acad. d. sc. phys. et naturell. d. Bordeaux 1870, Bd. 7, p. 28, Compt. rend. 1878, Bd. 87, p. 695. Vgl. auch die Bd. I, p. 338 und bei Teodoresco citirte Literatur.

5) G. Kraus, Bot. Ztg. 1876, p. 508. Kraus benutzte alkoholische Lösung von Kupferchlorid, während Bert und Teodoresco (l. c. p. 169) farbige Scheiben anwandten. — Hinter einer Chlorophylllösung entwickeln sich nach Gerland (Annal. d. Phys. u. Chem. 1878, Bd. 448, p. 108) die Pflanzen wie in einem gedämpften Tageslicht.



coincidiren müssen, da die heliotropische Reizung eine Unterschiedsempfindung, also eine besondere Sensibilität voraussetzt und demgemäss auch nicht in allen Organen zu finden ist.

Da, soweit bekannt, auch den ultravioletten Strahlen zumeist eine hohe formative Wirksamkeit zukommt, so muss diese durch die Beseitigung der ultravioletten Strahlen im Tageslicht etwas vermindert werden. Jedoch werden auch in dem von den ultravioletten Strahlen befreiten Tageslicht das Sporangium von *Pilobolus*, der Hut von *Coprinus*<sup>1)</sup> sowie die Sexualorgane von *Vaucheria*<sup>2)</sup> deshalb ausgebildet, weil schon durch die violetten-blauen Strahlen eine genügende Reizung ausgeübt wird. Dieserhalb macht sich auch bei Blütenpflanzen der Mangel der ultravioletten Strahlen zunächst nicht bemerklich, hat aber auf die Gesamtentwicklung offenbar einen gewissen Einfluss, da nach einigen Beobachtungen bei gewissen Pflanzen durch den Mangel der ultravioletten Strahlen eine verminderte Production von Blüten veranlasst wird.

Als Sachs<sup>3)</sup> *Tropaeolum majus* in Kästen hinter Cüvetten cultivirte, von denen die eine mit Wasser, die andere zur Wegnahme der ultravioletten Strahlen mit einer Lösung von Chininsulfat gefüllt war, erhielt er im letzteren Falle nur wenige, im ersteren Falle zahlreiche Blüten. Mit dieser Pflanze erhielt ein ähnliches Resultat C. de Candolle<sup>4)</sup>, der einen minder grossen Unterschied beobachtete, als er *Lobelia Erinus* hinter Chininsulfat oder hinter Aesculinlösung erzog. Man ist aber nicht berechtigt, aus diesen Resultaten, wie es Sachs thut, auf eine directe Begünstigung der Blütenbildung durch die ultravioletten Strahlen zu schliessen<sup>5)</sup>, weil einmal die Reaction nicht allgemein eintritt, und weil ferner nachweislich schon die Modification der vegetativen Thätigkeit die Reduction oder das Ausbleiben der Blütenbildung zur Folge haben kann (II, p. 104). In der That sollen durch den Ausschluss der ultravioletten Strahlen das Gedeihen und nach de Candolle (l. c.) auch die Production von Trockensubstanz merklich beeinträchtigt werden. Es ist auch denkbar, dass ein ähnliches Resultat durch den partiellen oder gänzlichen Ausschluss der violetten-blauen Strahlen oder durch eine gleichmässige Verminderung aller stärker brechbaren Strahlen im Tageslicht erzielt wird.

Wie sich schon aus Obigem ergibt, ist es oft schwierig, die directe und indirecte Bedeutung der verschiedenartigen Strahlen in den vom Licht abhängigen Functionen festzustellen. Bei derselben Pflanze scheint indess der Regel nach denjenigen Strahlen, welche die Zuwachsbewegung in der phototonischen Pflanze am stärksten beeinflussen (also den stärker brechbaren Strahlen), auch die ansehnlichste phototonische und formative Wirkung zuzukommen. Eine Aus-

1) F. Gräntz, l. c. p. 19, 29. Siehe auch Lendner, l. c. p. 61. Nach Elfving, (l. c. p. 40) soll bei Pilzen die Erntemasse bei Ausschluss der ultravioletten Strahlen zunehmen.

2) Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 110. Vgl. auch M. E. Pennigton, Contribut. of the Botan. Laboratory of the Univers. of Pennsylvania 1897, Bd. I, p. 250.

3) Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1887, Bd. III, p. 372. Ueber Sachs, Ansicht über die blütenbildende Substanz vgl. II, § 54.

4) C. de Candolle, Archiv d. scienc. phys. et naturell. d. Genève 1892, Bd. 28, p. 265.

5) Vgl. auch Klebs, Probleme d. Fortpflanzung 1893, p. 18; Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 204.

nahme findet sich aber bei den Farnen und Moosen insofern, als in den Sporen das Wachsthum durch die schwächer brechbaren Strahlen des Sonnenspectrums angeregt wird (II, p. 418), während die wachstumsthätige Pflanze augenscheinlich in üblicher Weise vorwiegend auf die stärker brechbaren Strahlen reagirt.

Da aber die relative Wirksamkeit der einzelnen Spectralbezirke nicht näher ermittelt ist, so lässt sich nicht entscheiden, ob thatsächlich die Curven für die retardirende, formative und phototonische Wirkung völlig übereinstimmen. Auch kann man nur im allgemeinen sagen, dass eine Aehnlichkeit zwischen den soeben genannten und den heliotropischen Wirkungen (II, Kap. XIII) insofern besteht, als die diesbezüglichen Curven von dem Hauptmaximum in den stärker brechbaren Strahlen gegen die Abscissenachse fallen und diese in dem grünen oder gelben Spectralbezirk beinahe oder ganz erreichen. Vielfach, aber nicht immer, erhebt sich dann die Curve zu einem zweiten, geringeren Maximum. In dieser Hinsicht scheinen aber bei derselben Pflanze Unterschiede in Bezug auf die Partialfunctionen bestehen zu können, denn bei *Pilobolus crystallinus* vermögen z. B. die gelbrothen Strahlen die heliotropische Krümmung, aber nicht die Bildung des Sporangiums zu veranlassen<sup>1)</sup>.

Soweit die vorliegenden Untersuchungen ein Urtheil gestatten, scheinen für dieselbe Pflanze durch ähnliche Curven die Wirkungen der Spectralbezirke auf die heliotropischen und phototactischen Bewegungen (II, Kap. XIII, XIV), auf die Bewegungen im Protoplasma (incl. Bewegung der Chlorophyllkörper, II, Kap. XV), sowie auf die durch Wachsthum oder Variation (Turgorwechsel) ausgeführten photonastischen Bewegungen (II, Kap. XII) dargestellt zu werden. Dagegen haben gerade die minder brechbaren Strahlen die ansehnlichste photosynthetische Wirkung (I, § 60). In diesen Spectralbezirken scheint auch die Chlorophyllbildung, die übrigens durch alle sichtbaren Strahlen bewirkt wird, begünstigt zu werden (I, § 58). Vielleicht wird auch die Entsäuerung der Crassulaceen etc. (I, § 56) vorwiegend durch die rothgelben Strahlen bewirkt, denen indess nicht in allen Fällen die Hauptrolle bei der Beeinflussung von Stoffwechselprocessen durch das Licht zufällt. Denn in den Wachstumsreactionen handelt es sich offenbar zum Theil um chemische Reactionen, die primär oder secundär durch die stärker brechbaren Lichtstrahlen veranlasst werden. Ob diesen auch die Hauptwirksamkeit zufällt, wenn die Eiweiss-synthese durch Beleuchtung gefördert wird, lässt sich nach den an sich unzureichenden Beobachtungen um so weniger entscheiden, als die nur indirecten Beziehungen zum Licht nicht genügend berücksichtigt sind<sup>2)</sup>. Uebrigens ist längst bekannt, dass durch die schwächer brechbaren Strahlen vielfach auch in todtten Massen chemische Reactionen bewirkt werden, dass also in der für Chlorsilber giltigen Curve nur ein Specialfall vorliegt, der wiederum nur für bestimmte Bedingungen gilt, da diese Curve

1) Brefeld, Unters. über Schimmelpilze 4884, IV, p. 77; Gräntz, Einfluss d. Lichtes auf Pilze 4898, p. 49. Es ist indess näher zu untersuchen, ob es sich vielleicht nur um eine ungleiche Höhe der Reizschwelle handelt.

2) Vgl. Bd. I, p. 404, 460 und die bei Teodoresco (Annal. d. scienc. naturell. 1899, VIII. sér., Bd. 40, p. 239) cit. Literatur. Die Einwirkung des Lichts auf die Athmung ist nicht ansehnlich. Siehe Bd. I, § 404; Kolkwitz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 128. — Den indirecten Einfluss der durch die Beleuchtung gesteigerten Transpiration (Bd. I, p. 230) haben wir nicht zu berücksichtigen.

durch die Gegenwart von Sensibilatoren weitgehend modificirt wird (vgl. I, p. 330).

Natüremäss wird der Ausfall von Strahlen, durch die eine Function beeinflusst wird, sogleich oder nach einiger Zeit eine gewisse Störung zur Folge haben und, sofern zur Realisirung aller Functionen verschiedenartige Strahlen nothwendig sind, wird die Pflanze am besten bei einem bestimmten Mischungsverhältniss dieser Strahlen gedeihen (II, p. 78). Desshalb tritt bei den grünen Pflanzen unter dem alleinigen Einfluss der schwächer brechbaren Strahlen eine abnorme Gestaltung ein, obgleich sie auf photosynthetischem Wege reichlich Nahrung produciren, während diese Production bei Beleuchtung mit den schwächer brechbaren Strahlen zu gering ist, um ein normales Gedeihen zu ermöghen (I, p. 337). Durch Störung der harmonischen Mischung kann auch z. B., wie schon erwähnt wurde, der Ausfall der ultravioletten Strahlen modificirend und benachtheiligend wirken. Ferner ist es wohl möglich, dass bei alleiniger Beleuchtung mit einer an sich nothwendigen oder nützlichen Strahlengruppe die Pflanze leidet. Denn so gut wie bei Unzulänglichkeit der übrigen Bedingungen, z. B. bei unzureichender Zufuhr von Nahrung, der Eintritt des Hungerzustandes durch die Erhöhung der Temperatur beschleunigt wird, kann auch die einseitige Förderung einer Function durch bestimmte Strahlen den Eintritt einer physiologischen Disharmonie und eines krankhaften Zustandes befördern. Auf derartigen Beziehungen beruht möglicherweise die allerdings noch problematische schädigende Wirkung des monochromatischen grünen Lichtes, das, wenn es auch nicht gerade direct auf die Wachsthumsthätigkeit influirt, doch (abgesehen von der Kohlensäurezersezung (I, § 60)) sehr wohl irgend welche Processe in der Pflanze beeinflussen kann.

Da es stets von den specifischen Eigenschaften des Objectes abhängt, ob durch das Licht und ferner durch welche Strahlen ein photochemischer oder ein physiologischer Einfluss ausgeübt wird, so ist es nicht auffallend, dass sich zwei Pflanzen in Bezug auf dieselbe physiologische Leistung verschieden verhalten. So gut wie die photochemischen, werden auch die physiologischen Processe entweder nur durch einen eng begrenzten Spectralbezirk oder durch die verschieden brechbaren Strahlen in einem ungleichen Maasse angeregt. Die Reactionsfähigkeit darf aber natürlich nicht nach dem Umfang und der Qualität unserer subjectiven Lichtempfindung beurtheilt werden. Thatsächlich haben ja auch die unsichtbaren ultrarothten und ultravioletten Strahlen zum Theil sehr ansehnliche physiologische Wirkungen. Ob solche ausgeübt werden, diese Frage ist überhaupt in Bezug auf alle Arten von strahlender Energie zu stellen, die in der Natur geboten oder künstlich erzeugbar sind. Einstweilen wissen wir, dass electriche Strahlungen, also Strahlen von sehr grosser Wellenlänge, gewisse physiologische Wirkungen hervorrufen können (II, § 28; Kap. XIII). Ob dieses auch für die Röntgenstrahlen<sup>1)</sup> zutrifft, müssen kritische Untersuchungen entscheiden,

1) In Bezug auf Bacterien siehe J. Wittlin, *Centralbl. f. Bacteriol.* II. Abh. 4896, Bd. II, p. 676; Beck u. Schultz, *Zeitschr. f. Hygiene* 4897, Bd. 23, p. 490; H. Rieder, *Beiheft z. botan. Centralbl.* 4898.99, Bd. 8, p. 230. In Bezug auf anderweitige (incl. tropistische) Wirkungen vgl. Schober, *Ber. bot. Ges.* 4896, p. 408; Lopriore, *Bot. Centralbl.* 4898, Bd. 73, p. 454; Maldiney et Thouvenin, *Rev. général. d. Bot.* 4898, Bd. X,

da nicht zu ersehen ist, ob die positiven Resultate, die nur einzelne Autoren erhielten, durch die höhere Intensität der Strahlungen oder durch Nebenumstände verursacht wurden. Auch ist noch nicht ermittelt, ob die Becquerel-Strahlen<sup>1)</sup> und andere dunkle Strahlungen physiologisch wirksam sind (vgl. II, Kap. XIII).

— 7 —

#### Abschnitt IV.

### Beeinflussung der Zuwachsbewegung durch Electricität und Magnetismus.

#### § 28.

In der Pflanze kreisen dauernd schwache electriche Ströme, die einmal durch die wechselnde Spannungsdifferenz zwischen Erdboden und Atmosphäre und ferner durch die Production von electricen Spannungen in der lebensthätigen Pflanze verursacht werden (II, Kap. XVI). Möglicherweise spielen diese continüirlich wirkenden Ströme eine gewisse Rolle in den Stoffwechselprocessen (vgl. II, Kap. XVI). Ausserdem werden wir noch tropistische Reizwirkungen durch den electricen Strom kennen lernen. Eine anderweitige Beeinflussung der Wachstumsthätigkeit durch den schwachen electricen Strom ist aber bis dahin nicht sichergestellt. Wenigstens ergaben die mit Umsicht angestellten Versuche, in denen ein Strom durch das Substrat geleitet wurde, kein bestimmtes Resultat<sup>2)</sup>. Die positiven und negativen Erfolge in minder kritischen Versuchen dürften somit durch Nebenumstände, oder durch die Wirkung der Electricität auf die Bodenbestandtheile herbeigeführt worden sein (vgl. I, p. 382). Auch bei der Leitung eines schwachen Stromes durch eine Keimpflanze fand Müller-Helltingen<sup>3)</sup> keine Beeinflussung der Wachstumsthätigkeit. Die Hemmung aber, welche Elfving<sup>4)</sup> beobachtete, dürfte schon die Folge einer Verstärkung des Stromes sein, durch die immer eine Benachtheiligung und endlich eine Tödtung der Pflanze bewirkt werden kann. Ein solcher Erfolg wird einmal durch die

---

p. 84; Atkinson, Beiheft z. botan. Centralbl. 1898/99, Bd. 8, p. 288; — F. Schaudinn, Pflüger's Archiv f. Physiol. 1899, Bd. 77, p. 29 (Protozoen).

1) Siehe z. B. E. de Haen, Annal. d. Phys. u. Chem. 1899, Bd. 68, p. 902; Curie, Compt. rend. 1899, Bd. 129, p. 823; Le Bon, ibid. 1899, Bd. 128, p. 174. F. Giesel, Ber. d. chem. Gesellsch. 1900, p. 3569. — Eine Uebersicht der im Jahre 1899 erschienenen Literatur im Beibl. zu Annal. d. Phys. u. Chem. 1899, Bd. 23, p. LIX.

2) Siehe Wollny, Forschung. a. d. Gebiete der Agriculturphysiol. 1888, Bd. 11, p. 88; 1893, Bd. 16, p. 243 u. die hier citirte Literatur. Einige weitere Arbeiten von Chodat, Leod etc. sind in Bot. Jahresh. 1893, p. 36; 1894, p. 232 referirt. Ahlfvengren, Bot. Centralbl. 1899, Bd. 79, p. 53 (H. Euler, Biolog. Centralbl. 1901, Bd. 21, p. 4). — Vgl. auch E. Solvay, Du rôle d. l'électricité d. l. phénom. d. l. vie 1894.

3) Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1883, Bd. 31, p. 212.

4) Elfving, Bot. Ztg. 1882, p. 257.

Wirkung des Stromes innerhalb der Pflanze, dann aber auch dadurch erzielt, dass durch die electrolytische Zerlegung um die Electroden eine schädigende und tödtende Zusammensetzung der Culturflüssigkeit hergestellt wird<sup>1)</sup>.

Electrische Entladungen und demgemäss Inductionsschläge wirken zunächst wie mechanische Stösse und Erschütterungen, lösen also, wie diese, bei mässiger Intensität gewisse Reizbewegungen aus (II, Kap. XII), und haben bei genügend gesteigerter Intensität schädliche und tödtliche Wirkungen<sup>2)</sup>. Bei einer thunlichst hohen, aber noch nicht schädigenden Einwirkung wird vermuthlich, sowie durch andere Eingriffe, eine gewisse Beschleunigung des Wachsthums, der Athmung und anderer vitaler Thätigkeiten veranlasst werden.

Im magnetischen Felde scheint die Wachsthumsthätigkeit selbst bei Anwendung sehr starker Magnete nicht wesentlich beeinflusst zu werden. Zu diesem Resultate führten wenigstens die Versuche von Cisielski<sup>3)</sup> und Reinke<sup>4)</sup>, während G. Tolomei<sup>5)</sup> in den offenbar wenig kritischen Experimenten eine gewisse Beschleunigung der Samenkeimung gefunden haben will. Ferner wurde im magnetischen Felde von Errera<sup>6)</sup> keine Beeinflussung der Zell- und Kerntheilung, von Reinke<sup>7)</sup> keine Beeinflussung der Protoplasmaströmung beobachtet.

## Abschnitt V.

### Einwirkung der Schwerkraft auf das Wachsthum.

#### § 29.

Da alle Theile des Organismus der allgemeinen Massenanziehung unterworfen sind, so muss eine genügende Steigerung der Gravitation zur Folge haben, dass die Pflanze das eigene Gewicht nicht mehr tragen kann. Das ist bei Keimlingen von *Lupinus luteus* erreicht, wenn die Centrifugalkraft das 30fache der Erdschwere beträgt<sup>8)</sup>, und bei einer Steigerung dieser auf das 4000fache

1) Cohn u. Mendelsohn, Cohn's Beiträge z. Biolog. 1879, III, p. 144. — Andere Lit. über Bacterien Flügel, Mikroorganismen III. Aufl., 1896, Bd. I, p. 443; J. Möller, Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth., 1897, Bd. 3, p. 110.

2) Versuche dieser Art wurden schon angestellt von A. v. Humboldt, siehe Ingenhousz, Ernährung d. Pflanzen 1798, p. 42. — Die ältere Lit. (auch in Bezug auf constante Ströme) findet sich bei Treviranus, Physiolog., Bd. 2, p. 709; de Candolle, *Physiol. végétale* Bd. 3, p. 4088; Nöbbe, *Samenkunde* 1876, p. 232. — Ueber Deformationen des Protoplasmas siehe II, Kap. XV.

3) Cisielski, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1872, Bd. I, 2, p. 6.

4) Reinke, Bot. Ztg. 1876, p. 433. — Auch f. animalische Objecte wurden von Hermann (Pflügers Archiv. f. *Physiol.* 1888, Bd. 43, p. 228) nur negative Resultate erhalten.

5) Tolomei, Bot. Jahresb. 1893, p. 37.

6) Errera, Bull. d. l. Soc. botan. d. Belgique 1890, Bd. 29, p. 47.

7) Reinke, Pflüger's Archiv f. *Physiol.* 1882, Bd. 28, p. 440.

8) Fr. Schwarz, *Unters. a. d. Botan. Institut in Tübingen* 1884, Bd. I, p. 80. — Ueber die Methodik siehe II, Kap. XIII.

dürfte auch der leistungsfähigste Stengel nicht mehr aufrecht wachsen können. Bei einer solchen Wirkung werden viele Pflanzen (abgesehen von den sehr kleinzelligen) auch deshalb auf die Dauer nicht leben können, weil abnorme Verlagerungen im Protoplasma eintreten (II, Kap. XV). Dieserhalb stirbt z. B. *Chara* schon ab, wenn sie kürzere Zeit einer Centrifugalwirkung = 2000 g ausgesetzt ist<sup>1)</sup>. Bei einer genügend hohen Centrifugalwirkung muss schliesslich einer jeden Pflanze das Gedeihen unmöglich werden.

Die verhältnissmässig geringen Gravitationsunterschiede auf der Oberfläche unserer Planeten haben freilich keine nennenswerthe physiologische Bedeutung. In dem continuirlichen und constanten Wirken der Schwerkraft besteht aber ein wesentlicher Unterschied gegenüber Wärme, Licht und anderen Agentien, deren Ausmaass in den normalen Vegetationsbedingungen in erheblichen Grenzen variiert. Zudem können diese Agentien sowohl allseitig (diffus), als auch einseitig angreifen, während die Schwerkraft immer nur in der Lothrichtung wirksam ist. Mit dem Wachstum wird allerdings das Gewicht und das statische Moment der Organe, also die davon abhängige mechanische Inanspruchnahme modificirt, durch welche wiederum, analog wie durch den auf andere Weise erzeugten Zug, Druck etc., Reizreactionen hervorgerufen werden (vgl. II, § 35—37).

Ausserdem ist die Schwerkraft öfters in zweckentsprechender Weise zu Orientirungs nutzbar gemacht, deren Auslösung wohl in letzter Instanz auf der durch die Massenanziehung verursachten Verlagerung und Druckwirkung in Zellen und Geweben beruht (II, Kap. XIII). Zu diesen Reizerfolgen gehören die geotropischen Bewegungen, die wir in Kap. XIII besprechen werden. Ferner werden durch die Schwerkraft vielfach barymorphotische Reizwirkungen, also einseitige und polare Ausgestaltungen und Productionen hervorgerufen. Freilich wirkt in dieser Hinsicht die Schwerkraft nicht so mannigfach wie das Licht und nicht so allgemein, wie es Hofmeister<sup>2)</sup> vermuthete. Vielleicht hat aber (in phylogenetischer Hinsicht) die stetige und gleichsinnige Wiederholung des Schwerkraftreizes einen wesentlichen Antheil an der Ausbildung der jetzt inhärenten polaren Eigenschaften gehabt. Jedenfalls werden diese gewöhnlich durch die Schwerkraft bis zu einem gewissen Grade beeinflusst (II, Kap. VII).

In wie weit die polaren und dorsiventralen Gegensätze von inneren und äusseren Ursachen abhängen, ist aus II, Kap. VII zu ersehen. Hier sei nur darauf hingewiesen, dass die inhärente Tendenz, durch welche das Austreiben von Knospen vornehmlich an dem akroskopen, das Austreiben und die Bildung von Wurzeln hauptsächlich an dem basiskopen Ende angestrebt wird, durch äussere Eingriffe, auch durch Umkehrung, also durch die Schwerkraft mehr oder minder abgeschwächt, in einigen Fällen auch ganz überwunden wird. Durch eine solche Begünstigung wird z. B. verursacht, dass an den vertical abwärts wachsenden Rhizomen von *Yucca*, *Cordyline* etc. nach dem Umkehren die Endknospe auswächst, die sich (*ceteris paribus*) in der normalen Lage nicht entwickelt<sup>3)</sup>. Ferner ist bei manchen Pflanzen

1) M. Mottier, *Annals of Botan.* 1899, Bd. 13, p. 346.

2) Hofmeister, *Allgem. Morphol.* 1868, p. 379.

3) Sachs, *Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg* 1880, Bd. 2, p. 475; *Vorlesung. üb. Pflanzenphysiol.* 1887, II. Aufl., p. 336; Vöchting, *Bot. Ztg.* 1880, p. 601. — Ein ähnlicher Erfolg wird aber z. B. auch durch Abschneiden der Rhizome erzielt.

an horizontal gelegten Zweigen, also durch die Schwerkraft, eine Förderung der Knospenentwicklung auf der Oberseite (insbesondere am akroskopen Ende), eine Begünstigung der Bildung oder des Austreibens der Wurzeln auf der Unterseite (am basiskopen Ende) deutlich bemerkbar<sup>1)</sup>. So entwickeln die horizontalen oder geneigten Sprosse von *Opuntia ficus indica*<sup>2)</sup>, sowie die Wurzelknollen von *Tladiantha dubia*<sup>3)</sup> die Knospen wesentlich auf der aufwärts gewandten Seite. Eine geförderte Neubildung von Wurzeln auf der Unterseite ist z. B. an den horizontal gehaltenen Zweigen von *Heterocentron diversifolium* zu bemerken<sup>4)</sup>. An den Brutknospen der *Marchantia* wird durch die Schwerkraft das Auswachsen der Rhizoidanlagen auf der Unterseite<sup>5)</sup>, an dem Prothallium der Makrospore von *Marsilia*<sup>6)</sup> die Bildung von Rhizoiden auf der erdwärts gewandten Seite gefördert.

In II, Kap. VII ist auch mitgetheilt, dass in einigen Fällen durch die Schwerkraft die Anisophyllie von Laubsprossen, Blüten etc. verursacht oder verstärkt wird. In gleichem Sinne wird ferner in schiefstehenden (plagiotropen) Organen eine ungleichseitige (anisotrophe) Verdickung durch äussere Einflüsse, zuweilen auch durch die Schwerkraft veranlasst<sup>7)</sup>. Wenigstens beobachtete Nördlinger<sup>8)</sup>, dass an Stelle des concentrischen (isotropen) Dickenwachsthums ein excentrisches (anisotropes) Dickenwachsthum trat, als die bis dahin verticalen Stämme gezwungen wurden, in einer stark geneigten Lage weiter zu wachsen. Dabei bildete sich, ebenso wie an den Seitenästen, bei den Nadelhölzern Hypotropie, bei der Eiche Epitropie aus, die z. B. auch an den Seitenästen von *Fagus*, *Tilia* gefunden wird. Uebrigens erhält man auch in dem Grasknoten ein einseitig gefördertes Dickenwachsthum, wenn durch mechanische Hemmung die geotropische Krümmung und damit das angestrebte Längenwachsthum in der geotropisch convex werdenden Hälfte unmöglich gemacht wird<sup>9)</sup>.

Nach den mitgetheilten und nach einigen weiteren Erfahrungen scheint durch die Umkehrung vertical stehender Organe, also durch die Ueberführung

1) Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878, I, p. 164; 1884, II, p. 40, 95; Sachs, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1880, Bd. 2, p. 474. — Einige Beobachtungen schon bei Duhamel, Physique d. arbres 1758, Bd. 2, p. 122.

2) Sachs, l. c. 1882, p. 760.

3) Sachs, l. c. p. 704.

4) Vöchting, Organbildung 1878, I, p. 189.

5) Pfeffer, Arbeit. a. d. Botan. Inst. in Würzburg 1874, Bd. I, p. 77; Unters. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 529 (*Marchantia*). — Leitgeb, Bot. Ztg. 1872, p. 766; Kny, Entwicklung d. Parkeriaceen 1875, p. 42 (*Sep. a. Nov. Act. d. Leopold. Bd. 37*) (*Lunularia*).

6) Leitgeb, Z. Embryologie d. Farne 1878, p. 7 (*Sep. a. Sitzgsb. d. Wien. Akad. Bd. 77, Abth. I*).

7) Lit. Wiesner, Ber. d. bot. Gesellsch. 1896, p. 181; 1895, p. 484; Sitzungsab. d. Wien. Akad. 1892, Bd. 104, I, p. 677; Bot. Ztg. 1882, p. 697; Büsgen, Waldbäume 1897, p. 99; Haberlandt, Physiol. Anat. II. Aufl., p. 513, Detlefsen, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1882, Bd. 2, p. 686; Kny, Bot. Ztg. 1877, p. 447; Hofmeister, Allgem. Morphol. 1868, p. 604; Mohl, Bot. Ztg. 1862, p. 274; C. Schimper, Ber. d. Naturforscherversammlung in Göttingen 1854, p. 87; de Candolle, Pflanzenphysiol. 1833, Bd. I, p. 71. — Bezüglich der Nomenclatur vgl. II, p. 83.

8) Nördlinger, Der Holzring als Grundlage d. Baumkörpers 1874, p. 24; Wiesner, Ber. d. bot. Gesellsch. 1896, p. 180. Diese Experimente sind übrigens nicht streng beweisend, da andere Factoren, so die durch die Belastung erzielte Zug- und Druckspannung auf Ober- und Unterseite, nicht genügend berücksichtigt sind.

9) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 396 u. die hier citirte Literatur.

in die inverse Stellung, die Zuwachsbewegung vielfach etwas gehemmt, bei der Rückführung in die normale Lage aber etwas beschleunigt zu werden.

Damit steht im Einklang, dass nach Vöchting<sup>1)</sup> an einem Trauerbaume die hängenden Aeste langsamer wachsen, als die aufrechten Aeste. Ebenso erfahren nach Raciborski<sup>2)</sup> die Sprossspitzen gewisser tropischer Schlingpflanzen, wenn sie keine Stütze fassen und herabhängen, eine Wachstumshemmung, auf die in einzelnen Fällen sogar ein Absterben der Spitze des herabhängenden Sprosses folgt. Eine Wachstumsverzögerung beobachteten ausserdem J. Richter<sup>3)</sup> an der umgekehrten Hauptachse von *Chara* und Elfving<sup>4)</sup> an dem umgekehrten Sporangiumträger von *Phycomyces nitens*. In diesem Versuche wurde der Zuwachs des Sporangiumträgers in kürzeren Intervallen (mikrometrisch), abwechselnd in vertical aufwärts und vertical abwärts gerichteter Stellung, gemessen und in der zuletzt genannten Lage jedesmal eine merkliche Reduction der Wachstumsschnelligkeit beobachtet. Auch für *Sterigmatocystis alba* wird von J. Ray<sup>5)</sup> eine gewisse wachstumshemmende Wirkung der Schwerkraft angegeben.

Bei Bewahrung der Normalstellung scheint dagegen die Wachstumsthätigkeit von Stengel und Wurzel durch eine mässige Steigerung der Schwerkraftwirkung nicht merklich beeinflusst zu werden. Wenigstens beobachteten Elfving (l. c.) sowie Fr. Schwarz<sup>6)</sup> dieselben Zuwachsgrössen an Keimpflanzen, die sich unter normalen Bedingungen befanden, und an solchen, die einer Centrifugalwirkung = dem 30fachen und 50fachen der Gravitation ausgesetzt waren. Bei Verwendung einer höheren Centrifugalkraft wird sich voraussichtlich, schon mit Rücksicht auf die Reizwirkung von Zug und Druck ein Unterschied ergeben. Uebrigens wurde von M. Mottier<sup>7)</sup> in der Maiswurzel, die einer Centrifugalwirkung = 4800 g ausgesetzt gewesen war, nach 24 Stunden die normale Wachstumsschnelligkeit beobachtet.

Ferner ergab sich in den Versuchen von Elfving (l. c.) und von Fr. Schwarz (l. c.) keine Veränderung der Wachstumsschnelligkeit, als Keimpflanzen sowie Sporangienträger von *Phycomyces* in horizontaler Lage am Klinostaten (II, Kap. XIII) gedreht wurden, und somit die Schwerkraft senkrecht gegen die Hauptachse der Pflanze gerichtet, die geotropische Krümmung aber vermieden war. Unter diesen Bedingungen wird in dem normalerweise ausgewachsenen Grasknoten<sup>8)</sup> die Wachstumsthätigkeit erweckt, die also vermuthlich durch die

1) Vöchting, Bot. Ztg. 1880, p. 399; Organbildung 1884, p. 78; Sorauer, Forschung. a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1883, Bd. 8, p. 233. — Nach Vöchting (Bewegung d. Blüten 1882, p. 122) bleiben die in inverser Stellung gehaltenen Blütenstiele einiger Pflanzen kürzer, werden aber dicker.

2) Raciborski, Flora 1900, p. 33. — In allen diesen Fällen sind die correlativen Einflüsse zu beachten.

3) J. Richter, Flora 1894, p. 402.

4) Elfving, Beitrag z. Kenntniss d. Einwirkung der Schwerkraft auf Pflanzen 1880 (Sep. a. Act. Societ. Scient. Fennic Bd. 12). Die Experimente sind nicht ganz einwandfrei.

5) J. Ray, Rev. général. d. Bot. 1897, Bd. 9, p. 235.

6) Fr. Schwarz, Unters. a. d. Bot. Inst. in Tübingen 1881, Bd. I, p. 33.

7) M. Mottier, Annals of Bot. 1899, Bd. 13, p. 353.

8) Elfving, Verhalten d. Grasknotens am Klinostaten 1884 (Sep. a. Ofversigt of finska wetensk. soc. förhandlingar 1884); R. Barth, Geotrop. Wachstumskrümmung d. Knoten. Leipziger Dissert. 1894, p. 32. Vgl. Bd. II, Kap. XIII.



Schwerkraft sistirt wird, wenn diese parallel zur Längsachse des Knotens gerichtet ist.

Soweit wir urtheilen können, werden durch die Schwerkraft vorwiegend Orientierungsreize ausgelöst, die nicht allgemein und nicht unter allen Umständen nothwendig sind. Damit steht im Einklang, dass Pflanzen auch dann gedeihen, wenn die einseitige Wirkung der Schwerkraft eliminirt ist. Es ist dieses z. B. bei den freischwimmenden Algen der Fall, bei welchen durch die activen oder passiven Lagenänderungen und Drehungen die Stellung der Symmetrieachsen gegen die Lothlinie dauernd verändert wird. Auch ist die von einem Aste ausstrahlende Mistel nicht selten nach allen Richtungen des Raumes orientirt und die Ausläufer, die je nach der Helligkeit aufrecht wachsen oder auf den Boden gestreckt sind (II, Kap. XIII), lehren z. B., dass zu ihrem Fortkommen eine ganz bestimmte Orientirung gegen die Lothlinie nicht nothwendig ist. Vermuthlich werden auch viele höhere Pflanzen bei Eliminirung der einseitigen Schwerkraftwirkung (am Klinostaten) selbst dann ihre ganze Entwicklung durchlaufen können, wenn sie, wie der am Klinostaten gedeihende *Phycomyces* etc., im hohen Maasse geotropisch oder auch barymorphotisch reagieren.

## Abschnitt VI.

### Beeinflussung des Wachstums durch chemische Agentien.

#### § 30. Beeinflussung der Zuwachsbewegung.

Der zureichende Stoffwechsel ist, wie wiederholt betont wurde, die unerlässliche Bedingung für die lebendige Thätigkeit (Bd. I, § 1 u. s. w., Bd. II, § 1). Ohne Nahrung ist demgemäss ein Gedeihen unmöglich, und bekanntlich findet nur langsames und kümmerliches Wachstum statt, wenn die zur Verfügung stehende Nahrung, oder auch nur ein Nährstoff, in qualitativer oder quantitativer Hinsicht ungenügend ist<sup>1)</sup>. Da andererseits nach Ueberschreitung einer gewissen Concentration das Wachstum durch die giftige oder die osmotische (II, § 33, 74) Wirkung der Stoffe benachtheiligt oder unmöglich gemacht wird, so giebt es für jeden einzelnen Nährstoff und für jede Nährlösung eine optimale Concentration (I, § 73). Aber auch die unnöthigen Stoffe üben durch ihren osmotischen oder giftigen Einfluss eine hemmende Wirkung aus. Die Giftwirkungen, die ebenfalls wichtige physiologische Reactionen sind, werden in II, § 72—75 behandelt, und bei dieser Gelegenheit sollen auch die auffälligen Accommodationen an bestimmte Gifte besprochen werden. Uebrigens findet auch in Bezug auf die Nährstoffe eine Accommodation insofern statt, als durch all-

<sup>1)</sup> Ueber die Folgen des Hungerzustandes vgl. z. B. Bd. I, p. 384, 410; Frank, Krankheiten d. Pflanzen, II. Aufl. 1895, Bd. I, p. 278.

mähliche Steigerung der Concentration die zunächst zulässige Grenze erweitert (II, § 33), bei Verminderung der Nahrungszufuhr aber die Thätigkeit verlangsamt und theilweise ökonomischer gestaltet wird<sup>1)</sup>.

Ausserdem werden sowohl durch Nährstoffe, als auch durch bestimmte andere Stoffe verschiedenartige Reizwirkungen ausgeübt. So verursachen, wie schon (I, p. 373, 408, 575) mitgetheilt ist, submaximale Dosen von schädlichen Körpern oft eine transitorische oder dauernde Reaction, die durch eine Steigerung der Stoffwechselthätigkeit und vielfach auch durch eine Beschleunigung des Wachstums bemerklich wird<sup>2)</sup>. Da der Erfolg immer aus den verschiedenen hemmenden und beschleunigenden Beeinflussungen resultirt, so muss eine Steigerung der Stoffwechselthätigkeit oder auch der Protoplasmaströmung (II, Kap. XV) nicht von einer Beschleunigung der Zuwachsbewegung begleitet sein.

In gewissen Fällen gelingt es sogar, durch eine vorübergehende starke oder durch eine dauernde schwache Einwirkung in einem schlummernden Organ die Wachstumsthätigkeit zu erwecken. So werden gewisse Pflanzen während der Winterruhe durch ein intensives, transitorisches Chloroformiren zum Austreiben veranlasst (II, § 60). Ferner bedarf es einer chemischen Reizung durch die Nährstoffe oder durch einen anderen Körper, um die Sporen gewisser Pilze, sowie die Samen einiger Phanerogamen zum Keimen zu bringen. Uebrigens sind die chemotropischen Bewegungen (II, Kap. XIII, XIV) und die Reizbewegungen von *Drosera*, *Dionaea* u. s. w. (II, Kap. XII) schöne Beispiele für die spezifische Reizwirkung bestimmter chemischer Verbindungen.

Ausser den anregenden giebt es auch hemmende chemische Einflüsse. In dieser Hinsicht sind besonders interessant die Beobachtungen von S. Winogradsky und V. Omeliansky<sup>3)</sup>, nach denen die Entwicklung der Nitrat- und Nitritbakterien (I, § 63) schon durch sehr geringe Mengen von solchen Körpern (Glycose, Pepton, Asparagin etc.) verlangsamt und gänzlich sistirt wird, die gerade als die besten Nährstoffe für andere Bacterien und für viele Pilze bekannt sind. Durch diese Eigenschaft wird also die Nitrification so lange verhindert, bis im Boden durch die Aufzehrung der organischen Nährstoffe das Wachstum derjenigen Mikroorganismen lahm gelegt ist, die bei Gegenwart von Nitrat oder Nitrit durch ihre denitrificirende Thätigkeit einen Stickstoffverlust herbeiführen würden (I, p. 559). Beachtenswerth ist ferner, dass die auf die Oxydation von Ammoniak angewiesenen Nitritbakterien ein ansehnliches Quantum von Ammoniaksalzen vertragen, während diese schon in sehr geringer Concentration das Wachstum der das Nitrit oxydirenden Bacterien sistiren. Derartige Wirkungen, die spezifische Reizerfolge vorstellen, dürften noch vielfach aufgefunden werden. Hierzu gehört auch die bekannte That-

1) Vgl. z. B. Bd. I, § 73, p. 374, 548 etc. — Ueber den Einfluss eines plötzlichen Wechsels vgl. Bd. I, p. 139 u. die dort citirten Schriften, sowie Reinhardt, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1892, Bd. 23, p. 495; C. Sokolowa, *Das Wachstum d. Wurzelhaare u. Rhizoiden* 1897.

2) [N. Ono, *Die Wachstumsbeschleunigung einiger Algen u. Pilze durch chemische Reize* 1900. *Sep. a. Journ. Coll. Soc. Imp. Univ. Tokyo.*]

3) S. Winogradsky u. V. Omeliansky, *Centralbl. f. Bacteriol.* 1899, II, Bd. 5, p. 436. Nach Duggar's Untersuchungen im Leipziger Institut hemmt 10% Pepton die Keimung von *Ustilago avenarum*.

sache, dass das Wachstum vieler Bakterien durch ganz schwache Ansäuerung, also auch durch die Selbstproduction von Säure, aufgehoben wird, während andere Arten und manche Pilze einen hohen Säuregehalt vertragen<sup>1)</sup>. Denn, dass thatsächlich diese Bakterien, ebenso wie die Nitrat- und Nitritbakterien, durch den hemmenden Stoff zunächst nicht getödtet werden, ergibt sich daraus, dass das Wachstum selbst nach längerer Zeit wieder aufgenommen wird, wenn die Säure neutralisirt oder der Zucker etc. entfernt wird. In diesen Fällen wirkt dann die Beseitigung der Hemmung als veranlassender Reiz.

In Folgendem sind nach Winogradsky und Omeliansky für einige Stoffe die Dosen in Proc. angeführt, welche die Entwicklung der Nitrat- und Nitritbakterien verlangsamen (Columnne I), sowie diejenigen, welche die Entwicklung ganz verhindern (Col. II). Die Angaben in der letzten Horizontalreihe beziehen sich auf den Ammoniakgehalt im angewandten Ammonsulfat.

	Nitritbakterien		Nitratbakterien	
	I	II	I	II
Glycose	0,025—0,05	0,2	0,05	0,2—0,3
Pepton	0,025	0,2	0,8	1,25
Asparagin	0,05	0,3	0,05	0,5—1,0
Ammoniak	—	—	0,0005	0,015

Diese Thatsachen sind besonders deshalb wichtig, weil sie zeigen, dass im selbstregulatorischen Walten sehr wohl durch die eigene Stoffwechselfhätigkeit der Pflanze allgemein oder localisirt eine Hemmung, oder umgekehrt ein Wiedererwecken der Wachstumsthätigkeit, auch dann erzielbar ist, wenn im übrigen die besten Ernährungs- und Wachstumsbedingungen geboten sind. Anderweitige Erfahrungen (II, Kap. VII) machen es sehr wahrscheinlich, dass solche Regulationen, ausser durch die Quantität der Nahrung, z. B. auch durch Quantitätsdifferenzen (Unterschiedsempfindungen) bewirkt werden. Bei Berücksichtigung dieser verwickelten Beziehungen ist es zu verstehen, dass, ausser durch andere Reize, auch durch eine Nährlösung die Keimung von Samen und Sporen veranlasst wird, die ohne eine solche Reizung die Wachstumsthätigkeit nicht aufnehmen, obgleich in ihnen die nothwendigen Nährstoffe aufgespeichert sind. Die Bedeutung eines Nährstoffes oder der Nährstoffe darf überhaupt nicht allein nach dem Energieinhalt und nach der Verwendung als Baumaterial beurtheilt werden (I, p. 580). Denn die in den Stoffwechsel gerissenen oxydablen und nicht oxydablen Körper rufen wiederum, wie schon früher (I, p. 15) betont wurde, direct und indirect auslösende Wirkungen hervor.

Eine dauernde Beschleunigung der Wachstums- und Productionsthätigkeit durch eine kleine Dosis eines schädlichen Stoffes ergibt sich aus den, Bd. I, p. 408, angeführten Versuchen. Ein Beispiel für eine transitorische Beschleunigung, die auf eine Wachstumshemmung folgt, welche durch eine vorübergehende intensivere Wirkung

1) Vgl. Bd. I, § 83, 92; sowie Flüggé, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. I, p. 456; H. Zumstein, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 34, p. 174 (Euglena). — Ueber höhere Pflanzen, die auf alkalischem Boden gedeihen, siehe z. B. J. B. Davy, Investigat. of the native vegetation of Alkali Lands 1898 (Report of the University of California).

von Aether erzielt wurde, liefern für Keimpflanzen die Versuche von Townsend<sup>1)</sup>. Da der Erfolg von der Versuchsanstellung abhängt, so ist es begreiflich, dass die von verschiedenen Forschern erhaltenen Resultate nicht immer übereinstimmen<sup>2)</sup>.

Während es sich in den eben besprochenen Fällen um eine Regulierung des thätigen Wachsthum, bei der Erweckung aus der Winterruhe aber und in analogen Fällen um eine Abkürzung der Ruhezeit, also um eine physiologische Beschleunigungsreaction handelt, kommen z. B. die Sporen gewisser Pilze ohne einen äusseren Reiz nie zum Keimen. Nach den Versuchen, die Dr. Duggar<sup>3)</sup> in meinem Institut anstellte, keimen u. a. in reinem Wasser die Sporen von *Botrytis vulgaris*, nicht aber die von *Aspergillus flavus*, *niger*, *Penicillium glaucum*, *Phycomyces nitens*. Da aber in demselben Wasser nach dem Stehen über Paraffin sämtliche Sporen von *Aspergillus flavus* und die Mehrzahl der Sporen von *Asp. niger* einen langen Keimschlauch entwickeln, da ferner von den übrigen genannten Pilzen wenigstens ein gewisser Procentsatz bei verschiedenen anderen Einwirkungen keimt, so ist damit erwiesen, dass es zum Keimen nur einer geeigneten Reizwirkung bedarf. Dabei kann natürlich die anregende Wirkung einer Nährlösung mit dem Consum der Nährstoffe zusammenhängen. Analoge Verhältnisse bieten die Sporen von Moosen, die im Dunkeln durch Zucker und weniger gut durch Pepton zum Keimen angeregt werden, die am Licht, aber auch in reinem Wasser keimen<sup>4)</sup>.

Nach den vorliegenden Erfahrungen<sup>5)</sup> lässt sich mit Sicherheit voraussagen, dass die nähere Erforschung der Keimungsbedingungen der Pilzsporen mannigfache Eigenthümlichkeiten aufdecken wird. Mit der Thatsache, dass die Sporen von *Merulius lacrymans*<sup>6)</sup> nur in einem alkalischen Medium, die Sporen von *Onygena equina*<sup>7)</sup> erst nach der Einwirkung des Magensaftes keimen, ist noch keine tiefere Einsicht gewonnen. Ebenso ist aus dem Umstande, dass die Samen von *Orobanche* und *Lathraea*<sup>8)</sup> nur auf der Wurzel der Nährpflanze, gewisse Pollenkörner<sup>9)</sup> nur in der Narbenflüssigkeit keimen, mit Wahrscheinlichkeit zu schliessen, dass es sich um anregende chemische Reize handelt. Die zahlreichen Versuche über den Einfluss chemischer Agentien auf die Keimung anderer Samen<sup>10)</sup> haben bis dahin keine wissenschaftlich brauchbaren Resultate zu Tage gefördert.

1) C. O. Townsend, *Annals of Bot.* 1897, Bd. 44, p. 522.

2) Siehe u. a. Detmer, *Landwirth. Jahrb.* 1882, Bd. 44, p. 227; Elfving, *Einwirkung von Aether u. Chloroform auf Pflanzen* 1886, p. 42 (*Sep. a. Ofversigt af Finska Vetensk. Soc. Förh.* Bd. 28); Tassi, *Bot. Jahresb.* 1887, p. 27; Heckel *ibid.* 1889, p. 42; P. Sandsten, *Minnesota Botanic. Studies* 1898, II. ser., Bd. 4, p. 53. — Ueber den Einfluss von CO<sub>2</sub>, siehe z. B. Lopriore, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1895, Bd. 28, p. 623. O. Jensen, *Centralbl. f. Bacteriol.* 1900, Bd. 6, p. 762 (Hefe). — Ueber den fördernden Einfluss von Eisenweinstein auf *Zygnema*, Klebs, *Unt. a. d. Bot. Institut in Tübingen* 1886, Bd. 2, p. 545. — Ueber Beeinflussung der Athmung siehe Bd. I, p. 574.

3) Benecke (*Jahrb. f. wiss. Bot.* 1895, Bd. 28, p. 501) erkannte, dass bei Mangel von Kalium die Sporen gewisser Pilze nicht keimen.

4) Goebel, *Flora* 1896, p. 75; F. de Forest Heald, *Gametophytic Regeneration*. *Leipz. Dissertat.* 1897, p. 34. Vgl. Bd. II, p. 405, 414.

5) Siehe de Bary, *Morphol. u. Biolog. d. Pilze* 1884, p. 376. — Ueber Ruhezeiten vgl. auch Bd. II, § 59.

6) R. Hartig, *D. echte Hausschwamm* 1885, p. 25.

7) M. Ward, *Philosoph. transact.* 1899, Bd. 191, p. 278. Vgl. de Bary, *l. c.* p. 376.

8) Siehe die, Bd. 4, p. 351, cit. Lit. u. Heinricher, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1897, Bd. 34, p. 77.

9) Molisch, *Sitzgsb. d. Wien. Akad.* 1893, Bd. 102, I, p. 428. Siehe auch Lidforss, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1899, Bd. 33, p. 240.

10) Nobbe, *Samenkunde* 1876, p. 269; W. Sigmund, *Versuchsstat.* 1896, Bd. 47, p. 4.

### § 31. Einfluss des Sauerstoffs auf die Zuwachsbewegung.

Die in § 30 entwickelten Principien gelten auch für den Sauerstoff, dessen allgemeine Bedeutung, unter gleichzeitiger Berücksichtigung des Wachsens und Gedeihens, in Bd. I, Kap. IX behandelt ist. Es genügt deshalb, daran zu erinnern, dass das Wachsthum eines jeden aeroben Organismus nur zwischen einer specifisch verschiedenen unteren und oberen Sauerstoffconcentration (Sauerstoffpressung) möglich ist. Das ziemlich tief liegende Minimum dürfte zumeist bei einem Sauerstoffgehalt der Luft von 0,4—3 Proc. zu suchen sein. Die Sauerstoffdichte bei gewöhnlichem Luftdruck gestattet aber nicht mehr das Wachsthum der Schwefelbakterien, überhaupt gewisser aerober Organismen, die nur in einem sauerstoffarmen Medium ihre Existenzbedingung finden, während bei den im vollen Luftgenuss lebenden Pflanzen das Maximum bei einer Sauerstoffdichte liegt, die 2- bis 30mal grösser ist, als die der gewöhnlichen Luft (I, § 100). Demgemäss ergibt die graphische Darstellung eine specifisch verschiedene Curve und eine verschiedene Lage des Sauerstoffoptimums sowohl für die Zuwachsschnelligkeit und andere Partialfunctionen, als auch für das Gesamtgedeihen<sup>1)</sup>. Beachtenswerth ist, dass die Wachsthumsschnelligkeit vieler Pflanzen durch eine Verdünnung der Luft beschleunigt wird. Jedoch scheint mehrfach mit der Bereicherung der Luft an Sauerstoff ein zweites secundäres Optimum aufzutreten.

Es ist auch schon früher (I, § 100) mitgetheilt, dass die Lage der auf den Sauerstoffeinfluss bezüglichen Cardinalpuncte mit der Entwicklung und nach den übrigen Aussenbedingungen gewisse Verschiebungen erfährt. Ebenso ist dargethan, dass und warum eine scharfe Grenze zwischen Aeroben und Anaeroben nicht besteht. Es sei nur wiederum daran erinnert, dass gewisse Anaeroben unter bestimmten Bedingungen bei vollem Luftzutritt gedeihen. Auch fand Chudiakow<sup>2)</sup>, dass *Bactridium butyricum*, das normalerweise nicht mehr bei einem Luftdruck von 15 mm Quecksilber wächst, sich bei allmählicher Steigerung des Luftdrucks soweit accomodirt, dass es schliesslich bei einem Luftdruck von 50 mm Hg gut gedeiht.

Zur Ergänzung der historischen Bemerkungen in Bd. I, p. 582, 551 sei hier mitgetheilt, dass die Beziehungen zwischen Sauerstoffpressung und Zuwachsbewegung im näheren von P. Bert<sup>3)</sup>, Wieler<sup>4)</sup>, Jentys<sup>5)</sup>, Jaccard<sup>6)</sup>, Fr. Schaible<sup>7)</sup>

1) Vgl. I, § 103. In Bd. I, p. 583 ist auch schon darauf hingewiesen, dass es zum Keimen der Samen einer höheren Partiärpressung bedarf als zum Wachsen der Keimpflanze. Vgl. hierüber auch Fr. Schaible, Beitr. z. wiss. Bot. von Fünfstück 1900, Bd. 4, p. 93. — Ueber den Einfluss des Sauerstoffs auf Bewegungen siehe Bd. II, Kap. XII—XV.

2) Chudiakow, Centralbl. f. Bact. 1898, Bd. 4, p. 392. Ueber Accommodation der Aerobien vgl. I, p. 548.

3) P. Bert, La pression barometrique 1878.

4) A. Wieler, Unters. a. d. Bot. Inst. in Tübingen 1883, Bd. I, p. 189. Die Methodik ist in dieser und den folgenden Arbeiten nachzusehen. Vgl. auch Bd. I, p. 551.

5) H. Jentys, Unters. a. d. Bot. Inst. in Tübingen 1888, Bd. II, p. 419.

6) P. Jaccard, Rev. général. d. Botan. 1893, Bd. 5, p. 289.

7) Fr. Schaible, Beitr. z. wiss. Bot. v. Fünfstück 1900, Bd. 4, p. 93.

verfolgt wurden. Ueber das Wachstum der aeroben und anaeroben Bacterien handelt die in Bd. I, Kap. IX angeführte Literatur, sowie die oben citirte Arbeit von Chudiakow.

**Gesteigerte Sauerstoffpressung.** Früher (I, p. 548) ist bereits dargelegt, dass der Sauerstoff in einer specifisch verschiedenen Concentration giftig und demgemäss bei der Annäherung an diese Concentration retardirend auf das Wachstum wirkt. Um aber allein die Beeinflussung des Wachstums durch die Veränderung der Sauerstoffdichte zu verfolgen, muss diese bei Constanz des auf der Pflanze lastenden Gasdruckes verändert werden. Denn durch eine genügende Steigerung des Gasdruckes wird nothwendigerweise, so gut wie durch einen äusseren Widerstand (II, § 35) eine Verlangsamung und endlich ein Stillstand des Wachstums bewirkt. Wenn aber Jentys bei Compression von reinem Sauerstoff auf  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$  des Volumens (was einer Sauerstoffdichte in einer auf 14,2—19,2 Atmosphären comprimirten Luft entspricht) vielfach eine Wachstumshemmung, bei der Compression auf  $\frac{1}{6}$  des Volumens zumeist eine Schädigung der luftliebenden Pflanzen fand, so ist das wesentlich auf die Wirkung der Sauerstoffdichte zu schieben. Denn in der gewöhnlichen Luft, die auf  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{6}$  comprimirt ist, pflegt das Wachstum noch nicht gehemmt, ja sogar zum Theil etwas beschleunigt zu sein (Jaccard), wie das auch der Fall ist, wenn dieselbe Partiärpressung des Sauerstoffes durch die Verwendung von reinem Sauerstoff (unter gewöhnlichem Luftdruck) hergestellt wird (Wieler). Ein solches secundäres Maximum ist aber, wie auch Jentys fand, nicht bei allen Pflanzen nachzuweisen.

**Bei Verminderung des Luftdruckes** tritt in den luftliebenden Pflanzen der Regel nach eine deutliche Wachstumsbeschleunigung ein, die gewöhnlich den Maximalwerth zu erreichen scheint, wenn die Luft auf  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{7}$  verdünnt ist. Unter diesen Umständen wurde die Zuwachsbewegung bei verschiedenen Pflanzen 2- bis 3 mal (Wieler), bei der Kartoffel (Jaccard) sogar 9 mal schneller gefunden, als bei gewöhnlichem Luftdruck. Dieser Erfolg resultirt aus den Wirkungen, die gleichzeitig durch die Herabsetzung des Luftdruckes und die Verminderung der Partiärpressung des Sauerstoffes hervorgerufen werden. Dass schon die Verminderung der Sauerstoffdichte beschleunigend wirkt, lehren die Versuche, in denen die Luft mit indifferenten Gasen gemischt, also nur die Partiärpressung des Sauerstoffes vermindert wurde (Wieler, Jaccard). Die nur theilweise übereinstimmenden Angaben über die Bedeutung der beiden Aussenbedingungen lassen vermuthen, dass die Natur der Pflanze, die Versuchsdauer u. s. w. von wesentlichem Einfluss sind. Vielleicht fand Wieler bei Verminderung des Luftdruckes deshalb keinen wesentlichen Einfluss, weil er seine Versuche im allgemeinen über eine kürzere Zeit ausdehnte, als Jaccard und Schaible<sup>1)</sup>. Dass dieses entscheidend sein kann, lehrt z. B. die Erfahrung, dass eine Zugwirkung zunächst eine Verlangsamung, weiterhin aber eine Beschleunigung des Wachstums veranlasst (II, § 36). Möglicherweise beruht sogar der Erfolg der Luftdruckverminderung auf derselben Reizwirkung, da durch die Luftverdünnung die zur Aequilibrirung des Luftdruckes benutzte Turgorenergie disponibel und demgemäss die Spannung in der Pflanze entsprechend vermehrt wird. Jedenfalls wirkt aber die Luftdruckverminderung als Reiz. Denn durch die entsprechende Vermehrung der Hautspannung wird nicht rein mechanisch eine Wachstumsbeschleunigung bewirkt (II, Kap. II). Diese mechanistische Annahme Schaible's (l. c. p. 146) beruht auf einer irrigen Anschauung über die Bedeutung der

1) Die Annahme Schaible's (l. c.), dass nur die Verminderung des Luftdruckes wirke, ist jedenfalls irrig, da es nach dem Gesagten für die Sauerstoffconcentration jedenfalls ein Maximum, Minimum und Optimum geben muss.

Turgorspannung bei dem Wachsthum. Nach dem Gesagten ist kaum zu bezweifeln, dass sowohl durch die Veränderung des Luftdruckes, als auch durch die Veränderung der Partiärpressung des Sauerstoffes eine Uebergangsreizung bewirkt wird, die bei einer kurzen (transitorischen) Evacuation (Wieler), also bei zu kurzer Inductionszeit nicht bemerklich zu werden braucht.

## § 32. Formative Erfolge durch chemische Mittel.

Insofern als durch den chemischen Umsatz im Stoffwechsel sowohl das Baumaterial, als auch die Betriebsenergie geschaffen werden, kann man die ganze Entwicklung und Gestaltung des Organismus als eine Chemomorphose bezeichnen, die durch die inneren und äusseren, also auch durch die chemischen Bedingungen in mehr oder minder auffälliger Weise in andere Bahnen gelenkt wird. Das geschieht schon durch die Quantität der Nahrung, denn bekanntlich fällt der Habitus einer Pflanze bei Mangel oder Ueberfluss von Nahrung oft recht verschieden aus<sup>1)</sup>. In beiden Fällen kann u. a. das Blühen unterbleiben, indem das eine Mal die Bildung von Blüthen durch die üppige Entwicklung der vegetativen Theile unterdrückt wird, andererseits im Hungerzustand die Pflanze nicht genügend erstarkt, um Blüthen oder andere Fortpflanzungsorgane bilden zu können (vgl. II, § 24, 57). Die Entwicklung der Fortpflanzungsorgane wird aber nicht selten dann beschleunigt, wenn eine zuvor gut ernährte Pflanze in Nahrungsnoth geräth.

Wird das kümmerliche Gedeihen durch andere Ursachen, z. B. durch Gifte u. s. w. bewirkt, so kann, aber muss nicht ein ähnliches Verhalten eintreten wie bei Nahrungsmangel. Ohnehin ist es nicht auffallend, dass dasselbe chemische Agens unter Umständen ganz verschiedenartige Reactionen hervorruft, da der Erfolg immer von den Eigenheiten des Organismus und der jeweiligen Stimmung dieses abhängt. Desshalb lassen sich kaum allgemeingiltige Regeln für die formative Wirkung eines bestimmten Stoffes aufstellen. Nur soviel ist gewiss, dass formative Erfolge sowohl durch Nahrungsmangel und Nahrungsüberfluss, als auch durch Veränderung der Nährstoffmischung, ferner durch Säuren und Alkalien, durch Gifte, durch Enzyme und spezifische Reizstoffe etc. verursacht werden<sup>2)</sup>. Alle diese Mittel und ihre Combinationen werden offenbar auch, wie schon p. 429 betont wurde, in dem regulatorischen Innenetriebe verwandt, um durch localisirtes Hemmen und Fördern des Wachsthums Neuformationen und die besondere Ausgestaltung der Anlagen zu erzielen (vgl. II, Kap. VII). Da aber durch die verschiedene Combination der chemischen Agentien und der anderen Factoren sehr mannigfache formative Erfolge veranlasst werden können, so ist man auch nicht gezwungen, besondere, nur einem Einzweck dienende Reizstoffe, für die Bildung von Blüthen, Sporangien etc. anzunehmen (II, Kap. VII).

1) Siehe z. B. Frank, Krankheit. d. Pflanzen 1895, II. Aufl., Bd. I, p. 278.

2) Ueber osmotische und andere Einflüsse vgl. § 33, 34. — Ueber die zum Theil sehr auffällige Beeinflussung animalischer Organismen vgl. O. Hertwig, Zelle u. Gewebe 1898, p. 124.

**Pilze.** Die auffälligsten Reactionen vollführen begreiflicherweise diejenigen Organismen, die zu weitgehenden Anpassungen befähigt sind und die, wie viele Algen und Pilze, auch in der Natur ihren Formenkreis nur bei einem entsprechenden Wechsel der Aussenbedingungen durchlaufen (II, § 57). Ein solcher Wechsel ist nothwendig, um Pilze und Algen zur Production von Fortpflanzungsorganen zu veranlassen, jedoch geht die bezüglichliche Reizwirkung bei den verschiedenartigen Organismen in zweckentsprechender Weise von verschiedenen Factoren (chemische Einflüsse, Turgescenzzustand, Licht, Wärme, Uebergang in ein anderes Medium) und deren differenten Combinationen aus (vgl. auch II, § 57). Vielfach haben aber chemische Einflüsse eine hervorragende und entscheidende Bedeutung. Insbesondere werden von den Pilzen öfters durch den Consum von Nahrung, sowie durch die Ansammlung von Stoffwechselproducten die chemischen Aussenbedingungen modificirt und dadurch selbstregulatorisch chemische Reizwirkungen geschaffen (I, p. 515; II, § 57).

Es ist in der That sehr zweckmässig, dass in vielen Fällen schon durch die Abnahme und den Mangel der Nahrung die Bildung von Erhaltungs- und Fortpflanzungsmitteln veranlasst wird. So unterbleibt bei Bacterien, so lange sie reichlich mit Nahrung versorgt sind, die Sporenbildung, die jederzeit durch Nahrungsmangel hervorgerufen werden kann<sup>1)</sup>. Erst durch Reduction der Nahrung werden auch die Plasmodien der Myxomyceten zur Bildung der Fruchtkörper veranlasst<sup>2)</sup>, und ebenso ist der Nahrungsmangel einer der Factoren, die in *Saccharomyces* die Sporenbildung anregen oder befördern<sup>3)</sup>. Die Abnahme der Nahrung veranlasst ferner die Bildung der Zygoten bei *Basidiobolus ranarum*<sup>4)</sup> und wahrscheinlich bei verschiedenen Mucorineen, sowie das Auftreten der Zoosporen und Oosporen bei *Saprolegnia*<sup>5)</sup>. An dem Mycelium von *Nectria cinnabarina* und *Ascoidea rubescens* beginnt die Abschnürung von Conidien erst bei Verminderung der Nahrung (Klebs, l. c.), und durch diesen Reiz wird *Ascophanus carneus* zur Production der Ascusfrucht<sup>6)</sup>, *Coprinus ephemerus* zur Bildung des Hutes veranlasst (Klebs, l. c.).

Derartige Reactionen treten am besten ein, wenn die dargebotene Nahrung zuvor ein tüchtiges vegetatives Wachsen gestattete. Bei allzu spärlicher Nahrung, zum Theil auch dann, wenn die Gegenwart von Säuren, Alkalien, Giften u. s. w. von Anfang an nur ein kümmerliches Wachsen ermöglicht, tritt die Production von Fortpflanzungsmitteln ganz oder theilweise zurück. Ein kümmerliches vegetatives Wachsen ist also vielfach noch unter Bedingungen möglich, in welchen die Pflanze nicht die Fähigkeit gewinnt, weitere Productionen vorzunehmen (Klebs, l. c. p. 145). Auch in Bezug auf Temperatur, Licht u. s. w. (II, § 22, 24) haben wir bereits gehört, dass Maximum und Minimum für die vegetative Thätigkeit weiter hinausgeschoben zu sein pflegen, als für die reproductive Thätigkeit. Ana-

1) Buchner, Centralbl. f. Bacteriol. 1896, Bd. 20, p. 806; O. Schreiber, ebenda p. 434; Ph. Stephanidis, Bot. Centralbl. 1900, Bd. 82, p. 325; Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 96.

2) Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 98.

3) Klebs, l. c. p. 94. Ausserdem begünstigen verschiedene Factoren die Sporenbildung in der nicht gährthätigen Hefe. Vgl. E. Ch. Hansen, Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth., 1898, Bd. 5, p. 4; A. Jörgensen, Mikroorganismen d. Gährungsindustrie 1898, IV. Aufl., p. 195; M. W. Beyerinck, Centralbl. f. Bact. II. Abth., 1898, Bd. 4, p. 662. — Ueber d. Züchtung von asporogenen Rassen vgl. II, Kap. VIII.

4) Raciborski, Flora 1896, p. 129.

5) Klebs, l. c. p. 91, 102.

6) Ch. Ternetz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 298.



loges gilt für den Sauerstoff, von dem, ebenso wie von der Nahrung, häufig ein geringeres Quantum ausreicht, um die Bildung der einfacheren Fortpflanzungsmittel anzuregen, während die morphologisch höher stehenden erst bei etwas günstigeren Verhältnissen aufzutreten pflegen (Klebs, l. c. p. 132). Nach Klebs<sup>1)</sup> bildet z. B. *Sporodinia grandis* die Sporangien schon in einer Luft, die auf 15 mm Quecksilberdruck verdünnt ist, während die Production der Zygotenträger bei 20 mm Druck beginnt, die geschlechtliche Vereinigung dieser aber erst stattfindet, wenn der Luftdruck 60 mm übersteigt. In diesen und ähnlichen Fällen wird die Bildung der Zygoten also nicht durch den Mangel an Sauerstoff verursacht<sup>2)</sup>, der aber den Uebergang des Plasmodiums der Myxomyceten in gewisse Dauerzustände veranlasst oder begünstigt. In den anaeroben Bacterien wird vermuthlich gerade der Zutritt von Sauerstoff die Formirung von Sporen oder anderen Dauerzuständen veranlassen.

Es wird also nicht nur durch die absolute Menge (Concentration) der Nahrung, sondern auch durch den Wechsel der Nahrungsmenge ein ansehnlicher Einfluss auf die formative Thätigkeit ausgeübt. Ein solcher Erfolg tritt im allgemeinen bei allseitiger (gleichmässiger) Verminderung der Nahrung ein, jedoch scheint in manchen Fällen gerade die localisirte Abnahme, also eine inhomogene Vertheilung der Nahrung besonders anregend zu wirken (Klebs 1900, l. c. p. 92; Bd. I, p. 137).

Ausser der Quantität ist auch die Qualität der Nahrung von wesentlicher Bedeutung. So wächst z. B. nach Klebs (1890, l. c. p. 114) *Saprolegnia* ausgezeichnet in Fleischextract, Pepton, Gelatine, bildet aber keine Fortpflanzungsorgane. Dagegen wird in diesem Pilz durch Leucin, Glutamin und reichliche Versorgung mit Phosphaten die Bildung der Oogonien befördert. Ausserdem ist aus den obigen Bemerkungen über Säuren, Alkalien und Gifte, sowie aus zahlreichen Beobachtungen von Klebs und anderen Forschern zu ersehen, dass die formative Thätigkeit nicht nur durch ernährende, sondern auch durch andere Stoffe in verschiedener Weise beeinflusst wird.

Alle diese und andere Beeinflussungen erstrecken sich aber nicht nur auf die reproductive, sondern auch auf die vegetative Thätigkeit<sup>3)</sup>. Es ist in der That leicht zu sehen, dass die Pilze sich auf verschiedenen Nährmedien etwas und zum Theil erheblich verschieden gestalten. Besonders auffallend geschieht dieses bei *Mucor racemosus* und einigen anderen Mucorarten, die im Innern einer Zuckerlösung (während sie Gährung verursachen) in der Form hefeartiger Sprossungen wachsen, an der Oberfläche der Nährlösung aber, sowie auf Brot und anderen festen Nährböden sogleich wieder zu der sporangienbildenden Form zurückkehren. Diese Hefeform tritt aber nicht nur (bei vermindertem Sauerstoffzutritt) im Inneren einer gährenden Flüssigkeit auf, sondern wird ferner mehr oder weniger deutlich bei der Einwirkung von Citronensäure, sowie unter verschiedenen anderen Bedingungen gebildet<sup>4)</sup>. Ausser *Mucor* werden verschiedene (aber nicht alle) Pilze

1) Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 66.

2) Wie das von van Tieghem u. einigen Forschern angenommen wurde. Vgl. Klebs 1900, l. c. p. 133.

3) Ausser den schon citirten Arbeiten finden sich diesbezügliche Untersuchungen z. B. bei Matruchot, Rech. s. l. developpement d. Mucedin. 1892; Bachmann, Bot. Ztg. 1893, p. 107; Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 34, p. 32; L. Planchon, Annal. d. scienc. naturell. 1900, VIII. sér., Bd. 11, p. 1; C. Werner, Die Bedingungen d. Conidienbildung bei einigen Pilzen, Dissert. 1898. Ueber Myxomycet. N. Ensch, Notes s. l. Myxomycetes 1899.

4) Siehe Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 309 u. die hier citirte Literatur. Vgl. auch Bd. I, p. 561.

theilweise durch dieselben, theilweise durch andere Einwirkungen zur Formirung hefeähnlicher Sprossungen veranlasst<sup>1)</sup>. Andererseits ändert sich auch die Gestaltung der *Saccharomyces*-Arten<sup>2)</sup> bei verschiedenen Ernährungsverhältnissen und Culturbedingungen, durch die ferner die Form mancher *Bacterien*<sup>3)</sup> in sehr auffälliger Weise modificirt wird.

Für **Algen** hat Klebs verschiedene morphogene Beeinflussungen festgestellt. So wird z. B. in *Conferva* die Bildung der Zoosporen (im Dunkeln) durch die 1 proc. Lösungen von Inulin, Amygdalin, Aesculin, nicht aber von Traubenzucker, Rohrzucker angeregt<sup>4)</sup>. Ferner unterlässt *Hydrodictyon* (l. c. p. 144) schon in 0,2 proc. Knop'scher Nährlösung (I, p. 443) die Formation von Zoosporen, die dann bei der Uebertragung in Wasser schnell entstehen<sup>5)</sup>. Aehnliche Beziehungen finden sich bei *Vaucheria* (l. c. p. 116), *Chlamidomonas* (l. c. p. 432) etc. Auch ist bei den Algen, ähnlich wie bei den Pilzen, zur Bildung der Fortpflanzungsmittel häufig eine höhere Sauerstoffpressung nöthig. So wächst *Vaucheria repens* (l. c. p. 117) noch bei einem Barometerstand von 3 mm, bildet aber erst bei 18 mm normale Sexualorgane.

**Phanerogamen.** Ueber die morphogenen und anatomischen Erfolge des allgemeinen oder partiellen Hungerzustandes, sowie der Einwirkung einzelner Salze vgl. Frank, *Krankheiten der Pflanzen* 1895, II. Aufl., Bd. I, p. 278. Ferner Dassonville, *Rev. général. d. Botan.* 1896, Bd. 8, p. 284; G. Bonnier, *Compt. rend.* 1897, Bd. 125, p. 794; G. H. Pethybridge, *Beitr. z. Kenntniss d. Einwirkung d. anorgan. Salze*, Göttingen 1899; Téodoresco, *Rev. général. d. Botan.* 1899, Bd. 11, p. 445 (Kohlensäuremangel); P. Gottschery, *Annal. d. scienc. naturell.* 1899, VIII. sér., Bd. 9, p. 61. Ueber die Beeinflussung der Cystolithen durch den Mangel an Ca und Si vgl. Bd. I, p. 427, 430. — Ueber Salzpflanzen siehe Bd. II, § 33.

1) Klebs, l. c., ferner Zopf, *Pilze* 1890, p. 17; Schostakowitsch, *Flora* 1895, Ergänzungsband p. 362; Raciborski, *Flora* 1896, p. 126.

2) E. Ch. Hansen, *Compt. rend. d. Laboratoire d. Carlsberg* 1900, Bd. 5, p. 1; Jörgensen, *Mikroorganismen d. Gährungsindustrie* IV. Aufl., 1898, p. 195 u. die an diesen Stellen citirte Lit.

3) Flügge, *Mikroorganismen* 1896, III. Aufl., Bd. I, p. 52, 430, 478 etc.; Migula, *System d. Bact.* 1897, Bd. I, p. 173, 212 u. die hier citirte Lit. — Für Essigbakterien Hansen, *Centralbl. f. Bacteriol.* II. Abth. 1895, Bd. I, p. 36; *Compt. rend. d. Labor. d. Carlsberg* 1900, Bd. 5, p. 39; W. Henneberg, *Centralbl. f. Bact., II. Abth.*, 1898, Bd. 4, p. 46.

4) Klebs, *Bedingungen d. Fortpflanzung* 1896, p. 354. — Vgl. auch G. Senn, *Bot. Ztg.* 1899, p. 97, Einfluss von Sauerstoff auf die Coloniebildung. — Ueber die Bedeutung chemischer Reize für die Bildung der Copulationsschläuche siehe Bd. II, Kap. XII. — An dem ungenügend ernährten Prothallium der Farne unterbleibt ebenfalls die Bildung der Sexualorgane. Prantl, *Bot. Ztg.* 1884, p. 754.

5) Nach B. E. Livingstone (*Botan. Gazette* 1900, Bd. 30, p. 289) wirkt in solchem Sinne bei *Stigeoclonium* nur der Wechsel der osmotischen Leistung der Lösung.

## Abschnitt VII.

## Einfluss des Wassergehaltes und des Turgescenzzustandes.

## § 33. Beeinflussung der Zuwachsbewegung.

Das Wachstum ist in hohem Grade von der Wasserversorgung und dem Wassergehalt abhängig. Denn schon eine geringe Senkung des Turgors verursacht eine erhebliche Verlangsamung der Zuwachsbewegung (des Flächenwachstums der Zellhaut), die mit Aufhebung der Turgorspannung der Zellmembran zum Stillstand kommt und vielfach schon vor dem gänzlichen Schwinden der Turgorspannung aufzuhören scheint, so dass gewelkte Pflanzen nur noch langsam oder gar nicht wachsen<sup>1)</sup>.

Ebenso bewirken die Verminderung und die Aufhebung der Turgorspannung durch die osmotische Wirkung einer (indifferenten) Salzlösung eine Verlangsamung und eine Aufhebung des Flächenwachstums der Zellhaut<sup>2)</sup>. Dieses Wachstum wird also durch die Aufhebung der Turgorspannung, sowie durch gewisse andere Eingriffe in den immerhin noch wasserreichen Zellen ausgeschaltet, in welchen Athmung und andere Stoffwechselprocesse fortschreiten (I, p. 576), in denen u. a. auch um den plasmolysirten Protoplasten eine neue Zellhaut gebildet wird (I, § 84).

Die Pflanzen sind aber in sehr ungleichem Maasse befähigt, auf osmotisch wirksamen Lösungen zu gedeihen. Während viele Pflanzen schon nicht mehr auf Lösungen fortkommen, die 1—2 Proc. NaCl enthalten oder die mit einer solchen Lösung isosmotisch sind, wachsen manche Pilze und Algen noch in Lösungen, die 17—20 Proc. NaCl enthalten<sup>3)</sup>. Deshalb werden auch gewisse Organismen in der Natur noch in Salzseen gefunden, deren Wasser nahezu mit NaCl gesättigt ist (Lit. bei Stange, l. c.), und gewisse kleine Algen sieht man in gesättigten Lösungen von Kaliumnitrat auftreten.

Eine solche Anpassungsfähigkeit wird, wie schon mitgetheilt ist (I, p. 445), durch eine entsprechende Stoffaufnahme oder durch die selbstthätige Turgorregulation ermöglicht. Vermöge dieser wird in den Pflanzen, wenn sie in

1) Ueber die Bedeutung des Turgors für das Wachstum vgl. II, Kap. II. — Aus Bd. I, p. 143 ist zu ersehen, dass Sporen etc. in feuchter Luft nur durch Thaubildung die zum Keimen nothwendige Wassermenge gewinnen können.

2) Siehe z. B. de Vries, *Mechan. Ursache d. Zellstreckung* 1877, p. 57; Klebs, *Unters. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen* 1886, Bd. 2, p. 489; Wieler, *Ber. d. bot. Gesellsch.* 1887, p. 375; Stange, *Bot. Ztg.* 1892, p. 253; True, *Annals of Bot.* 1895, Bd. 9, p. 365; Reinhardt, *Bot. Festschrift f. Schwendener* 1899, p. 434. — Die Salzlösung gelangt vom Wurzelsystem allmählich auch in die in Luft ragenden Theile.

3) Näheres Bd. I, p. 414 u. in den dort citirten Arbeiten von Eschenhagen, Stange, Oltmanns, Richter, Bruhns, Fischer, Klebs. Von neuer Literatur nenne ich noch L. Errera, *Bullet. d. l'Académ. royale d. Belgique* 1899, p. 93; A. Yasuda, *Jour. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo* 1900, Bd. 13, p. 404 (Flagellaten, Infusorien); A. Pettersson, *Archiv f. Hygiene* 1900, Bd. 37 (Bakterien).

eine concentrirtere Lösung kommen, die osmotische Energie des Zellinhaltes gesteigert und die frühere Turgorspannung der Zellhaut ganz oder theilweise wieder hergestellt. Diese Ausgleichung wird zwar von manchen Pflanzen ziemlich schnell ausgeführt, jedoch veranlasst selbst bei diesen ein plötzlicher Wechsel der Concentration eine gewisse Störung und eine transitorische Verlangsamung oder Sistirung des Wachsthum<sup>1)</sup>. Dieser Erfolg wird ebenso bei plötzlicher Zunahme, als bei plötzlicher Abnahme der Concentration erzielt. Im ersteren Falle kann dann vorübergehend Plasmolyse auftreten, während eine Zersprengung gewisser Organismen eintritt, wenn durch starke Verdünnung der umgebenden Lösung die Turgorspannung der Zellhaut zu weitgehend gesteigert wird<sup>2)</sup>. Eine solche Zersprengung erfahren Bryopsis, Derbesia schon beim Versetzen in Quellwasser, während andere in Flussmündungen wachsende Meeressalgen darauf angewiesen sind, bei dem Wechsel von Ebbe und Fluth den Uebergang aus salzigem in süßes Wasser und umgekehrt täglich durchzumachen. Es fehlt aber auch nicht an Pflanzen, die zwar zu einer allmählichen Accommodation befähigt sind, bei plötzlichem Wechsel indess so geschädigt werden, dass sie absterben<sup>3)</sup>. Ausserdem wird nach Errera<sup>4)</sup> *Aspergillus niger* durch fortgesetzte Cultur auf hochconcentrirter Lösung derart adaptirt, dass die Sporen befähigt sind, sogleich auf hochconcentrirten Lösungen zu keimen, und dass diese Befähigung bei der Rückführung auf eine verdünnte Lösung erst allmählich ausklingt.

Je nach der Transpiration und der Wasserversorgung (I, Kap. VI) sind ferner

1) Stange. Bot. Ztg. 1892, p. 235; Richter, Flora 1892, p. 55; Oltmanns, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 23, p. 370; Flora 1895, p. 47; True, Annals of Bot. 1895, Bd. 9, p. 366. — Vgl. auch Bd. II, § 8.

2) Vgl. Bd. I, p. 415 und Eschenhagen. Einfluss von Lösungen verschieden. Concentration auf Schimmelpilze 1889, p. 35 (Pilze); Noll, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1888, Bd. 3, p. 522 (Algen); B. Lidforss, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 247 (Pollenkörner); A. Fischer, Zeitschr. f. Hygiene u. Infectionskrankheit. 1900, Bd. 35, p. 4. — Ein Zerplatzen tritt z. B., ohne dass die Concentration der umgebenden Lösung geändert wird, in manchen Pollenschläuchen ein, nachdem diese eine gewisse Grösse erreicht haben. Ferner tritt nach A. Fischer (l. c.) nach dem Uebertragen von Bacterien in eine concentrirtere Lösung vielfach eine Zersprengung (Plasmolyse nach Fischer l. c. p. 5) ein, die von A. Fischer (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 73) unter solchen Bedingungen auch an Infusorien beobachtet wurde. Die Annahme von Fischer (l. c.), die Zersprengung sei die Folge des osmotischen Ueberdrucks, der durch das schnelle Eindringen der Salzlösung erzeugt werde, ist nicht zulässig, da auch durch die schnellste Diösmose doch nur die Ausgleichung der Potentialdifferenz und somit die Wiederherstellung des früheren Turgescenzzustandes erzielt werden kann. Sofern die Zersprengung wirklich nur durch einen gesteigerten osmotischen Druck verursacht wird, könnte dieser aber z. B. dadurch zu Stande kommen, dass das Wachstum retardirt wird, die Production osmotisch wirksamer Substanz aber noch fort dauert, also nicht entsprechend regulirt oder vielleicht sogar beschleunigt wird. In derselben Weise dürfte das oben erwähnte Zersprengen von Pollenschläuchen zu deuten sein. (Vgl. II, § 71.)

3) Vgl. A. Richter, Flora 1892, p. 54 (Algen); Stahl, Bot. Ztg. 1884, p. 466 (Plasmodien); Karsten, Diatom. d. Kieler Bucht 1899, p. 152; M. Massart, Archiv. d. Biologie 1889, Bd. 9, p. 547 (Bacterien); A. Fischer, 1900, l. c. (Bacterien). Vgl. II, § 71. — Beispiele, dass gewisse Zellen sich nicht plasmolysiren lassen und durch Salzlösungen getödtet werden, bei Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleist. 1893, p. 307; Reinhardt, Botan. Festschrift für Schwendener 1899, p. 458.

4) L. Errera, Bullet. d. l'Academ. royal. d. Belgique 1899, p. 95. Ueber Nachwirkungen vgl. II, § 56, 64, 65 u. s. w.

der Turgescenzzustand und damit die Zuwachsbewegung der Landpflanzen erheblichen Schwankungen unterworfen, die beim Welken bis zu dem Einstellen des Wachstums gehen. Das Gedeihen unter solchen Umständen lehrt, dass solche Schwankungen ertragen werden. Indess dürfte bei schnellem Wechsel ebenfalls eine transitorische Wachstumsstörung eintreten, die Godlewski<sup>1)</sup> beobachtete, als er eine plötzliche Steigerung der Transpiration veranlasste.

Natüremässig wird bei einer bestimmten Wasserversorgung die ausgiebigste Wachstumsthätigkeit, Productionsthätigkeit etc. erzielt<sup>2)</sup>. Denn eine zu reichliche Wasserzufuhr kann z. B. durch Injection der Intercellularen u. s. w. hemmend wirken, und zudem ist nicht nur der Turgescenzzustand, sondern sind auch die Transpiration und die hiermit verknüpfte Wasserbewegung von physiologischer Bedeutung. Weiter ist schon früher (I, p. 445) hervorgehoben, dass für das Gedeihen eine bestimmte Concentration der Nährlösung am günstigsten ist und dass z. B. die obligaten Meeresalgen nicht mehr fortkommen, wenn die osmotische Wirkung des Salzwassers unter einen gewissen Werth sinkt.

### § 34. Formative Erfolge.

Wir haben hier nicht auf die bekannte und geographisch wichtige Thatsache einzugehen, dass in der Natur die Entwicklung und der Character der Vegetationsdecke in hervorragendem Grade durch die gebotenen Wasser- und Feuchtigkeitsverhältnisse beherrscht werden<sup>3)</sup>. Uebrigens ist früher (I, Kap. VI) der Eigenschaften und Einrichtungen gedacht, durch welche die Pflanzen befähigt sind, mit dem aufgenommenen Wasser mehr oder weniger öconomisch zu walten, und bei dieser Gelegenheit ist auch darauf hingewiesen, dass die maassgebenden Eigenschaften, je nach den Aussenbedingungen, bis zu einem gewissen Grade zweckentsprechend ausgebildet werden. So hörten wir, dass an trockeneren Standorten die Cuticula stärker und damit die Transpiration verringert (I, p. 224), ferner die Ausbildung der Leitbahnen durch die gesteigerte Inanspruchnahme gefördert wird (I, p. 198). Auch die Hemmung des Wachstums<sup>4)</sup> durch unvollkommene Turgescenz (ungenügende Wasserversorgung) hat eine selbstregulatorische Bedeutung, da mit dem Kleinbleiben der Pflanze die Oberfläche reducirt und damit der Wasserverlust durch Transpiration vermindert wird. Hierdurch nehmen diese Pflanzen bis zu einem gewissen Grade den Character von Xerophyten an, bei denen andererseits die typischen Charactere mehr oder minder abgeschwächt werden, wenn sie bei reichlicher Wasserzufuhr üppiger wachsen.

1) Godlewski, Anzeig. d. Acad. d. Wissensch. zu Krakau 1890, p. 470.

2) Wollny, Forsch. a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1897, Bd. 20, p. 56; Ad. Mayer, Journal f. Landwirthsch. 1898, p. 167. — Vgl. auch Bd. I, p. 190, 217.

3) Vgl. u. a. Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 3. — Siehe auch dieses Buch II, § 70.

4) Vgl. Sorauer, Bot. Ztg. 1873, p. 143; 1878, p. 1; de Vries, Landwirth. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 896; Frank, Krankheit d. Pflanzen IV. Aufl., 1893, Bd. I, p. 2 2; Wollny, Forsch. a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1897, Bd. 20, p. 56 u. die an diesen Stellen cit. Lit. — Siehe auch dieses Buch Bd. II, p. 113.

Anpassungen sind immer nur in gewissen Grenzen möglich und besonders dann, wenn diese weit gezogen sind, darf man auf auffällige formative Reactionen rechnen. Bei manchen amphibischen Pflanzen (*Ranunculus fluitans*, *Sagittaria*, gewissen Algen etc.) ist z. B. die Landform so verschieden von der Wasserform, dass man zwei distincte Arten vor sich zu haben glaubt. Ferner ändert sich bei manchen Wasserpflanzen die formative Thätigkeit in auffällender Weise an den aus dem Wasser hervortretenden Theilen. So sind die Schwimmblätter von *Ranunculus aquatilis*, *Nuphar luteum*, *Potamogeton natans*, die Luftblätter von *Sagittaria* ganz anders gestaltet als die Wasserblätter, die allein gebildet werden, so lange die Pflanze von Wasser bedeckt ist<sup>1)</sup>. Unter diesen Umständen, also in zu tiefem Wasser, pflegen Blüthen, die normalerweise über Wasser treten, selbst dann nicht zur Entfaltung zu kommen, wenn ihre Anlage unter Wasser gebildet wird<sup>2)</sup>.

Ebenso unterbleibt bei verschiedenen niederen Pflanzen unter Wasser die Bildung derjenigen Fortpflanzungsorgane, die normal ausserhalb des Wassers (Substrates) entstehen. Das gilt z. B. für die Conidien von *Aspergillus niger*, für die Sporangien von *Mucor*, *Pilobolus* etc., die auch innerhalb eines festen Substrates sich nicht bilden, während z. B. bei *Saprolegnia* alle Fortpflanzungsorgane unter Wasser formirt werden<sup>3)</sup>. Aehnliche Eigenthümlichkeiten und Verschiedenheiten kann man u. a. auch bei Moosen<sup>4)</sup> beobachten.

Weiter wird ohne einen Wechsel des umgebenden Mediums, nur durch die Abnahme des Wassergehaltes, bei Plasmodien von *Myxomyceten*, bei *Vaucheria*, *Botrydium* etc. die Bildung von besonderen Dauerzuständen veranlasst, die befähigt sind das Austrocknen auszuhalten<sup>5)</sup>. Bis zu einem gewissen Grade gehört hierher auch die Erfahrung, dass Phanerogamen, die an feuchten Standorten nicht blühen, bei Verminderung der Wasserzufuhr, wohl in Folge der reducirten Entwicklung der vegetativen Theile, zur Bildung von Blüthen schreiten<sup>6)</sup>.

4) Lit. bei Askenasy, Bot. Ztg. 1870, p. 493; H. Schenck, Biolog. d. Wassergewächse 1886; Goebel, Pflanzenbiol. Schilderung. 1893, II, p. 283; Organographie 1898, I, p. 224; Wächter, Flora 1897, p. 367. Nach F. Brand (Botan. Centralbl. 1894, Bd. 57, p. 168) bildet *Nuphar luteum* unter 12 C. keine Schwimmblätter.

2) Vgl. z. B. Schenck, l. c. p. 412; Goebel 1893, l. c. p. 369.

3) Lit. Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 453, 472; Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 32; 1900, Bd. 35, p. 445; J. Ray, Rev. général. d. Bot. 1897, Bd. 9, p. 257; Fr. Gräntz, Einfluss d. Lichts auf einige Pilze 1898, p. 61; C. Werner, Die Bedingungen der Conidienbildung bei einigen Pilzen, Dissert. 1898; H. Bachmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 34, p. 322; Ch. Ternetz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 298; (L. Celakovsky, Bot. Centralbl. 1900, Bd. 83, p. 292.)

4) Ueber formative Beeinflussungen bei Laub- u. Lebermoosen vgl. H. Schenck, l. c. p. 49; Lorch, Flora 1894, p. 424; Goebel, Organographie 1898, p. 225.

5) Vgl. über diese und anderweitige formative Reactionen, de Bary, Morphol. u. Biol. d. Pilze 1884, p. 460 (Myxomyceten). — Ueber andere Pilze siehe die in der Anmerk. 3 citirten Abhandlungen. Für Algen etc. vgl. Cienkowski, Mélang. biol. de Bullet. d. l'Academ. d. St. Pétersbourg 1876, Bd. 9, p. 537; Rostafinski u. Woronin, Bot. Ztg. 1877, p. 660; Stahl, Bot. Ztg. 1879, p. 429; Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 223, 331 etc.; [L. Matruchot u. L. Molliard, Compt. rend. 1900, Bd. 131, p. 1248 (Stichococcus); B. E. Livingstone, Botanic. Gazette 1900, Bd. 30, p. 289.]

6) Vgl. auch II, p. 104. — Ueber Nothreife des Getreides etc. siehe Frank, Krankheiten d. Pflanz. 1895, Bd. I, p. 267.

In vielen Fällen liegt ohne Frage die nächste fassbare Ursache der Perception in einer Modification des Turgors, der indess bei dem Wachsthum nicht nur als mechanische Dehnkraft in Betracht kommt (II, Kap. II). Ausserdem wird z. B. die Verstärkung der Leitbahnen wahrscheinlich durch die Wasserbewegung sowie die weitere Ausbildung der Cuticula vermuthlich durch die Transpiration und die mit ihr verketteten Bewegungen veranlasst. Nach dem Untertauchen in Wasser kann ausserdem die Einschränkung der Sauerstoffzufuhr etc. ein entscheidender Factor werden. Beachtet man aber, dass den Ranken eine Unterschiedsempfindung für den festen und flüssigen Aggregatzustand zukommt (II, Kap. XII), so muss man die Möglichkeit zugeben, dass ein anderes Object eine Unterschiedsempfindung für den flüssigen und gasförmigen Aggregatzustand oder auch für verschiedene Flüssigkeiten besitzt. Ausserdem mag in manchen Fällen aus der ungleichen Beeinflussung (Turgorsenkung u. s. w.<sup>1</sup>) verschiedener Theile (durch eine Unterschiedsempfindung) eine Reizwirkung hervorgehen, und zweifellos entspringt der Erfolg öfters aus der Combination einiger der obigen und noch anderer Factoren. Demgemäss ist es oft schon schwierig, die zur Reaction führenden Ausseneinflüsse zu präcisiren. Es ergibt sich dieses auch aus den folgenden Betrachtungen, in welchen wir naturgemäss nicht eine Aufzählung der verschiedenen formativen Reactionen liefern, die, wie immer, auf uns unbekanntem inneren Qualitäten beruhen.

Durch eine Turgorverminderung wird jedenfalls eine Wachsthumverzögerung bewirkt. Dagegen muss ein anderer Factor verursachen, dass die völlig turgescente Wurzel von Landpflanzen in Luft und ebenso in Wasser etwas langsamer wächst, als im Erdboden, während in diesem umgekehrt das Wachsthum der Wasserwurzeln von *Lemma*, *Hydrocharis*, *Azolla* verzögert wird<sup>2</sup>). Aus den Versuchen von Wakker geht wenigstens soviel hervor, dass diese Erfolge nicht durch eine ungenügende Sauerstoffzufuhr veranlasst werden. Durch diese wird aber unter Umständen eine Wachsthumshemmung in den untergetauchten Stengeln von Landpflanzen verursacht<sup>3</sup>), da diese nicht so gut eine genügende Menge von Sauerstoff aus dem Wasser zu gewinnen vermögen.

Eine auffällige Wachsthumshemmung durch das Hervortreten aus dem Wasser findet sich bei *Hydrocharis morsus ranae*, *Ranunculus sceleratus*, *Marsilia quadrifolia* etc., bei welchen der Blattstiel eines Schwimmblattes das Wachsthum einstellt, nachdem die Lamina auf die Oberfläche des Wassers gelangt ist. Erhöht man das Wasserniveau, so dass die Lamina sich wiederum unter Wasser befindet, so wird der Blattstiel von neuem zu einem entsprechenden Wachsthum veranlasst<sup>4</sup>). Da diese durchaus zweckentsprechende Reaction auch in dampfgesättigter Luft eintritt, so kann sie nicht wohl auf Transpiration und Turgorsenkung beruhen. Es ist aber auch noch zweifelhaft, ob diese Reaction, wie Karsten nachzuweisen

1) Ueber wechselseitige Wasserentziehung vgl. Bd. I, p. 194.

2) Sachs, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1874, Bd. I, p. 409, 589; Wakker, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 77.

3) Siehe z. B. Frank, Cohn's Beitr. z. Biol. 1872, Bd. I, p. 76; Vöchting, Organbildung 1878, p. 434; Wakker, l. c. Nach A. P. Mazé, Annal. d. l'Institut Pasteur 1900, Bd. 14, p. 250 keimen nicht alle Samen unter Wasser. — Vgl. Bd. I, Kap. V.

4) Frank, Cohn's Beitr. z. Biol. 1872, I, p. 31; Karsten, Bot. Ztg. 1888, p. 566; Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen 1893, p. 314. — An diesen Stellen finden sich auch Mittheilungen über die Verlangsamung des Wachsens an den in Luft ragenden Theilen anderer Wasserpflanzen.

sucht, durch die Veränderung der Sauerstoffzufuhr<sup>1)</sup> oder durch andere Momente veranlasst wird, die sich aus dem Uebergang von Wasser in Luft ergeben. Da schon die Bedeckung der Blattfläche mit einer dünnen Wasserschicht das Wachstum des Blattstieles anregt, so können der Wasserdruck (vgl. II, § 35) und der durch den Auftrieb bewirkte mechanische Zug (vgl. II, § 36) nicht wohl als Reizursachen in Betracht kommen.

Ebensowenig sind die Reizursachen präcisirt, durch welche die Bildung von Schwimm- und Luftblättern oder andere formative Vorgänge veranlasst werden. Erwähnt mag hier sein, dass in Wasserpflanzen bei normaler Lebensweise das Durchlüftungssystem, Schwimmblasen etc. gewöhnlich besser ausgebildet werden, als bei Aufenthalt in Luft<sup>2)</sup>. Ferner wird im allgemeinen durch Wasser, auch schon durch feuchte Luft, die ausgedehnte oder localisirte Bildung der verschiedenen Arten von Aerenchym begünstigt<sup>3)</sup>. Dagegen fällt in Luftblättern die anatomische Differencirung (Pallisadengewebe etc.) unvollkommener aus, wenn sie durch Aufenthalt in feuchter Luft oder unter Wasser den normalen Verhältnissen (Transpiration etc.) entzogen werden<sup>4)</sup>.

Auffällige und je nach den Anpassungen specifisch verschiedene Reactionen finden sich auch bei den Pilzen. Bei *Sporodinia grandis*, sowie bei *Penicillium*, *Aspergillus* u. s. w. unterbleibt nach Klebs<sup>5)</sup> die Bildung von Sporangien unter Wasser und ebenso in dampfgesättigter Luft, weil die Transpiration als Bildungsreiz wirkt. Diese ist aber nicht für die Production der Zygoten nöthig, deren Bildung in dampfgesättigter Luft gefördert wird, so dass *Sporodinia* je nach den Feuchtigkeitsverhältnissen zur Bildung von Sporangien oder Zygoten veranlasst werden kann. Dagegen wird nach Klebs (l. c. p. 62) die Bildung der Conidien von *Eurotium* (vgl. Bd. I, p. 415) hauptsächlich durch eine Beschränkung der Wasserzufuhr veranlasst. Da aber bei gewissen Pilzen die Conidien, Sporangien etc. normal unter Wasser auftreten, ist es nicht auffallend, dass nach H. Bachmann<sup>6)</sup> *Mortierella van Tieghemi* die Luftsporangien ohne Transpiration, d. h. in völlig

1) Ueber den Einfluss der Sauerstoffpressung auf das Wachstum vgl. II, § 34.

2) Schenck, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 20, p. 526; Goebel, Organographie 1898, I, p. 224.

3) Schenck, l. c. p. 526; Goebel, Pflanzenbiol. Schilderung. 1893, p. 256; Wieler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 549; v. Tubeuf, Forstl. naturw. Zeitschr. 1898, p. 519; H. Devaux, Annal. d. scienc. naturell. 1900, VIII. sér., Bd. 12, p. 221.

4) Eberdt, Ber. d. Bot. Ges. 1881, p. 371; Kohl, Transpiration d. Pflz. 1886, p. 94, 444; P. Lesage, Compt. rend. 1894, Bd. 118, p. 235; Bonnier, Annal. d. scienc. naturell. 1894, VII. sér., Bd. 20, p. 350; Junger, Bibliothec. botan. 1895, Heft 32, p. 1. — Anderweitige anatom. Angaben z. B. ferner bei de Bary, Vergl. Anat. 1877, p. 639; Kohl, l. c. p. 94; R. Keller, Biol. Centralbl. 1898, Bd. 18, p. 244; Wollenweber, Bot. Centralbl. 1898, Bd. 74, p. 484; E. Jahn, Fünfstück's Beitr. z. wiss. Bot. 1897, I, p. 284; Lazniewski, Flora 1896, p. 260; Schimper, Pflanzengeographie 1893, p. 20 u. s. w. — In den cit. Schriften (z. B. Goebel, Organographie 1898, p. 226) sind auch Thatsachen über die Beeinflussung d. Bildung von Stacheln, Haaren etc. durch Feuchtigkeit mitgetheilt. Ueber Haare vgl. auch Bd. I, p. 138.

5) Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 64; 1900, Bd. 35, p. 445; Ch. Terretz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 298. — Ueber die Bedeutung d. Transpiration für Wachstum vgl. Bd. I, p. 247; B. Schmid, Bot. Centralbl. 1898, Bd. 76, p. 302. Da sich nach Celakovsky (Bot. Centralbl. 1900, Bd. 83, p. 292) die Sporangien, Conidien etc. auch beim Einwachsen in Oel, also bei Ausschluss von Transpiration bilden, so muss der Uebergang in das fremde Medium (wie auch bei *Hydrocharis* etc.) noch in anderer Weise als Reiz wirken.

6) H. Bachmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 34, p. 323. — Vgl. Klebs 1900, l. c. p. 122.



dampfgesättigter Luft erzeugt. Diese Reactionen hängen wie immer von den anderweitigen Bedingungen ab, durch welche die jeweilige Stimmung modificirt und durch deren Variation unter Umständen ähnliche Reactionen wie durch den Einfluss der Feuchtigkeitsverhältnisse erzeugt werden (vgl. II, § 20, 21). Beispiele hierfür liefern denn auch die citirten Arbeiten, aus denen u. a. zu entnehmen ist, dass durch die Sauerstoffpressung die Bildung der Sporangien bei Sporodinia in geringerem (Klebs), bei Mortierella in erheblicherem Grade (Bachmann) beeinflusst wird.

Die Beobachtungen in der Natur lehren schon, dass das Leben in Wasser oder auf feuchtem Substrat die formative Thätigkeit der Algen beeinflusst. Belege hierfür finden sich in den p. 140 citirten Studien, in welchen auch die zum Theil sehr auffälligen formativen Aenderungen behandelt sind, die Algen durch die osmotische Wirkung von Lösungen erfahren. Erwähnt mag hier werden, dass z. B. *Vaucheria* durch die Ueberführung von feuchtem Boden in Wasser zur Production von Zoosporen angeregt wird, dass in fließendem Wasser aber die Bildung der Sexualorgane zu unterbleiben pflegt<sup>1)</sup>. In diesen, wie in anderen Fällen bleibt dann zu entscheiden, ob das fließende Wasser durch den mechanischen Zug (II, § 36) oder in anderer Weise durch die Bewegung und die hiermit verknüpften Verhältnisse als formativer Reiz wirkt (vgl. II, § 57<sup>2)</sup>.

Die Feuchtigkeitsverhältnisse können natürlich die Neubildung und die Fortbildung eines Organes in verschiedenem Maasse beeinflussen. So werden bei gewissen Wasserpflanzen die Blüten in Wasser angelegt, aber nicht entfaltet, während in anderen Fällen durch Untertauchen in Wasser die Fortbildung der in Luft entstandenen Anlagen beeinträchtigt wird<sup>3)</sup>. Weiter wird z. B. durch Wassermangel die Bildung der Wurzelanlagen nicht in solchem Grade gehemmt, wie das Auswachsen dieser Anlagen<sup>4)</sup>.

Da bei der Einwirkung von Salzlösungen die Gesamtheit der Aussenbedingungen sich anders gestaltet, als bei der Herabsetzung des Turgors durch Transpiration, so fallen in beiden Fällen die formativen Effecte nicht selten auch dann mehr oder weniger verschieden aus, wenn die gelösten Salze nur osmotisch, also nicht durch ihre chemische Qualität wirken. Ich muss mich hier darauf beschränken, auf die Notizen in Bd. I, p. 413 und im übrigen auf die zahlreichen Einzelangaben in der Literatur zu verweisen<sup>5)</sup>.

1) Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 223.

2) Vgl. u. a. Klebs, l. c. p. 444 (*Hydrurus*); Goebel, Pflanzenbiol. Schilderung. 1893, II. Theil, p. 444.

3) Vgl. z. B. F. Gräntz, Einfluss d. Lichts auf einige Pilze 1898, p. 61. — Dagegen wird das Auswachsen von Wurzelanlagen im Wasser gefördert.

4) Vöchting, Organbildung i. Pflanzenreich 1873, p. 125 u. 442; Pfeffer, Arbeit. a. d. Bot. Inst. in Würzburg 1874, Bd. I, p. 97.

5) Ausser der I, p. 413 citirten Lit. nenne ich von inzwischen erschienenen Arbeiten Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 98; Diels, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 308; Dassonville, Rev. général. d. Botan. 1898, Bd. X, p. 45; R. Otto, Ber. bot. Gesellsch. 1899, p. 439; M. Eberhardt, Compt. rend. 1900, Bd. 131, p. 193, 313; J. Beauverie, Compt. rend. 1904, Bd. 132, p. 226. Ausserdem vielfache Angaben, auch über niedere Pflanzen, in den in diesem Abschnitt, ferner in den § 32 citirten Arbeiten über chemische Einflüsse, die ja oft mit den osmotischen Eingriffen zusammen greifen. Von älterer Lit. über Algen sei noch hingewiesen auf Famintzin, Mélang. biologiqu. Pétersbourg 1874, Bd. 8, p. 226.

## Abschnitt VIII.

**Beeinflussung des Wachsens durch mechanische Eingriffe.**

## § 35. Mechanische Wirkungen.

Abgesehen davon, dass durch einen genügenden mechanischen Widerstand die Ausführung des angestrebten Wachsens unmöglich gemacht wird, werden durch Zug, Druck, Erschütterungen u. s. w. je nach den Eigenheiten der Pflanze verschiedenartige Reizwirkungen ausgelöst.

Die wachstumsthätige Pflanze vermag übrigens gegen eine hemmende Widerlage eine hohe Druckwirkung zu entwickeln, wie schon die Erfahrung lehrt, dass ein eingeklemmter Stamm, eine eingeklemmte Wurzel u. s. w. schwere Steine fortzuschieben und sogar Felsstücke abzusprengen vermögen. Diese mechanische Aussenleistung wird erzielt (vgl. II, p. 34), indem dann, wenn die Widerlage die Vergrößerung der Zelle unmöglich macht, das Flächenwachstum der Zellwand noch fortschreitet und hierdurch, unter allmählicher Entspannung der Zellhaut, die Turgorenergie gegen die Widerlage gelenkt wird. Ist durch die totale Entspannung der Zellhaut die ganze Turgorenergie übertragen, so ist der höchste Aussendruck erreicht, den zartwandige Zellen und Gewebe zu bewirken vermögen, während dickwandige Zellen durch ein actives Wachsen der Zellwand eine fernere Steigerung der Aussenleistung zu Stande bringen können<sup>1)</sup>.

Für die bis dahin gemessenen Druckwirkungen reicht die Turgorenergie aus, die in wachsenden Zellen zumeist der osmotischen Leistung einer 1,5—4 proc. Lösung von Kaliumnitrat entspricht, also 4,3—15 Atmosphären (ca. 4—15 Kilo pro 1 cm<sup>2</sup>) beträgt (I, p. 129). Diese Turgorenergie erfährt bei der mechanischen Hemmung des Wachstums vielfach keine Veränderungen (z. B. in der Wurzel von *Zea mais*, in *Spirogyra*, *Chara*), während sie u. a. in der Wurzel von *Faba vulgaris* um ca.  $\frac{1}{3}$  zunimmt, so dass auf diese Weise die Befähigung zu einer höheren Aussenleistung gewonnen wird. Wenn diese z. B. nur auf 6 Atmosphären steigt, so würde doch schon ein 10 cm dickes und 100 cm langes Wurzel- und Stengelstück nach aussen einen Gesamtdruck von 6000 Kilo ausüben und man versteht deshalb, dass die oben erwähnte Verschiebung und Sprengung von Steinen erzielt werden können. Da die Aussenleistung mit der Grösse der drückenden Fläche steigt, so wird der Aussendruck mehr und mehr zunehmen, wenn sich z. B. die in einen Spalt eingedrungene Wurzel durch das ihr mögliche Wachstum verbreitert und die Druckfläche ausserdem durch das Auswachsen von Seitenwurzeln vermehrt wird. Bei geringer Grösse der wirksamen Fläche ist allerdings die absolute Druckleistung nicht ansehnlich. Jedoch reicht z. B. ein Druck von 300 Gr., wie er durch die Querschnittsfläche

<sup>1)</sup> Näheres über dieses wie das Folgende bei Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen 1893.

einer Keimwurzel von *Faba* entwickelt wird, aus, um, wenn ein seitliches Ausbiegen unmöglich ist, zu bewirken, dass die Spitze der Wurzel in eine widerstandsfähige Masse (z. B. in eine Kartoffelknolle) eindringt und in dieser fortwächst<sup>1)</sup>.

Die Entwicklung des Druckes gegen eine unverrückbare Widerlage geht verschieden schnell, im allgemeinen aber mit einer allmählich nachlassenden Schnelligkeit von statten. In der Wurzel von *Faba* und in anderen schnell wachsenden Organen pflegt die Aussenleistung nach 2—4 Tagen nicht mehr weit von dem Maximum entfernt zu sein. Dass aber der Aussendruck allmählich noch weiter ansteigt, beweist schon der Umstand, dass der umhüllende Gipsverband zuweilen erst nach 2—3 Wochen gesprengt wird. Dieser Gang der Reaction beruht darauf, dass die Aussenleistung regulirende Flächenwachsthum der Zellhaut mit zunehmender Entspannung mehr und mehr verlangsamt, übrigens öfters schon vor der totalen Entspannung sistirt wird (vgl. II, p. 32). Ist die Reaction von einer Turgorschwellung begleitet, so pflegt diese schneller von statten zu gehen und nach wenigen Tagen auf dem Höhepunct angekommen zu sein.

In principieller Hinsicht wird nichts geändert, wenn die Widerlage nicht aus einer todten Masse, sondern aus lebendigem Gewebe besteht, wie das bei der Ausbildung der Gewebespannung, also dann der Fall ist, wenn die Aussenleistung der positiv gespannten Gewebe gegen die negativ gespannten Gewebe gerichtet ist. Nach dem Einschliessen in einen Gipsverband wird, ebenso wie in einem spannungslosen Gewebe, der Druck gegen die todte Widerlage durch das Entspannen der Zellwände erzielt. Gleichzeitig nimmt die Spannungsdifferenz zwischen den Geweben mehr und mehr ab und schwindet ganz, sofern das Maximum der theoretisch möglichen Aussenleistung erreicht wird (vgl. II, p. 38 u. 72; Pfeffer, l. c. p. 426). Bei Entfernen der Widerlage wird die frühere Gewebespannung sowie in der einzelnen Zelle die frühere Turgorspannung hergestellt. Dieses geschieht plötzlich, wenn z. B. die Wurzel die Widerlage sprengt, und es ist desshalb wichtig, dass die Zellwand während der Entspannung die Fähigkeit bewahrt, der vollen Turgorspannung zu widerstehen (II, p. 34).

Nachdem der Aussendruck bis zur Aequilibrirung des Widerstandes angeschwollen ist, vermag das wachsende Organ die Widerlage unter einer entsprechenden Arbeitsleistung vor sich her zu schieben. Jedoch wird bei grösserer Inanspruchnahme die Zuwachsschnelligkeit ebenso gut verlangsamt, wie der Gang eines Menschen, der eine grössere Last auf einen Berg zu tragen hat. Eine solche Verlangsamung ist indess nicht nöthig, wenn die zu hebende Last nicht zu gross ist. In analoger Weise vermag eine Pflanze, unter regulatorischer Steigerung des Energieaufwandes, in der bisherigen Schnelligkeit fortzuwachsen, obgleich sie für dieselbe Wegstrecke eine grössere Arbeit zu leisten hat. In der That wird die Wachstumsschnelligkeit der Wurzel selbst durch den Widerstand eines zäheren Bodens nicht nennenswerth beeinflusst. Denn die Keimwurzel von *Faba*, die einen maximalen Aussendruck von 300—400 gr entwickelt, wächst in einem Lehmboden, der einen Widerstand von 100—120 gr entgegensetzt, fast

<sup>1)</sup> Vgl. II, Kap. XIII, XVII, Pfeffer, l. c. p. 362; Peirce, Bot. Ztg. 1894, p. 169.

ebenso schnell wie in Wasser<sup>1)</sup>. Ferner wird nach Krabbe<sup>2)</sup> das Dickenwachstum unserer Bäume wohl durch einen Gegendruck von 10—15 Atmosphären, nicht aber durch einen solchen von 2—4 Atm. verlangsamt.

Durch die mechanische Hemmung des Wachsens lassen sich natürlich besondere Gestaltungen erzielen. So wird ein Stengel, eine Wurzel in einem engen Spalte abgeflacht, weil die angestrebte Wachstumsthätigkeit nur soweit zur Ausführung kommt, als es die Widerlage erlaubt. Einer Kürbisfrucht lässt sich demgemäss, wie es die Chinesen seit alter Zeit ausführen, eine beliebige Gestalt aufdrängen, wenn man sie im jugendlichen Zustand in eine Form leitet, die sie mit dem Fortwachsen, analog wie eine sich einpressende plastische Masse, ausfüllt<sup>3)</sup>. Mit der Unterdrückung des formativen Wachsens wird naturgemäss auch die Zelltheilung und die innere Ausgestaltung unmöglich gemacht. Im Gipsverband verharren deshalb das Urmeristem, das Cambium u. s. w. in einem unthätigen Zustand und die schon in Differencirung begriffenen Zellen fallen etwas verschieden, zum Theil etwas kleiner aus<sup>4)</sup>. Auch ist schon (II, § 12) darauf hingewiesen, dass der Zell- und Kerntheilung eine bestimmte Orientirung vorgeschrieben wird, wenn durch den mechanischen Widerstand das Wachstum nur in einer bestimmten Richtung ausführbar ist.

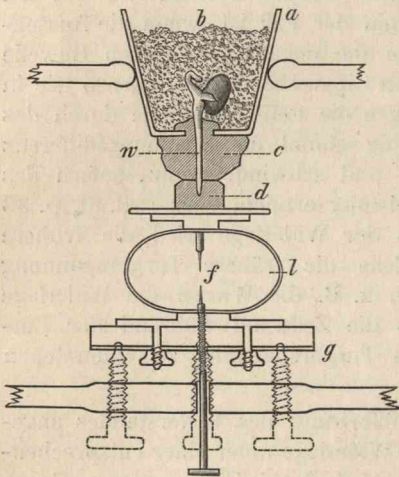


Fig. 22.

**Methodisches.** Die Thatsache, dass Pflanzen eine hohe Aussenleistung zu Stande bringen, ist schon lange bekannt, eine causale Einsicht in diesen physiologischen Process wurde indess erst durch meine Untersuchungen gewonnen<sup>5)</sup>. In diesen Studien wurde die Hemmung des Wachstums zumeist durch die Anlegung eines Gipsverbandes erzielt, eine Methode, die fernerhin vielfache Verwendung gefunden hat. Mit Hinweis auf die Beschreibung der Technik in meiner Arbeit, beschränke ich mich darauf anzudeuten, wie die Druckleistungen ermittelt wurden. In Fig. 22 ist die Wurzel *w* der Keimpflanze, die sich in dem Topfe *a* in Sägespänen *b* befindet, in

1) Pfeffer, l. c. p. 328, 422 u. das letzte Kap. dieses Buches. — Siehe auch Wakker, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1898, Bd. 32, p. 90. — Die irrige Annahme, die Wachstumsschnelligkeit der Wurzelspitze werde bei mechanischer Hemmung des Wachsens in der Streckungszone beschleunigt, habe ich in *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1893, Bd. 27, p. 484 corrigirt.

2) Krabbe, *Wachstum d. Verdickungsringes u. d. Holzzellen* 1884, p. 55, 60; Friedrich, *Bot. Ztg.* 1897, p. 371. — Ueber die Spannungsintensität d. Rinde vgl. II, § 18.

3) Vgl. Pfeffer 1893, l. c. p. 267.

4) Pfeffer 1893, l. c. p. 356; Newcombe, *Effect of mechanic. resistance on the growth.* Leipzig. Dissert. 1893; *Annals of Botan.* 1894, Bd. 8, p. 403; *Botanic. Gazette* 1894, Bd. 49, p. 449; Krabbe, *Wachstum d. Verdickungsringes u. d. Holzzellen* 1884, p. 50, 60. Vgl. auch Bd. II, § 9, 12. — Dass die Bildung der Jahresringe nicht eine Folge einer veränderlichen Druckwirkung ist, ergibt sich aus II, § 61.

5) Pfeffer, *Druck- u. Arbeitsleistungen* 1893; *Studien zur Energetik d. Pflanze* 1892.

den Gipsguss *c*, die Wurzelspitze aber in den separirten Gipsguss *d* eingeschlossen. Dieser, den die wachsende Wurzel fortzustossen strebt, wirkt gegen die Feder *l* und, wenn diese genügend stark gewählt wird, ist schon nach einer geringen Compression der Feder ein Gegendruck entstanden, der das fernere Wachstum hemmt. Die Grösse dieser Compression und damit die Höhe des Längsdruckes ergibt sich aus der Annäherung der Nadelspitzen *f*, die mikrometrisch mit dem Ablesemikroskop (Fig. 6, p. 22) controlirt wird. Zur Messung des Querdruckes (Fig. 23) lässt man den beweglichen Theil des Gipsgusses (*d*) gegen die Feder *l* wirken. Die verschiedenen Schrauben (*g*) in Fig. 22 und 23 dienen zur Befestigung von Appartheilen, zur Herstellung des gewünschten Druckes zu Beginn des Versuches u. s. w. In meiner Arbeit (p. 264) ist auch angegeben, in welcher Weise während des Wachstums ein constanter Widerstand unterhalten werden kann.

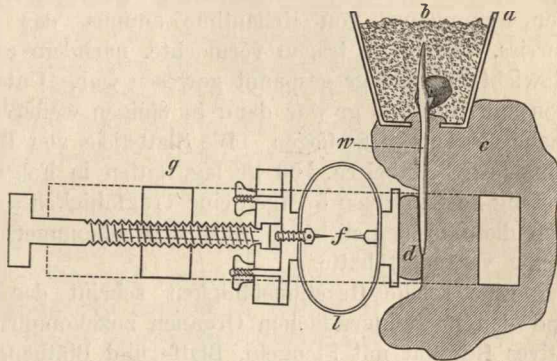


Fig. 23.

Die Turgorverhältnisse wurden durch die übliche plasmolytische Methode ermittelt (I, § 24). Die Entspannung der Zellwand ergibt sich u. a. schon daraus, dass sich eine soeben eingepigte Wurzel bei der plasmolytischen Aufhebung der Turgordehnung in der Gipsform erheblich verkürzt, dass aber keine Verkürzung eintritt, nachdem die Wurzel 2—3 Tage in dem Gipsguss verweilt hat (Pfeffer, l. c. p. 344).

**Wasserdruck.** Dass das Wachstum durch die Steigerung des Luftdruckes verlangsamt wird, ist schon früher (II, p. 132) erwähnt. Ebenso ist klar, dass eine Pflanze nur unter Ueberwindung des Wasserdruckes die luftführenden Interzellularräume vergrössern kann. Da, wo solche fehlen, dürfte indess der Wasserdruck als solcher auf das Wachstum keinen erheblichen Einfluss ausüben. Denn da die Zelle für Wasser durchlässig ist, gleicht sich der Wasserdruck immer aus, und bei einer Vermehrung oder Verminderung dieses wird demgemäss die Turgorspannung der Haut nicht auf die Dauer verändert. In der That gedeihen Bacterien u. s. w. in grossen Meerestiefen<sup>1)</sup>, und nach Melsens<sup>2)</sup> erhält sich die Hefe in einer Nährflüssigkeit, die durch den Druck von 8000 Atmosphären comprimirt ist.

1) Siehe B. Fischer, Centralbl. f. Bact. II. Abth. 1900, Bd. 6, p. 38 u. die Bd. I, p. 283 citirte Lit.

2) Melsens, Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 834. Vgl. ferner Certés, Compt. rend. 1884, Bd. 99, p. 444; H. Rogér, Compt. rend. 1894, Bd. 449, p. 963. — Nach Berthold (Mittheil. a. d. zool. Station in Neapel 1882, Bd. 3, p. 434) übt der Wasserdruck auf die Vertheilung der Meeresalgen keinen erheblichen Einfluss aus.

### § 36. Reizwirkungen durch Zug.

Während ein mechanischer Widerstand verursacht, dass die Pflanze auf Beseitigung des Hemmnisses hinarbeitet, veranlasst eine Inanspruchnahme durch Zug, dass die Widerstandsfähigkeit des Organes und zwar zum Theil in einem erheblichen Grade verstärkt wird. So fand Hegler<sup>1)</sup>, dass das Hypocotyl der Keimpflanze von *Helianthus annuus*, das durch den Zug von 160 gr zerriss, 250 gr zu tragen vermochte, nachdem es während 2 Tagen durch ein Gewicht von 150 gr gespannt gewesen war. Unter dem Einfluss einer Spannung von 250 und 300 gr war dann in einigen weiteren Tagen die Tragfähigkeit auf mehr als 400 gr gestiegen. Die Blattstiele von *Helleborus niger*, deren Zerreißungsfestigkeit bei ca. 400 gr lag, hatten in Folge der successiv steigenden Belastung im Laufe von 5 Tagen eine Tragfähigkeit = 3,5 Kilo ausgebildet, während sich diese in den nicht in Anspruch genommenen Blattstielen inzwischen nur wenig verändert hatte.

Eine solche Reactionsfähigkeit scheint der Regel nach den wachsenden und den noch jugendlichen Organen zuzukommen. Wenigstens wurde ein positives Resultat mit Stengeln, Blatt- und Blütenstielen (auch mit etiolirten Organen) der verschiedensten Pflanzen, mit Ranken (vgl. II, Kap. XII), mit den Internodien von *Chara*<sup>2)</sup> erhalten. Es ist auch durchaus zweckentsprechend, dass z. B. bei zunehmendem Gewicht der heranwachsenden Frucht die Tragfähigkeit des Fruchstieles vermehrt wird, dass überhaupt die mechanische Inanspruchnahme als ein Reiz wirkt, durch den die mechanische Widerstandsfähigkeit in selbstregulatorischer Weise, natürlich nur bis zu einem gewissen Grade, gesteigert wird. Uebrigens ist bekannt, dass auch in thierischen Organismen durch den Gebrauch und die Inanspruchnahme die Ausbildung und die Leistungsfähigkeit der Muskeln, Knochen etc. gefördert wird<sup>3)</sup>.

Die Steigerung der Tragfähigkeit kann bei der Pflanze nur auf einer Zunahme oder Veränderung der Wandungsmasse beruhen (II, Kap. IV), und es ist begreiflich, dass da, wo Arbeitstheilung vorhanden ist (II, Kap. IV), die Reaction in hervorragendem Maasse in den der Festigung dienenden Geweben eintritt. In der That wird nach Hegler häufig eine Vermehrung der Collenchymzellen oder eine Zunahme der Wanddicke in diesen oder in sclerenchymatischen Zellen beobachtet. In dem Blattstiel von *Helleborus niger* geht die Wandverdickung so weit, dass bei kräftiger Zugspannung in Menge dickwandige Bastfasern aus Phloëelementen entstehen, die normalerweise dünnwandig bleiben<sup>4)</sup>.

Durch den gesteigerten Zug wird in vielen Pflanzen eine gewisse Beschleunigung

1) Vgl. meine vorläufige Mittheilung in Sitzungsber. d. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaft. 1894, p. 639.

2) J. Richter, *Flora* 1894, p. 418.

3) O. Hertwig, *Die Zelle u. d. Gewebe* 1898, p. 406.

4) Natürlich handelt es sich nur um eine Fortbildung vorhandener Elemente und es ändert an der Sachlage nichts, wenn bei *Helleborus niger* (wie mir übrigens bekannt ist) in der Natur zuweilen dickwandige Bastfasern gefunden werden, die bei *Helleborus viridis* normalerweise eine mächtige Schicht bilden. Vgl. dazu E. Küster, *Flora* 1900, p. 173.

nigung des Wachstums (bis zu 20 Proc.) verursacht, nachdem zunächst, wenigstens bei plötzlich gesteigerter Inanspruchnahme, während 1—2 Tagen eine Verlangsamung (bis zu 80 Proc.) eingetreten war<sup>1)</sup>. Da eine solche transitorische Verlangsamung auch durch eine plötzliche Steigerung der Turgorspannung verursacht wird (II, p. 31), so scheint sie in erster Linie eine Folge der Störungen zu sein, die durch den schnellen Wechsel hervorgerufen werden. Ob aber z. B. die bedeutende Verlängerung gewisser Pflanzen (*Ranunculus fluitans*, *Glyceria fluitans*) in schnell fließendem Wasser<sup>2)</sup> allein durch den vermehrten mechanischen Zug verursacht wird, können nur exacte Untersuchungen entscheiden, da mit dem Wechsel und der Bewegung des Wassers auch andere Aussenbedingungen modificirt werden. (Vgl. II, p. 144.)

Der Zugreiz wirkt zunächst nur local, und in dem Maasse, wie die Spannung aufgehoben wird, fällt die Tragfähigkeit der neuen Zuwachsstücke wieder geringer aus. Offenbar wirken aber auch die in der Pflanze selbstthätig erzielten Spannungen in einem analogen Sinne wie eine künstlich erzeugte Zugspannung, wenn auch das Resultat voraussichtlich durch anderweitige Reactionen beeinflusst wird, die bei diesem inneren Walten gleichzeitig ausgelöst werden. Newcombe<sup>3)</sup> beobachtete übrigens, dass die mechanisch wirksamen Elemente dünnwandiger in einem Stengel ausfallen, der in einem Gipsverband eingeschlossen ist. Da unter diesen Umständen eine gewisse Reduction der Wanddicke an den Holzelementen auch dann eintritt, wenn in ihnen während der Versuchsdauer eine lebhafte Wasserleitung (Transpirationsstrom) stattfindet (Newcombe 1893, p. 46), so folgt daraus, dass die Ausbildung dieser Elemente ausser durch den Transpirationsstrom auch durch andere Factoren beeinflusst wird.

Da bei dem gewaltsamen Krümmen eines Sprosses die Convexseite in Zugspannung versetzt wird, so ist es verständlich, dass in dieser eine Verdickung der Zellwandungen eintritt<sup>4)</sup>. Vielleicht wird auch theilweise durch die Spannungsreizung verursacht, dass, wie schon Knight<sup>5)</sup> fand, an einem Baume, der bei geeigneter Befestigung durch den Wind nur in einer Ebene hin- und hergebogen wird, die Jahresringe in Richtung dieser Schwingungsebene kräftiger ausgebildet werden. Die Zugspannungen, welche durch die Bewegung der oberirdischen Organe auf die Wurzel ausgeübt werden, müssen in der Wurzel verstärkende Reizwirkungen ausüben. Auch ist anzunehmen, dass die mechanische Inanspruchnahme die bessere Ausbildung von Haftorganen begünstigt. In der That giebt Ray<sup>6)</sup> an, dass die Befestigung von *Sterigmatocystis* an das Substrat durch die Bewegung der Culturflüssigkeit gesteigert wird.

1) Eine transitorische Hemmung wurde zuerst beobachtet von Baranetzky, Tägliche Periodicität d. Längenwachstums 1879, p. 20 (Sep. a. Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg, VII. sér., Bd. 27). Näher untersucht wurde der Gegenstand von M. Scholz (Cohn's Beitr. z. Biol. 1887, Bd. 4, p. 323) u. besonders von R. Hegler (ebenda 1893, Bd. 6, p. 383), der den Zusammenhang mit der Verstärkungsreaction aufdeckte.

2) Kerner, Pflanzenleben 1891, Bd. 2, p. 493; Goebel, Pflanzenbiol. Schilderung. 1893, II, p. 334; Jungner, Biblioth. botanic. 1895, Heft 32, p. 21.

3) F. Ch. Newcombe, Effect of mech. resistance on the growth 1893, p. 40; Annals of Botany 1894, Bd. 8, p. 234.

4) Pfeffer, Ber. d. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1891, p. 642; Elfving, Zur Kenntniss d. Krümmungserscheinungen 1888.

5) Knight, Philosoph. Transact. 1803, II, p. 280; *ibid.* 1811, p. 217 (Beobachtungen an Wurzeln); Büsgen, Bau u. Leben der Waldbäume 1897, p. 68. — Vgl. auch II, § 61.

6) J. Ray, Revue général d. Botan. 1897, Bd. 9, p. 232.

### § 37. Anderweitige Reizwirkungen.

Der Druck gegen einen in den Weg tretenden Widerstand kommt zunächst durch die Wachstumsthätigkeit, also ohne das Hinzutreten einer besonderen Reizwirkung zu Stande. Durch die Hemmung des Wachstums und der damit verknüpften Prozesse werden aber Reizwirkungen erzielt<sup>1)</sup>, durch die auch andere Organe in Mitleidenschaft gezogen werden können (II, § 45). Zu den in Betracht kommenden inneren Factoren gehört die Veränderung der Spannungszustände (II, § 36). Denn hierdurch wird, so gut wie durch einen von aussen wirkenden Zug, offenbar eine Reaction hervorgerufen, durch die, sei es mit oder ohne transitorische Wachstumsstörung, das betroffene Organ so lange auf Zunahme oder Abnahme der Festigung hinarbeitet, bis ein den bestehenden Spannungen entsprechender Gleichgewichtszustand erreicht ist (vgl. II, § 36 u. I, p. 15). Neben dieser Reactionsfähigkeit (Zugreizung) sind allgemeiner oder vereinzelt anderweitige Sensibilitäten ausgebildet, vermöge derer z. B. durch Erschütterungen, durch Berührung mit einem festen Körper, überhaupt durch eine besondere Art der mechanischen Beeinflussung, die Wachstumsthätigkeit modificirt und formative Erfolge veranlasst werden.

Ein verschiedenes Empfindungsvermögen, auf Grund dessen wir Erschütterungsreize (Stossreize) und Tastreize (Contactreize, Kitzelreize) unterscheiden, tritt besonders deutlich in den verschiedenen Bewegungen hervor, die durch mechanische Reize verursacht werden (II, Kap. XII). Hier sei nur kurz erwähnt, dass bei Stossreizbarkeit, die wir bei *Mimosa pudica* finden, die Pflanze auf jede beliebige Erschütterung durch Stoss, Wind, Regen reagirt, während eine Ranke, der Tastreizbarkeit zukommt, zwar durch eine sehr sanfte, wiederholte Berührung mit einem festen Körper, aber nicht durch die kräftigsten mechanischen Wirkungen gereizt wird, die man durch den Wind, durch einen Wasser- oder Quecksilberstrahl erzielt. Die Ranken etc. vermögen also, wie wir durch unser Tastgefühl, den festen und flüssigen Aggregatzustand zu unterscheiden, und werden in Folge dieses besonderen Empfindungsvermögens auch nicht durch die Berührung mit nasser Leimgallerte (Gelatine) gereizt (vgl. II, Kap. XII).

Durch eine solche Tastreizung wird in den Ranken, in dem Sporangiumträger von *Phycomyces* etc. eine Wachstumsbeschleunigung (II, Kap. XIII) ausgelöst, die zu einer Krümmungsbewegung führt, sofern der Reiz einseitig applicirt wird oder sofern das Organ nur einseitig empfindlich ist. Ausser dieser Krümmungsbewegung wird bei den Blattstielkletterern u. s. w. ein zum Theil sehr erhebliches Dickenwachsthum des gereizten Organes verursacht. Ferner tritt die Neubildung oder die Fortbildung der Haftscheiben an den Ranken von *Ampelopsis*, *Bignoniaceen* etc. nur in Folge eines Contactreizes ein, der auch nöthig ist, um die Production der Saugwurzel von *Cuscuta* zu veranlassen<sup>2)</sup>. Ebenso

1) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistung 1893, p. 333, 427.

2) Näheres Bd. II, Kap. XII. Ueber die Hapteren der *Podostemonaceae* vgl. War-  
ming, Bot. Ztg. 1883, p. 493.



hängt bei gewissen Algen und Pilzen die Bildung der Haftorgane von der Berührung mit einem festen Körper ab.

Während in den genannten Beispielen die Reaction in einer Beschleunigung des Wachstums oder der Productionsthätigkeit besteht, wird in anderen Fällen durch den Contactreiz eine Hemmung des Wachstums veranlasst. Eine solche tritt nach Macaire<sup>1)</sup> und J. Schmitz<sup>2)</sup> ein, wenn der fortwachsende Rand des Hutes gewisser Basidiomyceten auf einen festen Körper trifft. Da aber das Marginalwachsthum, abgesehen von der berührten Stelle, fortschreitet, so wird ein Grashalm etc., der sich in den Weg stellt, nicht bei Seite geschoben, sondern umwallt und in den Hut eingeschlossen. Ferner wird nach Fr. Schwarz<sup>3)</sup> in den Wurzelhaaren durch die Berührung mit einem festen Körper eine Verlangsamung des Längenwachstums veranlasst. Auch wird in Wurzelhaaren, Pilzfäden u. s. w. durch eine solche Berührung, wie durch verschiedene andere Eingriffe, Hand in Hand mit der Wachstumsstörung, vielfach eine etwas abweichende Gestaltung hervorgerufen<sup>4)</sup>.

Aus den Untersuchungen verschiedener Forscher<sup>5)</sup> geht hervor, dass bei *Botrytis cinerea* (Peziza), *Mucor stolonifer* und einigen anderen Pilzen die Bildung der Haftorgane durch die Berührung mit einem festen Körper veranlasst wird. Ebenso wird durch Contact bei gewissen, also nicht bei allen Algen, die Bildung und Ausbildung der Rhizoiden<sup>6)</sup> oder Haftscheiben<sup>7)</sup> entweder hervorgerufen oder beschleunigt. Wenn aber an Luftwurzeln die Haare an der Berührungsstelle mit einer Mauer etc. entstehen, so ist hierbei nicht ein Contactreiz, sondern die Feuchtigkeit entscheidend<sup>8)</sup>. Irthümlicherweise habe ich<sup>9)</sup> früher der Contactreizung eine Bedeutung bei dem Auswachsen der Rhizoiden an den Brutknospen von *Marchantia* zugeschrieben. Auch lassen die von Goebel<sup>10)</sup> mitgetheilten Erfahrungen unentschieden, ob ein Contactreiz bei *Riccia fluitans* das Auswachsen der Rhizoiden veranlasst. Ferner geht aus einigen von Sachs<sup>11)</sup> angestellten Versuchen noch nicht hervor, dass die Bildung der Kannen von *Nepenthes* unter Umständen in

1) Macaire, Mém. d. l. soc. d. Genève II, P. II, p. 424. Citirt nach Treviranus, Physiolog. Bd. 2, p. 494.

2) J. Schmitz, Linnaea 1843, Bd. 44, p. 448. Der Gegenstand ist übrigens näher zu untersuchen. — Vielfach wird auch der Hut durch hervorwachsende Grashalme etc. durchbohrt. — Vgl. die II, p. 444 ff. cit. Lit.

3) Fr. Schwarz, Unters. a. d. Botan. Inst. zu Tübingen 1883, Bd. I, p. 479.

4) Fr. Schwarz, l. c.; Reinhardt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 495; C. Sokolowa, Wachsthum d. Wurzelhaare u. Rhizoiden 1897.

5) De Bary, Bot. Ztg. 1886, p. 412; Wortmann, Bot. Ztg. 1884, p. 385; M. Ward, Annals of Botan. 1888, Bd. 2, p. 332; M. Büsgen, Bot. Ztg. 1893, p. 53. Vgl. auch Bd. I, p. 360.

6) O. Borge, Bot. Centralbl. 1895, Bd. 64, p. 319; G. Bitter, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 34, p. 230; Ber. d. Bot. Ges. 1899, p. 264, 272.

7) Ueber die Haftscheiben von *Plocamium* vgl. Goebel, Organographie 1898, I, p. 33, 232.

8) Vgl. Bd. I, p. 438 u. die dort cit. Lit.; ferner Ewart, Annal. d. jard. botan. d. Buitenzorg 1898, Bd. 45, p. 237. — An der Haftscheibe der Ranken von *Ampelopsis Veitchii* werden in Folge des Contactes zahlreiche Haare producirt. Ch. Darwin, Beweg. u. Lebensweise d. kletternden Pflanzen 1876, p. 412 Anmerk.; Cohn, Bot. Ztg. 1878, p. 27.

9) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Inst. zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 528.

10) Goebel, Organographie 1898, p. 234.

11) Mitgetheilt bei Goebel, Pflanzenbiol. Schilderung. 1894, II, p. 96.

einer directeren Beziehung zu einer Contactreizung steht. Nach Raciborski sollen gewisse tropische Farne nur Sporophylle bilden, wenn das Rhizom sich an einer Stütze befestigt<sup>1)</sup>.

Ausser durch die specifische Contactreizung wird die Thätigkeit der Pflanze noch in verschiedener Weise durch mechanische Eingriffe beeinflusst. Schon deshalb weil Stoss, Druck, Zug bei genügender Intensität schliesslich tödtlich wirken, ist zu erwarten, dass, analog wie bei anderen Factoren, eine etwas schwächere Einwirkung das Wachstum beeinträchtigt. Ferner werden offenbar, wie durch eine einmalige (II, § 36), so auch durch die wiederholte Veränderung von Zug und Druck, also durch continuirliche Beugungen, Zerrungen, Erschütterungen etc. verschiedenartige Reizwirkungen ausgelöst. Zu diesen gesellen sich unvermeidlich die Erfolge, welche dadurch herbeigeführt werden, dass Hand in Hand mit der mechanischen Einwirkung anderweitige Factoren (Zufuhr von Nahrung, Sauerstoff, Transpiration u. s. w.) modificirt werden.

In der Natur sind aber die Pflanzen normalerweise einer wechselnden Inanspruchnahme ausgesetzt. Denn die Landpflanzen werden durch den Wind, die Wasserpflanzen durch das bewegte Wasser gleichsinnig oder in veränderlicher Weise ausgebogen und gezerzt und können natürlich nur gedeihen, wenn ihre Fähigkeiten nicht über das zulässige Maass in Anspruch genommen werden<sup>2)</sup>. So vermögen sich in dem reissenden Gebirgsbach grosse Pflanzen schon deshalb nicht zu behaupten, weil sie abgerissen werden. Dagegen kommen unter diesen Umständen die an den Steinen haftenden Algen u. s. w. fort, und Diatomeen, sowie andere kleine Organismen gedeihen selbst dann, wenn sie den gewaltigen mechanischen Wirkungen eines Wasserfalles ausgesetzt sind. Zwar wird durch die geringe Grösse die Widerstandsfähigkeit sehr gesteigert (vgl. I, p. 122), indess ist es wahrscheinlich, dass unter solchen Umständen andere Arten, obgleich sie genügend fest construirt sind, zu Grunde gehen, weil der Protoplast durch die fortdauernden Zerrungen und Erschütterungen benachtheiligt wird und endlich abstirbt. Eine solche Wirkung machen in der That eine Reihe von Versuchen mit Mikroorganismen wahrscheinlich, die allerdings zur Präcision der maassgebenden Factoren nicht ausreichen. Andererseits ist bekannt, dass eine mechanische Reizung zur Erzielung und Kräftigung gewisser Organe nöthig ist, und es ist nicht unmöglich, dass gewisse Organismen ohne eine mechanische Bewegung oder sonstige Inanspruchnahme nicht gedeihen. Es wurde ja auch schon darauf hingewiesen (I, p. 352), dass vielleicht einzelne locomotorische Organismen nicht wachsen, wenn ihnen die Ausübung der angestrebten Bewegungsthätigkeit unmöglich gemacht ist (vgl. II, § 46 über functionelle Reize).

Nach unveröffentlichten Untersuchungen, die Herr Pollock im Leipziger Institut ausführte, wirken mässige Erschütterungen, die ein Hin- und Herbiegen der in der Luft befindlichen Organe verursachen, in der zu erwartenden Weise. Zuweilen tritt zunächst eine beschleunigte Längenzunahme ein, die wenigstens theilweise durch die Ausgleichung von Spannungen (II, § 17) oder durch eine plastische Verlängerung

1) M. Raciborski, Flora 1900, p. 25.

2) Ueber die mechan. Wirkung d. Regens vgl. Wiesner, Bot. Centralbl. 1896, Bd. 65, p. 42 u. Annal. d. jard. botan. d. Buitenzorg 1897, Bd. 14, p. 283.

zu Stande kommen mag. Hierauf pflegt eine gewisse Verlangsamung des Wachstums zu folgen (vgl. II, § 36), und dann wird allmählich, trotz der fortdauernden Erschütterung, die ursprüngliche Wachstumsschnelligkeit wiederum annähernd hergestellt. Dass bei den Wasserpflanzen noch andere Momente und Erfolge hinzukommen können, ist schon II, § 36 erwähnt.

Nach Horvath<sup>1)</sup>, B. Schmidt<sup>2)</sup>, Meltzer<sup>3)</sup> bewirkt ein kräftiges Schütteln der Culturflüssigkeit eine Entwicklungshemmung und schliesslich die Tödtung von Bacterien, und zwar fand besonders Meltzer bei verschiedenen Arten eine sehr ungleiche Empfindlichkeit. Durch diese Versuche ist indess nicht genügend kritisch erwiesen, dass der Erfolg wirklich durch den mechanischen Effect, also nicht durch die Variation anderer Factoren erzielt wurde. Offenbar sind auch Plasmodien gegen Erschütterungen ziemlich empfindlich (II, Kap. XIV), während den unter einem Wasserfall lebenden Algen etc. eine hohe Resistenz zukommen muss. Die mässige Wachstumsförderung, die bei sanfter Bewegung der Culturflüssigkeit an Bacterien (l. c.), *Saccharomyces*<sup>4)</sup>, Pilzen<sup>5)</sup> beobachtet wurde, dürfte wohl der Hauptsache nach auf einer begünstigten Zufuhr von Nährstoffen, Sauerstoff etc. beruhen.

Die Constellationen oder, wie man auch sagen kann, die molecularen Bewegungen im Protoplasten, auf denen schliesslich alle physiologischen Reactionen beruhen, werden aber nicht nur durch mechanische Deformationen und die hierdurch bewirkten Massenbewegungen, sondern ebenso durch die molecularen Bewegungen beeinflusst und modificirt, wie sie z. B. durch die eindringenden Wärme- oder Lichtstrahlen hervorgerufen werden. So gut wie aber durch den geeigneten Ton eine Saite zum Mitschwingen und Jodstickstoff zum Explodiren gebracht wird, ist es auch denkbar, dass bestimmte Töne im Innern des Protoplasten Mitschwingungen, also moleculare Erschütterungen und dadurch physiologische Reactionen bewirken. In der That giebt Reinke<sup>6)</sup> an, dass die Entwicklung der Bacterien durch Schallwellen stark gehemmt wird. Denn er fand in einer Nährlösung nach 24 Stunden nur eine geringe Fortentwicklung der Bacterien, als in die Culturflüssigkeit ein vergoldetes Messingrohr tauchte, das durch Reibung dauernd in tönender Longitudinalschwingung gehalten worden war. Da sich indess gegen die Beweiskraft der Versuche Einwände erheben lassen, so müssen weitere Studien die interessante Frage klären.

Bewirkt der mechanische Eingriff eine Verletzung, so tritt die Wundreaction mit allen sich anschliessenden Consequenzen ein (II, § 38). Jedoch auch ohne

1) Horvath, Pflüger's Archiv 1878, Bd. 17, p. 125. Vgl. auch die Kritik dieser Arbeit bei Nägeli, Theorie d. Gährung 1878, p. 88.

2) B. Schmidt, Centralbl. f. Bacteriol. 1892, Bd. 11, p. 691.

3) Meltzer, Zeitschr. f. Biolog. 1894, Bd. 30, p. 464. — Eine Zusammenstellung bei Flügge, Mikroorganismen III. Aufl. 1896, I, p. 135.

4) E. Ch. Hansen, Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet 1882, Bd. I, Französ. Referat p. 94. — Ueber Beeinflussung d. Gährung durch Schütteln siehe H. Buchner u. R. Rapp, Zeitschr. f. Biolog. 1899, N.F. Bd. 19, p. 108 u. dieses Buch Bd. I, p. 566.

5) J. Ray, Rev. général. d. Botan. 1897, IX, p. 254. — Unter den mitwirkenden Factoren ist in allen solchen Experimenten auch die Eliminirung der einseitigen Schwerkraftwirkung zu beachten. Vgl. Bd. II, § 29.

6) Reinke, Pflüger's Archiv f. Physiol. 1880, Bd. 23, p. 434. — Uebrigens werden von manchen Forschern auch gewisse chemische Reactionen, so die Wirkung von Enzymen durch Uebertragung der Schwingungen, also durch Mittönen erklärt. Vgl. Bd. I, p. 560.

Verwundung wird, wie in manchen anderen Fällen, durch Stimmungswechsel, correlative Einflüsse etc. eine verwickelte Reaction erzielt. Beachtenswerth ist, dass schon die mechanische Hemmung der angestrebten Wachstumsthätigkeit ähnliche correlative Wirkungen hervorruft wie das Abschneiden eines Organes (II, § 45). Dass unter Umständen aber, in Verbindung mit correlativen Beziehungen, schon ein sehr geringer Druck die Bildungsthätigkeit hemmen kann, dafür liefert die Callusbildung ein schönes Beispiel. Nach Tittmann<sup>1)</sup> wird nämlich an beiden Schnittflächen eines Sprossstückes von *Populus* gleich leicht Callus gebildet, dieser erscheint aber nur an der in die Luft ragenden Schnittfläche, wenn sich das andere Ende in lockerem Sand befindet. Dass dieser aber nicht durch den mechanischen Widerstand, sondern durch eine Reizwirkung die Bildungsthätigkeit hemmt, geht daraus hervor, dass der Callus in dem Sande gebildet wird, wenn man das Hervorwachsen an der anderen Schnittfläche durch einen Gipsverband unmöglich macht. In diesem Falle wirkt also der Druckunterschied als ein Reiz, der verursacht, dass die Wachstumsthätigkeit nur nach der Seite des geringeren Widerstandes aufgenommen wird. Solche und andere Unterschiedsempfindungen spielen offenbar bei der Regulation des Getriebes und der Neubildungsthätigkeit vielfach eine hervorragende Rolle (vgl. II, Kap. VII). Durch die wirklich angestrebte Wachstumsthätigkeit wird aber immer eine grosse Druckenergie entwickelt (II, § 35), und dieserhalb vermag z. B. der best anschliessende Gipsverband nicht die Anlage, wohl aber das Auswachsen der Seitenwurzeln zu verhindern<sup>2)</sup>.

Offenbar wird auch durch eine verwickelte Reaction verursacht, dass, wie Noll<sup>3)</sup> fand, an einem gekrümmten Wurzelstück die Seitenwurzeln nur auf der Convexseite entstehen, während die schon vor der Krümmung vorhandenen Wurzelanlagen auch auf der Concavseite auswachsen. In dieser Weise reagiren nach Noll auch die Rhizoiden von *Mucor* und anderen Pilzen, während an gekrümmten Stengeln höherer Pflanzen eine allseitige Production von Wurzeln eintritt. Jedoch macht sich nach Vöchting<sup>4)</sup> an gekrümmten Stengeln vielfach ein gefördertes Auswachsen der auf der Convexseite stehenden Knospen bemerklich. Wenn nun auch thatsächlich auf der Convexseite eines gekrümmten Sprosses in Folge der vermehrten Zugspannung eine Verstärkung der Zellwandungen eintritt (II, § 36), so können doch die soeben erwähnten Reactionen nicht einfach durch die Spannungsverhältnisse veranlasst werden, wie schon das gleichsinnige Verhalten des einzelligen *Mucor* und einige Versuche Noll's mit Wurzeln lehren.

Da alle diese verschiedenen Reactionen durch mechanische Eingriffe verursacht werden, so kann man generell von Mechanomorphosen<sup>5)</sup>, Mechanotropismus etc. und in Bezug auf den Auslösungsvorgang von mechanischen Reizen reden. Mit Rücksicht auf das besondere Empfindungsvermögen (auf die Reizbedingungen) wurden

1) Tittmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 169.

2) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 356.

3) Noll, Landwirth. Jahrb. 1900, Bd. 29, p. 422.

4) Vöchting, Organbildung 1878, I, p. 194; 1884, II, p. 45.

5) Herbst hat diese Bezeichnung freilich auf die durch Zug und Druck erzielten Erfolge beschränkt; vgl. Bd. I, p. 20 Anmerk.

Zugreize, Tastreize, Erschütterungsreize unterschieden (II, p. 150). Aus dem Mitgetheilten ist aber zu ersehen, dass noch anders geartete Sensibilitäten ausgebildet sind, jedoch scheint es derzeit nicht geboten, besondere Kunstausdrücke einzuführen. Die speciell durch die Berührung mit einem festen Körper, also durch Contactreizung erzielten Reactionen kann man mit Verworn<sup>1)</sup> als Thigmotropismus und Thigmomorphosen, mit Errera<sup>2)</sup> als Haptotropismus oder Haptomorphosen bezeichnen.

### § 38. Traumatische Einflüsse.

Bei einer Verwundung sind die äusseren Eingriffe nur das Mittel, um die Verletzung und damit die Bedingungen für die traumatische Reizung und Reaction herzustellen. Der Anstoss für diese liegt also in der Störung des bisherigen lokalen oder allgemeinen Gleichgewichtszustandes, und vermöge der Befähigung zu einem selbstregulatorischen, zweckentsprechenden Walten wird durch die hervorgerufenen Reactionen im allgemeinen eine thunlichste Beseitigung der herbeigeführten Störungen angestrebt (I, Kap. I; II, Kap. VII). Da schon die schwächste Verletzung eine gewisse Störung verursacht, so wird sie ebenfalls eine, wenn vielleicht auch unmerkliche Reaction veranlassen. Nach einer stärkeren Verwundung treten aber häufig sehr auffällige Reactionen ein, die sich oft von der Wundstelle aus ausbreiten und unter Umständen fernere Organe in Mitleidenschaft ziehen.

Die sich an der Wundstelle einstellenden Reactionen sind, wie zu erwarten, auf Schutz und Heilung des verletzten Organes und in Verbindung hiermit zum Theil auf Ersatz und Regeneration berechnet (II, Kap. VII). Diesen Aufgaben entsprechend wird an einem durchschnittenen Plasmodium einfach das fehlende Stück der Hautschicht (I, § 47), an einem durchschnittenen Faden einer *Vaucheria* das fehlende Stück der Zellwand ergänzt (I, § 84; II, Kap. II), während sich nach dem Zerschneiden einer *Spirogyra*, eines Haares u. s. w. die Querwand, die nun zur Aussenwand wird, dem entsprechend ausbildet. (Vgl. z. B. I, § 21, 38.)

In Geweben sterben die verletzten Zellen gewöhnlich ab, die physiologische Reaction tritt also in den an die Wunde grenzenden lebendigen Zellen ein, dehnt sich aber häufig auf benachbarte oder auf ferner gelegene Zellen aus. In manchen Fällen beschränkt sich die Reaction auf die Veränderung (Cuticularisirung etc.) der durch den Schnitt freigelegten Zellwände, sehr gewöhnlich wird aber ein Abschluss durch die Erzeugung einer Korksicht erzielt, die entweder ohne eine auffällige Wachstumsthätigkeit oder in dem zunächst producirten Callus entsteht. In dieser Callusbildung begegnen wir einer durch die Verwundung angeregten Wachstumsthätigkeit, die oft sehr weitgehend, z. B. bis zur Ausfüllung von Wunden, bis zur Regeneration der entfernten Theile fortschreitet und die nicht selten ein Gewebe liefert, aus dem Wurzeln, Knospen etc. erzeugt

1) Verworn, *Psycho-Physiolog. Protistenstudien* 1889, p. 90.

2) Errera, *Bot. Ztg.* 1884, p. 534 Anmerk. — Sachs (*Flora* 1893, p. 9 Anmerk.) hat Piesotropismus vorgeschlagen. Loeb (*Heliotropismus d. Thiere* 1889, p. 28) nennt speciell die bestimmte Richtung gegen das Substrat Stereotropismus.

werden<sup>1)</sup>. Alle diese Wachstums- und Bildungsprocesse sind zugleich ein Zeugniss für die Modification der Stoffwechselfhätigkeit, die sich auch durch die erhebliche Steigerung der Athmung (I, § 40<sup>4</sup>) und der Wärmeproduction (II, Kap. XVI) kundgibt. Diese und andere Reactionen treten aber auch in Zellen und Geweben ein, in denen vermöge ihrer Eigenschaften oder in Folge der mechanischen Hemmung kein Wachstum stattfindet. Ferner kann man unter diesen Umständen u. a. die Beschleunigung oder die Veränderung der Bewegungen im Protoplasten (II, Kap. XV; über Amitose vgl. II, p. 48), die Bildung von Wundgummi (I, § 84) etc. constatiren.

Auch die Veränderung der Stoffwechselfhätigkeit bleibt nicht auf die Wundstelle beschränkt. Vielmehr breiten sich die Steigerung der Athmung und der Protoplasmaströmung nicht selten erheblich aus, obgleich eine Wachstumsreaction gar nicht oder nur an der Wundstelle eintritt. Werden aber durch Entfernen von Organen, durch Unterbrechung der Leitbahnen u. s. w. Störungen der Functionen und der wechselseitigen Beziehungen herbeigeführt, dann pflegen Wachstumsreactionen auch fern von der Wunde einzutreten. So muss das Abschneiden der nahrungsbereitenden Blätter unvermeidlich das Wachstum der Wurzeln beeinträchtigen, und es ist bekannt, dass durch die Beseitigung von Organen in der Nähe und in der Ferne Reactionen veranlasst werden, die auf den Ersatz des Fehlenden abzielen (II, Kap. VII). Naturgemäss muss man bestrebt sein, die durch den Mangel eines Organes hervorgerufenen, überhaupt die secundären Erfolge von der eigentlichen Wundreaction zu trennen, wenn es auch in der Natur der Sache liegt, dass eine sichere Abgrenzung nicht immer möglich ist.

In allen Fällen handelt es sich um physiologische und regulatorisch wirksame Reactionen, die auch unter den natürlichen Vegetationsbedingungen vielfach durch Verletzungen, bis zu einem gewissen Grade auch durch das natürliche Ausschalten und Absterben von Zellen und Organen erweckt werden. Wie immer sind aber auch die Reactionen auf künstliche Eingriffe ein wichtiges Mittel, um Einblicke in die potentielle Befähigung und in die regulatorische Verkettung und Wechselwirkung der Organe (und Zellen) in der intacten Pflanze zu gewinnen. In diesem Sinne werden die traumatischen Reactionen in Kap. VII eine ausgedehnte Verwendung finden. Indess ist es nicht unsere Aufgabe, die mannigfachen traumatischen Erfolge ihrer selbst halber zu behandeln, vielmehr muss in dieser Hinsicht auf die Lehrbücher der Pflanzenkrankheiten und auf die schon citirte Literatur verwiesen werden.

Da die traumatischen Reactionen durch die Störungen in dem Complex der bisher wirksamen Factoren veranlasst werden (vgl. II, Kap. VII), so lassen sich nur bei Berücksichtigung dieses Complexes diejenigen Factoren präcisiren, deren Verschiebung die Modification der Thätigkeit verursache. Zu diesen Factoren gehören auch alle die Verhältnisse (Stoffaustausch, Transpiration etc.), die durch die peripherische Lage bedingt sind. Wie hierdurch

<sup>1)</sup> Vgl. Frank, Krankheiten d. Pflanze II. Aufl., 1892, Bd. I, p. 31; Sorauer, Pflanzenkrankheiten 1886, II. Aufl., Bd. I, p. 533; Rechingen, Verh. d. zool. Bot. Ges. 1893, p. 310; Mäule, Biblioth. botan. 1893, Heft 33; Peters, Zur Kenntniss d. Wundholzbildung 1897; J. Massart, La cicatrisation chez les végétaux 1898; E. Küster, Flora 1899, p. 142. — Weitere Lit. ist an diesen Stellen citirt.

normalerweise die besondere Gestaltung der Oberhaut etc. veranlasst wird, so darf man z. B. auch die Ausbildung der Cuticula an den durch die Verwundung freigelegten Zellen auf diese Factoren schieben.

Ferner werden durch die Modification der Gewebespannung bei dem Zerschneiden Reizwirkungen ausgeübt (II, §§ 36, 37) und mechanische Hemmungen aufgehoben. Sofern letztere die Ausführung des angestrebten Wachsthum's unmöglich machten, wird nach der Beseitigung des Widerstandes von neuem die Wachstumsthätigkeit aufgenommen, wie das u. a. nach dem Isoliren des Markes aus ausgewachsenen, jugendlichen Stengeln der Fall ist (II, p. 73). Es ist auch verständlich, dass das Cambium, das nach Vollendung des Längenwachsthum's eines Stengels nur Dickenwachsthum vermitteln konnte, an der Querschnittsfläche des Stengels Freiheit gewinnt und zur Bildung des Callus hervorwächst<sup>1)</sup>. Jedoch kommen hierbei auch besondere Reizwirkungen in Betracht. Denn thatsächlich werden vielfach durch die Verwundung einzelne Zellen oder Gewebe zum Wachsthum angeregt, die in der intacten Pflanze ruhten, obgleich ihnen kein mechanisches Hinderniss entgegenstand (II, Kap. VII. Vgl. auch die II, p. 154 besprochene Unterschiedsempfindung). Das gilt auch in Bezug auf die Thyllen, die erst erscheinen, nachdem das Holz ein gewisses Alter erreicht hat, oder wenn durch Verletzung ein Bildungsreiz ausgeübt ist<sup>2)</sup>, obgleich das Lumen der Trachee längst als freier Raum zur Verfügung stand.

So wie wir nicht die näheren Ursachen anzugeben vermögen, die es bedingen, dass ein Organ normalerweise sich bestimmt gestaltet und dass eine spezifische Gewebedifferencirung hergestellt wird, ebenso wissen wir auch nicht, warum im näheren eine Verletzung die formative Thätigkeit in andere Bahnen lenkt und z. B. im Callus, im Wundholz eine bestimmte Differencirung verursacht. Nur soviel ist gewiss, dass es immer, unter normalen und abnormalen Verhältnissen, auf das bestimmt geregelte Zusammengreifen verschiedener Factoren ankommt und dass deshalb bei der Verwundung durch die Unterbrechung des bisherigen Zusammenhanges u. s. w. eine Verschiebung der Bedingungen und der Reactionen eintreten muss. In diesem Sinne tritt uns auch eine verwickelte Reaction in der Korkbildung entgegen, die zum Theil durch eine Verletzung angeregt wird. Denn dass nicht schlechthin die Herstellung einer freien Oberfläche die Korkbildung veranlasst, lehren schon die korkfreien Blätter, die an Intercellularräume stossenden reactionsfähigen Gewebe u. s. w. Auch ist es bekannt, dass z. B. ein Korkabschluss gegen einen eingestochenen Holzstab, aber nicht gegen die Saugwurzeln eines eindringenden Parasiten entsteht (Massart, l. c. p. 29), dass ferner die Pflanze vielfach auch in Binnengeweben Korksichten erzeugt. Damit ist natürlich völlig vereinbar, dass die normale oder trauma-

1) Ueber Callusbildung vgl. die in der Anmerk. 4 citirte Literatur.

2) Vgl. Frank, l. c. p. 35; Mäule, l. c.; Massart, l. c. p. 43; Warburg, Ber. d. Bot. Ges. 1893, p. 427; Bd. II, p. 54. — Es sei hier auch erinnert an das Hineinwachsen von Zellen in andere Zellen, wie es bei manchen Algen, bei dem Durchwachsen des Zoosporangiums von Saprolegnia, bei der Bildung von Ersatzrhizoiden aus inneren Gewebezellen der Marchantiaceen zu Stande kommt. Vgl. Kny, Die Verwachsungen an d. Wurzelhaaren d. Marchantiaceen, Sep. a. Sitzungsber. d. Botan. Vereins d. Prov. Brandenburg 1879, Bd. 34, H. Dixon, Notes from the Botanic. School of Trinity College Dublin 1904, p. 144 u. die an dieser Stelle cit. Lit. Nordhausen, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 372.

tische Korkbildung unter Umständen durch die Transpiration<sup>1)</sup> oder durch ein anderes Agens veranlasst oder begünstigt wird.

Aus dem Gesagten und aus den noch mitzutheilenden Thatsachen (II, Kap. VII) ergibt sich, dass in den verschiedenartigen traumatischen Reactionen, abgesehen von den besonderen formativen Erfolgen, ebensowohl Verzögerung als Beschleunigung der Wachstumsthätigkeit beobachtet wird<sup>2)</sup>. Als ein Beispiel sei erwähnt, dass das Streckungswachstum der decapitirten Keimwurzeln<sup>3)</sup> nur mässig verlangsamt wird, während in dem Cotyledon von *Avena sativa* nach dem Abschneiden der Spitze eine erhebliche, aber nur transitorische Retardirung des Wachstums eintritt<sup>4)</sup>. Nach Townsend<sup>5)</sup> bewirkt eine Verletzung der Keimwurzel nach einiger Zeit eine Wachstumshemmung in dem Spross der Keimpflanze, auf die weiterhin eine transitorische Beschleunigung zu folgen pflegt. Hierdurch wird erreicht, dass an der weiter entwickelten Pflanze kein wesentlicher Grössenunterschied zwischen den intacten und den einst mässig verletzten Pflanzen zu finden ist<sup>6)</sup>. Begreiflicherweise wird bei dem einzelligen *Phycomyces nitens* durch das Durchschneiden von Mycelfäden in dem Sporangiumträger eine erhebliche Retardirung des Wachstums verursacht, die aber ebenfalls bald überwunden wird (Townsend, l. c. p. 527).

## Kapitel VII.

### Die inneren Ursachen der specifischen Gestaltung.

#### § 39. Allgemeine Orientirung.

Eine jede physiologische Leistung ist ein Erfolg, der durch die Eigenthätigkeit im Organismus erzielt wird. Somit ist das causale Verständniss der formativen Wachstumsleistungen an die Aufhellung des Innenetriebes gekettet, denn mit der besten Kenntniss der Aussenbedingungen werden nur die äusseren Factoren gekennzeichnet, durch welche die ausführende Innenthätigkeit ermöglicht, und bis zu einem gewissen Grade modificirt wird. Es kann aber nicht zweifelhaft sein, dass sich der besondere Verlauf der Ontogenese des Ganzen und der

1) Kny, Bericht. d. Bot. Gesellsch. 1889, p. 454.

2) Ueber Traumatropismus vgl. II, Kap. XIII. — Bei der Gallenbildung handelt es sich nicht um einen einfachen traumatischen Reiz (II, § 48).

3) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 246.

4) Rothert, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1896, Bd. 7, p. 202. Nach M. Scholtz (ibid. 1893, Bd. 6, p. 331) wird das Wachstum der Blütenstiele von *Cobaea scandens* durch das Abschneiden der Blütenknospe sistirt.

5) C. O. Townsend, Annals of Botan. 1897, Bd. 44, p. 509.

6) Kny, Annals of Botan. 1894, Bd. 8, p. 265.



einzelnen Organe als nothwendige Folge aus der specifischen Organisation, d. h. aus der specifischen Structur und der damit in wechselseitiger Verkettung stehenden Thätigkeit (Function) ergibt. Nur fehlt uns eine genügende Einsicht in diese Verhältnisse, um, wie es bei einer wohlbekannten Maschinerie möglich ist, die Leistungen aus dem Bau und dem regulatorisch gelenkten Wechsel der Constellationen voraussagen zu können. Wie unzureichend in dieser Hinsicht unsere Kenntnisse sind, das erhellt sofort daraus, dass uns der Verlauf der Ontogenese nur durch die Erfahrung bekannt ist, dass wir aber einer Keimzelle unbekannter Abstammung nicht ansehen können, in welcher Weise sie sich entwickeln wird und wie im näheren die aus ihr hervorgehende Pflanze ausfallen muss. Bei einer solchen Sachlage kann, wie überall, wo es sich um das vitale Getriebe handelt, unser Streben nur darauf gerichtet sein, so weit als thunlich eine Einsicht in die maassgebenden und mitwirkenden Factoren (Constellationen) und ihre wechselseitigen Beziehungen und Verkettungen zu gewinnen. Weil wir aber unvermeidlich auf speculatives Gebiet gerathen, wenn wir, dem naturgemässen Drange folgend, nach einem tieferen Verständniss des unbekanntem Waltens streben, ist es für die exacte Wissenschaft um so mehr geboten, sich stets der realen Fundamente sowie der Grenzen und des Rahmens bewusst zu sein, in denen sich das verschleierte Bild jedenfalls bewegen muss<sup>4</sup>.

In solchem Sinne wurde früher (I, Kap. I, besonders § 4) ein orientirender Ausblick gegeben, und ich muss hier die Bekanntschaft mit diesen allgemeinen Betrachtungen voraussetzen (vgl. II, § 4, 20, 21), durch die auch die in diesem Kapitel näher zu behandelnden Probleme gekennzeichnet werden. Immerhin dürfte es geboten sein, an dieser Stelle nochmals einige der maassgebenden Gesichtspuncte und Beziehungen hervorzuheben, wenn auch dabei gewisse Wiederholungen nicht zu vermeiden sind.

Durch die Thatsache, dass aus der Keimzelle einer Bohne sich immer wieder eine Bohne, aus der Keimzelle eines Pilzes sich immer wieder dieselbe Pilzart entwickelt, wird unzweideutig erwiesen, dass der bestimmte Entwicklungsgang durch die erblich überkommene Organisation bedingt ist und regulirt wird. Der specifische Verlauf der Ontogenese lehrt zugleich, dass durch die Realisirung und die Fortdauer der Thätigkeit in selbstregulatorischer Weise für die Verschiebung der inneren Constellationen und damit für die Schaffung von Bedingungen gesorgt wird, durch welche das Wachsthum und die formative Thätigkeit in andere Bahnen gelenkt werden. Das wird z. B. dadurch illustriert, dass sich eine Zelle nach Erreichung einer gewissen Grösse theilt (II, § 41), dass sich dann bei einem Asomatophyten die Tochterzellen gleich verhalten und denselben Rhythmus wiederholen, dass aber zur Erzielung eines Somatophyten (II, § 2) die ursprünglich äquipotentiellen Zellen in verschiedener Weise determinirt und

4) Sehr zu empfehlen ist die Lectüre der allgemeinen Betrachtungen über Causalität der Entwicklung und Gestaltung bei Lotze, Artikel Lebenskraft in Wagner's Handwörterbuch der Physiologie 1842, Bd. 1 und H. Spencer, Principien d. Biologie, deutsch von Vetter 1876. — In diesen Schriften sind in ausgezeichnete Weise die allgemeinen Fundamente entwickelt, auf denen auch alle späteren rationellen Erörterungen über diese Probleme fussen. Denn am Wesen der Sache wird nichts durch die Einkleidung in ein modernes Gewand geändert, das sogar sehr oft nur die gerade herrschenden und mit der Zeit veränderlichen Theorien widerspiegelt.

fortgebildet werden. Mit der Einleitung einer solchen Differencirung werden zugleich die bisherigen Wechselwirkungen modificirt und somit veränderte Verhältnisse geschaffen, die im Verband mit der Gesammtheit der äusseren und inneren Bedingungen wiederum den Ausgangspunct für bestimmt gerichtete und local verschiedene Verschiebungen und Regulationen abgeben. Durch die Continuität dieses Waltens wird es ermöglicht, dass die Differencirung und die functionelle Arbeitstheilung in geregelter Weise fortschreiten, dass z. B. die Gliederung in Spross und Wurzel erreicht wird, dass dann an der letzteren Seitenwurzeln, an dem Sprosse Blätter und Achselsprosse angelegt und fortgebildet werden.

Da aber das Urmeristem in dem Vegetationspunct des Sprosses und der Wurzel nachweislich gleich befähigt ist (II, § 40), so lehrt die verschiedene Ausbildung und Productionsthätigkeit der beiden Organe, dass die äquipotentiellen embryonalen Zellen unter dem dirigirenden Einfluss des Bestehenden auf das Werdende, also je nach den obwaltenden inneren Bedingungen, so wie es ja sein muss, zu verschiedenen Zielen und Zwecken ausgebildet und nutzbar gemacht werden. Ueberhaupt darf in dem Organismus nicht jedes Glied (Organ, Zelle) mit unbeschränkter Autonomie schalten und walten. Vielmehr muss, wie es auch zutrifft, zur Erzielung des harmonischen Zusammenwirkens dafür gesorgt sein, dass durch die Thätigkeit und Wechselwirkungen die Inanspruchnahme und die Ausbildung oder die Lahmlegung und Unterdrückung bestimmter potentieller Befähigungen veranlasst wird.

Zu diesen allgemeinen Schlussfolgerungen sind wir berechtigt, ohne dass uns eine nähere Einsicht in die sicher oft sehr verwickelten Wechselwirkungen zur Verfügung steht. Uebrigens veranlasst auch schon die Variation der Aussenbedingungen vielfach auffällige formative Reactionen (II, Kap. VI). In dem Organismus liegen aber die Verhältnisse complicirt, weil es sich um lebendige und reactionsfähige Theile handelt, in denen mit der Fortbildung, in Folge von Gegenreactionen u. s. w. die beiderseitigen Eigenschaften und Thätigkeiten je nach den obwaltenden Bedingungen in verschiedener Weise modificirt werden. Analoge Beziehungen gelten auch für das symbiotische Zusammenwirken, durch das bekanntlich auffallende formative Erfolge (Flechten, Gallen etc.) zu Stande kommen (II, § 48—50). Solche Wirkungen üben ferner Organismen auf einander aus, die locker (disjunct) neben einander und mit einander leben, und es wurde bereits früher (I, p. 515) darauf hingewiesen, dass auch unter diesen Umständen verwickelte Reactionen und Gegenreactionen in Betracht kommen, dass es also immer von einer Summe von Factors abhängt, ob als Resultat eine gegenseitige Förderung oder eine Benachtheiligung eines der Concurrenten herauskommt.

Aufbau und Thätigkeit sind natürlich bei einem Organismus, ebenso wie bei einem Mechanismus, von der Aussenwelt abhängig und in beiden Fällen muss die Thätigkeit in etwas oder auch weitgehend modificirt werden, wenn durch die Veränderung einer oder einiger Aussenbedingungen einer oder einige der inneren Factors in irgend einer Weise (direct oder indirect) eine Verschiebung erfahren. Bei Constanz der neuen Aussenbedingungen ist aber die modificirte und wie immer selbstregulatorisch gelenkte Thätigkeit wiederum das nothwendige Resultat aus den nun bestehenden inneren Constellationen. Somit werden der Verlauf

und der Ausfall der Thätigkeit immer durch die Eigenschaften des Organismus und Mechanismus bestimmt, oder wie man in Bezug auf die Lebewesen und die Organe dieser auch sagen kann, durch die erblich überkommenen, die inhärenten Eigenschaften, oder was dasselbe sagt, durch die specifische Organisation, durch den specifischen Aufbau und die hiermit wechselseitig verknüpfte functionelle Thätigkeit. Sofern also die Aussenbedingungen constant bleiben, ist der bestimmte Verlauf der Ontogenese (und jeder anderen Thätigkeit) durch das selbstregulatorische innere Walten und Verstellen bedingt, und zur Kennzeichnung, dass dem so ist, dass also eine Veränderung in den Aussenbedingungen nicht modificirend eingreift, kann man unbedenklich, wie es üblich ist, von autonomen Schaffen und Walten und, in Bezug auf die Leistungen, von Eigengestaltung, Automorphose, Selbstdifferencirung, unabhängiger Differencirung, Autoplasie, ferner von Autotropismus, Autonastie u. s. w. (II, § 21) reden, obgleich es eine von der Aussenwelt (von äusseren Factoren) unabhängige Thätigkeit niemals giebt. Mit Aitiomorphose, Heteromorphose (II, p. 82), abhängiger Differencirung (vgl. Aitiotropismus, Aitionastie etc.) soll also nur gesagt sein, dass durch eine Veränderung in den Aussenbedingungen eine Reaction, eine veränderte Thätigkeit des Ganzen oder eines Organes verursacht wurde. Durch Photomorphose, Chemomorphose, Photonastie, Heliotropismus etc. wird zugleich der äussere Factor bezeichnet, welcher die Reaction veranlasste (II, § 24). Sofern man die Aussenbedingungen constant zu erhalten vermag, ist es auch möglich festzustellen, ob im obigen Sinne ein autonomer oder ein aitionomer Vorgang vorliegt.

Jedoch ist zur richtigen Beurtheilung der Sachlage wohl zu beachten, dass durch das selbstregulatorische (autonome) Walten des Organismus die Eigenschaften des Ganzen oder einzelner Organe des Organismus und damit die Wechselwirkungen mit den constant bleibenden äusseren Factoren in mannigfacher Weise modificirt werden. Ich erinnere daran, dass z. B. das Licht erst für die normale Ausbildung der im Dunkeln angelegten Laubblätter und ebenso für deren assimilatorische Function nöthig ist, die wiederum auf das ganze Innengetriebe zurückwirkt; dass mit dem Auftreten oder dem Wechsel von geotropischen etc. Sensibilitäten bestimmte Richtungsbewegungen zu Stande kommen (II, Kap. XIII), dass mit der Ausbildung dorsiventraler, oder irgendwie local verschiedener Eigenschaften (Sensibilitäten) die Bedingungen für aitionome Reactionen (auch bei diffuser Aussenwirkung) geschaffen werden (II, § 24). Ueberhaupt hängt die physiologische Bedeutung der äusseren Factoren stets von dem jeweiligen Zustand des Organismus ab, der u. a. durch seine Thätigkeit den Gewinn von Nahrung u. s. w. regulirt und durch die Veränderung seines Reactionsvermögens erreicht, dass äussere Factoren, ohne Veränderung der Aussenbedingungen, zu solchen Reizwirkungen nutzbar gemacht werden, die bei Constanz des Organismus nur durch die Variation der Aussenbedingungen erzielt werden können.

Mag es sich nun um innere oder um äussere Factoren handeln, stets wird der Reactionserfolg zunächst bedingt durch die Eigenschaften der Zelle (oder des Organs etc.) und die Beeinflussung dieser. Während aber ein äusserer Factor beliebig modificirt und desshalb sein Effect leichter controlirt werden kann, ist die Präcision der inneren Factoren gewöhnlich mit Schwierigkeiten verknüpft und oft unmöglich. Denn selbst dann, wenn es sich um greifbare

Factoren handelt, kann man der Reaction nicht ansehen, ob sie durch die Variation eines oder einiger Factoren bedingt ist und in wie weit eine Veränderung der Eigenschaften in der reagirenden Zelle eine Rolle spielt. Gelingt es aber, als innere Reizursache einen mechanischen Zug, ein bestimmtes Product des Stoffwechsels etc. zu erkennen, so ist damit die physiologische Einsicht auf demselben Punkte angelangt, wie bei der Feststellung eines äusseren Anstosses. Denn so gut wie es für die Zelle einerlei ist, ob der ihr zugeführte Zucker aus einer chlorophyllführenden Zelle derselben Pflanze oder aus der Aussenwelt stammt (I, § 50), wird durch jeden Reizanstoss, mag er von aussen oder von innen kommen, durch die Perception und die sich anschliessenden Vorgänge eine Innenthätigkeit des Organismus veranlasst, die je nach der Gesamtverketzung und den obwaltenden Verhältnissen localisirt bleibt oder fernliegende Organe in merklicher Weise in Mitleidenschaft zieht.

Somit sind für diese internen Vorgänge dieselben Gesichtspunkte maassgebend wie für die äusseren Factoren, wie das in Bezug auf die Reizvorgänge bereits II, p. 86 hervorgehoben wurde. Nur ist zu beachten, dass sich im Inneren des lebendigen Organismus die wechselseitigen Beeinflussungen viel mannigfaltiger und complicirter gestalten und gestalten können. Insbesondere ist zu bedenken, dass sich mit der Entwicklung u. s. w. die Eigenschaften jeder einzelnen Zelle und somit die wechselseitigen Beeinflussungen in specifisch verschiedener Weise ändern, dass ferner die einzelne Zelle in verschiedenen Richtungen und an einzelnen Punkten differenten Wirkungen ausgesetzt ist und dass demgemäss nicht abzusehen ist, in wie weit aus diesen Differenzen, analog wie bei einseitigen Reizwirkungen, besondere directive Erfolge erzielt werden.

Wenn uns auch das in allgemeinen Umrissen geschilderte Wesen des Problems klar ist, so ist es doch der empirischen Forschung bis dahin nur gelungen, gewisse Wechselbeziehungen und einzelne der mithetheiligten Factoren näher zu präcisiren und das fernere Streben kann sachgemäss nur darauf gerichtet sein, die obwaltenden Verhältnisse mehr und mehr in die maassgebenden Factoren zu zergliedern (I, § 4). Zunächst wird in jedem einzelnen Falle (für eine isolirte embryonale Zelle, für ein Organ u. s. w.) zu entscheiden sein, ob in dem besagten Sinne eine autonome oder aitionome Ontogenese vorliegt, und in wie weit und in welcher Weise äussere oder innere Factoren determinirend und dirigirend wirksam sind. Es ist natürlich schon ein Fortschritt, wenn es gelingt, einen formativen Erfolg auf eine functionelle Wechselwirkung (functionelle Reizung), also auf einen complexen und deshalb weiter zu zergliedernden Factor zurückzuführen. Auch wenn wir unser Augenmerk nur auf die dirigirenden Factoren richten, also die noch nicht aufgeklärte Wachstumsmechanik (II, Kap. II), sowie die specifischen Eigenschaften des Protoplasten als gegeben hinnehmen, operiren wir mit einer sehr verwickelten und veränderlichen Grösse, nämlich mit einem ganzen Organismus, dessen Eigenschaften und Leistungen hinwiederum durch den Aufbau und das regulatorisch gelenkte Zusammenwirken seiner Organe und Bausteine bestimmt wird (I, § 7).

Um nun unsere realen Kenntnisse durch Beispiele zu erläutern, soll in Abschnitt I zunächst auf die specifische Determination von Zellen und Organen eingegangen werden. Die hierbei in Betracht kommenden Wechselwirkungen und äusseren Einflüsse werden dann in Abschnitt II weiter durch die Erfahrungen über den Einfluss von Verletzungen u. s. w. auf die correlativen Wirkungen illustriert,

durch die auch die regenerative und reproductive Thätigkeit gelenkt wird. Für das Verständniss dieser Vorgänge sind ferner die formativen Erfolge durch die symbiotischen Wechselwirkungen von Bedeutung, die in Abschnitt III kurz behandelt werden. In Abschnitt IV soll dann noch ein allgemeiner Ausblick auf die dirigirenden Factoren und ein kurzer Hinweis auf theoretische Vorstellungen gegeben werden. Für uns ist es aber nicht geboten, näher auf diese Theorien, auf die damit verknüpfte Nomenclatur und auf die verschiedenen Controversen (O. Hertwig, Roux, Driesch u. s. w.) einzugehen, die wenigstens zum guten Theil darauf beruhen, dass die Autoren von bestimmten theoretischen Voraussetzungen ausgehen.

## Abschnitt I.

### Die formative Determinirung der Zellen und der Organe.

#### § 40. Allgemeines.

Durch die allgemeinen Kenntnisse und Grundzüge (II, § 39) ist der Weg vorgezeichnet, den die Forschung consequenterweise immer, und also auch dann zu beachten und zu verfolgen hat, wenn sie bestrebt ist, die formative Thätigkeit auf die näheren Factoren zurückzuführen. Als nächste Factoren, durch deren Zusammenwirken die Ontogenese ermöglicht und regulirt wird, kommen aber stets in Betracht 1) die jeweiligen specifischen Eigenschaften der Zelle, und 2) die formalen und dirigirenden Einflüsse (Bedingungen, Factoren), die von der Umgebung ausgeübt werden. Je nachdem diese Beeinflussungen von anderen Zellen (oder Organen) desselben Organismus oder von der Aussenwelt ausgehen, unterscheiden wir innere (interne, correlative, mutualistische) und äussere (externe) Einflüsse (Bedingungen, Reize)<sup>1)</sup>. Bei dem einzelligen Organismus (oder Entwicklungsstadium) liegen die Verhältnisse nur insofern einfacher, als wir es nicht mit correlative Einflüssen zu thun haben, so lange wir nur bis auf die Zelle zurückgehen, diese also nicht weiter in die maassgebenden Factoren zergliedern. Thatsächlich wird aber auch in diesem Falle der Entwicklungsgang durch die in der Umgebung gebotenen Bedingungen und durch die selbstregulatorische Veränderung der Eigenschaften der Zelle dirigirt und das auch dann, wenn alle Descendenten den embryonalen Zustand bewahren und denselben Rhythmus wiederholen (Asomatophyten). Dagegen liegt das Wesen der Asomatophyten gerade darin, dass die Zellen gleicher Abstammung zur Erreichung verschiedener

1) Wir bezeichnen (I, p. 22 Anmerk.) als Correlationen alle internen Wechselwirkungen, die man ebensogut mutualistische Beeinflussungen nennen kann, wenn auch derzeit unter Mutualismus gewöhnlich die wechselseitigen Beeinflussungen verschiedenartiger Organismen verstanden wird. Im näheren wird es sich natürlich immer darum handeln, ob man eine Wechselwirkung zwischen Organen (Organreize), zwischen Zellen (Zellenreize, celluläre Beeinflussung) oder zwischen den Theilen des Protoplasten (intra-celluläre Reize etc.) im Auge hat. Vgl. über verschiedene Rubricirungen II, p. 84.

Ziele und Zwecke in verschiedener Weise determinirt, fortgebildet und ausgebildet werden (II, § 2). Mit dem Fortschreiten der Arbeitstheilung gesellen sich zu den Einflüssen, die zwei Zellen auf einander ausüben, auch diejenigen Einflüsse, die von Zellcomplexen und Organen (Systemen) ausgehen, deren Ontogenese und Thätigkeit aber immer aus dem Zusammenwirken der einzelnen Zellen resultiren, so dass auch bei den höchst gegliederten Pflanzen das Problem immer auf die Ontogenese der einzelnen Zellen führt, die stets durch die (veränderlichen) Eigenschaften der Zelle und die dirigirenden Bedingungen fest bestimmt ist.

Je umfassender wir aber durch die Modification einer einzelnen oder der Gesammtheit der Bedingungen das Reactionsvermögen, d. h. die Eigenschaften und Fähigkeiten der einzelnen Zellen (und der Organe) kennen lernen, um so besser und vollkommener vermögen wir zu beurtheilen, in wie weit und durch welche Umstände eine bestimmte gerichtete Entwicklung durch die Einschränkung und die einseitige Ausnutzung der potentiellen Fähigkeiten erzielt wird und in welcher Weise hierbei die Eigenschaftsänderung der Zellen und die Variation der dirigirenden Einflüsse betheilig sind. Das genaue und richtig geleitete Studium der Reactionen auf äussere Einflüsse ist also ein ungemein wichtiges und unentbehrliches Hilfsmittel für die Erforschung der inneren Factoren (Eigenschaften und Wechselwirkungen der Zellen). Wir bauen auch schon auf dieses Reactionsvermögen, wenn wir auf Grund des ungleichen Verhaltens unter denselben Aussenbedingungen auf eine Verschiedenheit, auf Grund des gleichartigen Verhaltens unter denselben Aussenbedingungen auf Identität der maassgebenden inneren Factoren schliessen.

Die Erfahrung hat gelehrt, dass in Bezug auf die Eigenschaften, Fähigkeiten und Bedürfnisse, also auch in Bezug auf die Art und den Umfang des Reactionsvermögens sehr weitgehende Verschiedenheiten bestehen (vgl. II, Kap. VI). So ist u. a. bekannt, dass in einzelnen Pflanzen die Wachsthumsthätigkeit erst durch besondere Reizwirkungen angeregt wird, dass die Gestaltungen unter ungleichen Aussenbedingungen sehr verschiedenartig ausfallen, dass in manchen Fällen die Gesammtheit der in der Natur auftretenden Entwicklungsstadien nur bei einem geeigneten Wechsel der Aussenbedingungen zu Stande kommt, dass es zum Theil bestimmter Aussenreize bedarf, um die Formation von Sporangien, Blüten etc. anzuregen, dass durch localisirte und einseitige Reize die Bildung von Organen an Orten hervorgerufen wird, an denen dieselben normalerweise nicht auftreten.

Es musste auch empirisch ermittelt werden, dass eine Keimzelle (eine Organanlage u. s. w.) unter constanten und homogenen (allseitig gleichen, diffusen) Aussenbedingungen den normalen Entwicklungsgang einschlägt, dass also zur Erzielung dieses eine einseitige (orientirende) Reizwirkung nicht nothwendig ist. In diesem Sinne ist die specifische Ontogenese eines Bacteriums, der Zelle einer Spirogyra, der isolirten kernhaltigen Protoplasmamasse einer Vaucheria (II, § 47), der Eizelle einer höheren Pflanze eine Automorphose (II, § 39), und demgemäss wird es durch den inneren Bau des Protoplasten und der Zelle fest bestimmt, dass sich Vaucheria, Spirogyra zu einem Faden, die Eizelle eines Farrenkrautes, einer Blütenpflanze aber zu einem Gewebecomplex entwickeln, in dem ferner eine specifische Determination und Ausbildung der Zellen eintritt. Wenn man nun auch ein solches Verhalten als Regel betrachten kann, so sind doch einige Fälle bekannt,

in denen in der physiologisch radiären (isotropen, II, p. 83) Keimzelle die Richtung der Hauptachse durch einen orientirenden Aussenreiz inducirt wird und es ist wahrscheinlich, dass es sogar Organismen giebt, die sich ohne einen solchen Orientirungsreiz nicht oder doch nicht normal entwickeln (vgl. II, § 43, 44).

Treten fernerhin Seitensprossungen auf, so sind natürlich die Hauptachse, sowie Spitze und Basis mit Bezug auf den Tragspross orientirt und bestimmt. Vielfach wird durch die inneren Bedingungen auch eine (anatomische und morphologische) dorsiventrale Ausbildung veranlasst, die indess in anderen Fällen durch äussere Ursachen (zum Theil in sehr weitgehender Weise) determinirt wird (Näheres II, § 43, 44).

Hat sich Differencirung und Arbeitstheilung eingestellt, so muss auch entschieden werden, ob die nunmehr räumlich getrennten embryonalen Zellen (Urmeristem, Cambium), die durch ihre fortdauernde Thätigkeit in so auffälliger Weise das Fortwachsen und Fortbilden von Spross, Wurzel etc. vermitteln, einseitig oder allseitig befähigt, spezifisch verschieden oder äquipotentiell sind. Da diese embryonalen Zellen in der Regel thatsächlich gleichwerthig, also nicht in bestimmter Weise prädestinirt sind, so ist klar, dass ihre verschiedene Ausgestaltung und Verwendung durch die determinirenden Einflüsse bewirkt wird. Demgemäss wird zwar unter normalen Verhältnissen die äusserste Zellschicht des Urmeristems unvermeidlich zur Epidermis, zu deren Bildung indess auch die inneren Zellen befähigt sind, wenn sie durch das Entfernen der äusseren Zellen in die peripherische Lage gebracht werden (II, § 47). Andererseits kann man durch operative Eingriffe, also durch Veränderung der determinirenden Bedingungen, veranlassen, dass die inneren Zellen, die in der intacten Pflanze sich vermöge ihrer Lage zu Leitbündel-, Mark- oder Rindenzellen umgestaltet haben würden, nunmehr Wundgewebe und in diesem Korkzellen oder andere Elementarorgane liefern (II, § 38). Durch die Lage der Meristemzelle, durch den Einfluss des schon Differencirten und in Differencirung Begriffenen, überhaupt durch die Gesamtheit der determinirenden Bedingungen wird also bewirkt, dass die an sich äquipotentellen Urmeristemzellen verschiedene Ausbildung erfahren, dass sie z. B. an der Sprossspitze so ausgestaltet werden, wie es zur Fortbildung (Gewebebildung) dieser, zur Production von Blättern etc. nothwendig ist, während sie an der Wurzelspitze zur spezifischen Fortbildung und Ausgestaltung der Wurzel dienen.

Ist es auch bis dahin nicht gelungen, aus einer künstlich isolirten Urmeristemzelle eine höhere Pflanze zu erziehen (vgl. II, § 47), so ist die besagte Aequipotenz doch durch eine Reihe von Erfahrungen sichergestellt. Die gleiche Befähigung der Urmeristemzellen in Bezug auf die Gewebebildung er giebt sich aus dem schon Gesagten. Da ferner bei vielen Pflanzen Wurzel, Spross und Blatt befähigt sind, aus einer Gruppe von Zellen oder auch aus einer einzelnen Zelle eine Knospe, also die ganze Pflanze mit allen ihren Characteren zu bilden, so wird damit erwiesen, dass diese producirenden Zellen gleichwerthig und gleichbefähigt sind. Diese Productionsthätigkeit wird durch die Unterbrechung und Störung der bisherigen determinirenden (correlativen) Bedingungen befördert und, wie aus II, § 44 zu ersehen ist, kann man durch bestimmte Eingriffe, z. B. durch eine entsprechende Abtrennung und durch die Lage der Schnittfläche veranlassen, dass sich eine Gruppe

bildungsfähiger Zellen entweder zu einem Spross oder zu einer Wurzel entwickelt<sup>1)</sup>. Wird diese Neubildung, wie es vorkommt, von Zellen ausgeführt, die unter den normalen Verhältnissen ihre Wachstumsthätigkeit eingestellt hatten, so sind doch auch diese Versuche voll beweisend, da die Descendenten solche generelle Fähigkeiten nicht besitzen könnten, wenn diese nicht den Mutterzellen innegewohnt hätten.

So lange die bestimmt determinirenden Einflüsse fortbestehen, wird auch die bisherige ontogenetische Umgestaltung in derselben Weise vor sich gehen. Wenn also die Sprossspitze und die Wurzelspitze trotz verschiedenartiger Einwirkungen ihre formative Thätigkeit dem Wesen nach einhalten, so folgt daraus, dass die determinirenden Constellationen nicht wesentlich verschoben wurden. In gewissen Fällen aber geht diese Verschiebung so weit, dass die Wurzelspitze in eine Sprossspitze übergeht oder dass der Scheitelpunct eines Sprosses in eine Wurzelspitze umgewandelt wird. Hierdurch wird also ein weiterer Beweis für die Gleichwerthigkeit des Urmeristems in beiden Organen geliefert.

Eine derartige Umwandlung kommt normalerweise an der Wurzel von *Neottia nidus avis*<sup>2)</sup> vor, deren Spitze nach der Bildung von Blattanlagen die Wurzelhaube abstösst und dann als Spross weiter wächst. Gelegentlich wurde auch eine solche Umbildung der Wurzelspitze von *Anthurium longifolium*<sup>3)</sup> und der Wurzelträger von *Selaginella*<sup>4)</sup> beobachtet. Bei *Selaginella* tritt die Umbildung an Sprossstücken, die man als Stecklinge behandelt, häufig ein und zwar pflegen dann die unteren, im Boden befindlichen Anlagen der Wurzelträger zu Wurzeln, die oberen am Licht befindlichen Anlagen zu Sprossen zu werden. Ferner hat Beyerinck<sup>5)</sup> an verschiedenen Pflanzen, besonders an *Rumex acetosella*, die Umwandlung der Anlage einer Wurzel in einen Spross und die Umwandlung der Anlage einer Adventivknospe, die ein bis einige Blattanlagen besass, in eine Wurzel beobachtet. Diese Umwandlung trat besonders dann ein, wenn durch das entsprechende Zerschneiden des Sprosses dafür gesorgt war, dass sich die Anlage des Sprosses (resp. der Wurzel) an einer Stelle befand, an welcher vermöge der correlativen und reproductiven Thätigkeit die Bildung von Wurzeln (resp. von Sprossen) angestrebt wurde (II, § 44).

Sehr anschauliche Beispiele für die mehr oder minder energisch inducirende Wirkung des Bestehenden werden wir bei der Besprechung der dorsiventralen Determination kennen lernen (II, § 43). So wirkt z. B. der Thallus von *Marchantia* so entscheidend inducirend auf das Urmeristem, dass sich die Dorsiventralität an den Zuwachsstücken bis dahin nicht umkehren liess, während eine solche Umkehrung an dem Prothallium der Farne leicht gelingt.

1) Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878, I, p. 240; 1884, II, p. 36.

2) Irmisch, Biolog. d. Orchideen 1853, p. 26; Prillieux, Annal. d. scienc. naturell. 1856, IV. sér., Bd. 5, p. 279; Beyerinck, Beobacht. und Betracht. ü. Wurzelknospen u. Nebenwurzeln 1886, p. 17. — Aehnliches kommt nach Beer (cit. bei Irmisch) bei der Orchidee *Catasetum tridentatum* vor.

3) Goebel, Bot. Ztg. 1878, p. 645. — Blumenentwicklung aus einer Wurzelspitze beobachtete H. Karsten, Flora 1864, p. 232.

4) Pfeffer, in Hanstein's Botan. Abhandlg. 1871, I, Heft 4, p. 67; Beyerinck, l. c. p. 3, 16; J. Behrens, Flora 1897, Ergsbd. p. 158. Behrens beobachtete dasselbe an *Selaginella denticulata*, die echte Wurzeln besitzt.

5) Beyerinck, l. c. p. 43, 42. [R. A. Philippi, Ber. d. bot. Ges. 1904, p. 95.]



Der Erfolg ergibt sich aber immer als Resultirende aus der Gesamtheit der Factoren, und so ist es begreiflich, dass je nach den äusseren Eingriffen und den inneren Bedingungen die interne (autonome) Determination fortbesteht, überwunden oder abgeschwächt wird. Da sich aber die inneren Bedingungen mit dem Entwicklungsgang ändern, so können nicht alle Theile einer Pflanze in derselben Weise reagieren. Desshalb ist es nicht überraschend, dass z. B. die formative Thätigkeit in der Knospe nicht durch einen bestimmten äusseren Eingriff alterirt wird, der in etwas älteren Stengeltheilen veranlasst, dass embryonale Zellen zur Wurzelbildung schreiten.

Für eine jede Determination, mag sie durch innere oder äussere Factoren bewirkt sein, lässt sich wiederum nur empirisch entscheiden, ob sich die Induction nur auf die unmittelbar betroffenen Theile erstreckt und demgemäss durch äussere Einflüsse überwunden oder umgekehrt wird (labile, locale, veränderliche Induction oder Determination), oder ob dieses nicht der Fall ist, ob also eine innere Constellation (Eigenschaft) inducirt ist, die nun determinirend fortwirkt (stabile, inhärente, fortwirkende Induction)<sup>1)</sup>. Dieses ist z. B. der Fall, wenn durch innere oder äussere Ursachen die Anlage einer Wurzel, eines Sprosses geschaffen ist, die fernerhin selbstthätig das Urmeristem so determinirt, wie es zur specifischen Fortbildung nothwendig ist. Dasselbe gilt für den fortwachsenden Thallus von *Marchantia*, dessen Dorsiventralität durch einseitige Beleuchtung inducirt und orientirt wird, wenn das noch isolaterale Urmeristem dem determinirenden Einfluss des dorsiventralen Thallus entzogen ist (II, § 43). Dagegen liegt z. B. eine labile Induction in allen den zahlreichen Fällen vor, in denen durch einen orientirenden Aussenreiz eine (anatomische oder morphologische) Dorsiventralität veranlasst wird, die in dem Neuzuwachs schwindet oder anders orientirt wird, wenn man den Orientirungsreiz unterbricht oder in anderer Richtung wirken lässt. Eine scharfe Abgrenzung ist natürlich schon desshalb nicht möglich, weil eine Induction, die wir bis dahin als eine stabile ansahen, unter anderen Bedingungen vielleicht aufgehoben wird. Ein Beispiel liefern u. a. die Wurzeln, deren normales Fortwachsen auf einer stabilen Determinirung beruht, die aber bei der oben erwähnten Umwandlung in Sprosse überwunden wird. Auch wird mit der selbstregulatorischen Veränderung der formativen Thätigkeit, also z. B. mit der Einleitung der Blütenbildung, eine Verschiebung der bisherigen determinirenden Thätigkeit angezeigt. Uebrigens besteht auch in dem magnetisirten Stahlstab eine Induction, die uns stabil erscheint, so lange wir den Stahlstab nicht solchen Einflüssen aussetzen, die den Magnetismus aufheben oder umkehren.

#### § 41. Weiteres über die formative Induction und die Specificität der Zellen und Organe.

In der Ontogenese sind nicht nur Zuwachselemente und Organanlagen zu schaffen, sondern es sind dieselben auch in bestimmter Weise fortzubilden und

1) Pfeffer, Pflanzenphysiol. I. Aufl., Bd. 2, p. 463.

auszugestalten (II, § 2). Auch dieser fernere Entwicklungsgang wird wieder bestimmt und regulirt einmal durch die jeweiligen Eigenschaften und Fähigkeiten der Zelle und des Organs, die sich mit der Fortbildung fortwährend ändern, und ferner durch die determinirenden Einflüsse, von denen die inneren Factoren wiederum mit der Ausgestaltung und der Veränderung der Thätigkeit modificirt werden (II, § 39, 40). In dem Maasse aber wie dem Organe und der einzelnen Zelle, in Anpassung an ihre Aufgaben, ein bestimmter einseitiger Character fester und fester aufgeprägt wird, werden die allseitige Befähigung und die Plasticität der embryonalen Zellen und Gewebe mehr und mehr eingeschränkt, bis endlich mit dem Auswachsen und dem Verlust der Wachstumsfähigkeit die (äussere) formative Thätigkeit und Reactionsfähigkeit abgeschlossen ist.

Da diese naturgemässen Verhältnisse sowohl durch die normale Ontogenese, als auch durch die zahlreichen aitonomen Reactionen illustriert werden, die schon mitgetheilt wurden (Kap. VI) oder noch zu behandeln sind, genügt hier der Hinweis auf einige auffällige Beispiele. So kann man veranlassen, dass Knospen zu Lang- oder Kurztrieben werden (II, § 45), dass sich die Blattanlage einer Wasserpflanze zu einem Wasserblatt oder zu einem Luftblatt entwickelt (II, § 34), oder dass sich die Blattanlage von *Prunus Padus* und anderen Holzpflanzen, die unter normalen Verhältnissen zu einer Knospenschuppe wird, als Laubblatt ausgestaltet. Dieses geschieht, wenn man durch Entblättern bewirkt, dass die in Entstehung begriffenen Knospen sofort austreiben, also sich nicht als Winterknospen entwickeln, sondern zur Wiederherstellung der Belaubung benutzt werden<sup>1)</sup>. In diesem Falle ist gut zu übersehen, dass je nachdem die Knospenanlage zur Zeit des Eingriffes noch ganz jugendlich oder etwas fortgeschritten war, die ältesten Blattanlagen den Character der Knospenschuppen ganz oder theilweise annehmen und dass demgemäss die folgenden Blätter alle Zwischenstufen bis zu normalen Laubblättern bieten. Ein solcher allmählicher Uebergang, oder wie man auch sagen kann, eine solche Nachwirkung, muss aber natürlich in allen analogen Fällen und z. B. auch dann eintreten, wenn man eine aitonome Dorsiventralität durch die Veränderung der Angriffsrichtung des Orientirungsreizes umkehrt. In principieller Hinsicht ist es auch einerlei, ob wir ein Organ mit begrenztem Wachsthum, also z. B. eine Blattanlage in das Auge fassen, die nur das schon Vorhandene ausgestaltet, oder einen fortwachsenden Spross (*Thallus etc.*), an dem durch die Thätigkeit des Urmeristems die Zellen und die Organe entstehen, die schon während oder erst nach der Anlage den veränderten determinirenden Bedingungen ausgesetzt sind oder ausgesetzt werden.

Da für die sich ausgestaltenden Zellen eine Einengung und Veränderung der im Urmeristem vorhandenen Fähigkeiten in Frage kommt, so muss in jedem einzelnen Falle entschieden werden, ob und in wie weit eine solche Verschiebung mit im Spiele ist. So wie bei dem Urmeristem kann aber aus den Reactionen nicht ohne weiteres ein bestimmter Schluss gezogen werden, da es zunächst unbekannt ist, in wie weit die freie Entfaltung der gesammten Fähigkeiten der Zellen und der Organe durch den Einfluss der übrigen Theile der Pflanze eingengt wird. Indess lehren die Gesammterfahrungen, dass nicht eine jede sichtbare

1) Vgl. Goebel, Bot. Ztg. 1880, p. 807 und dieses Buch II, § 45.

Organanlage schon in sich eine generelle, feste Characterbestimmung trägt. Denn wäre das der Fall, so könnte nicht die Umwandlung einer Wurzelanlage in eine Sprossanlage bewirkt werden und umgekehrt (II, § 40), eine Umwandlung, die zeigt, dass diese Anlagen in sich noch vielseitig befähigt sind, und demgemäss durch die bestimmt gerichteten determinirenden Einflüsse in eine bestimmt gerichtete Entwicklungsbahn gelenkt werden. Gleiches wird vermuthlich für die jugendlichen Blattanlagen gelten. Denn wenn auch bis dahin eine Entwicklung zu einem Spross- oder Wurzelorgan nicht sicher beobachtet ist, so lassen doch anderweitige Erfahrungen, z. B. die Reactionen bei Verwundungen, vermuthen, dass die Zellen der ganz jugendlichen Blattanlagen noch den vollen embryonalen Character besitzen.

Uebrigens ist eine erhebliche formative Aenderung ohne Einbusse der embryonalen Eigenschaften möglich. Dieses beweisen schon die besonderen Gestaltungen, die Asomatophyten (Bacterien, Hefe) unter verschiedenen Culturbedingungen annehmen (II, Kap. VI u. Kap. VIII); Gestaltungen, zu denen auch die Dauer- und Ruhezustände (Sporen etc.) zählen, die bei dem Wiedererwachen und bei dem Uebergang in den thätigen Zustand besondere formative Vorgänge zu durchlaufen haben. Wie in diesem Falle müssen wir aber die volle embryonale Befähigung auch denjenigen Zellen höherer Pflanzen zugestehen, die befähigt sind eine Knospe, also eine ganze Pflanze aus sich zu bilden, gleichviel ob dieses durch directes Auswachsen oder durch Vermittelung des producirtten Callus etc. ausgeführt wird (II, § 47). Diese Totalbefähigung schliesst also nicht aus, dass die Zelle bis zu einem gewissen Grade bereits einseitig ausgebildet war und vielleicht eine reparable Verschiebung des eigentlichen Keimplasmas erfuhr, die erst durch eine erneute Wachstumsthätigkeit, also mit Ueberwindung einer Nachwirkung beseitigt wird (vgl. auch § 42). Denn auch bei einem Asomatophyten (Bacterien etc.) wird zuweilen der künstlich (durch Determination) aufgedrängte Zustand nur allmählich, im Verlaufe von einigen, oder auch von vielen Generationen, wieder abgestreift und so der ursprüngliche embryonale Zustand wieder hergestellt (II, Kap. VIII).

Thatsächlich besteht aber auch bei einer höheren Pflanze schon zwischen den typisch embryonalen Zellen des Cambiums und der Vegetationspunkte eine formale Differenz, die noch ansehnlicher bei denjenigen Zellen ist, die in ihrem äusseren und inneren Ansehen den Character von somatischen Zellen annehmen (II, § 2, 47), unter bestimmten Bedingungen aber durch die Bildung einer Knospe eine ganze Pflanze produciren, in denen also die Totalbefähigung schlummerte, oder wie man auch sagen kann, das Keimplasma complet vorhanden war.

Mit diesen Erörterungen ist zugleich ganz allgemein der Rahmen gekennzeichnet, innerhalb dessen morphologische und anatomische Operationen und Reactionen, also Metamorphosen und Umdifferencirungen, unter normalen und bei veränderten Bedingungen möglich sind. So wie es ja auch sein muss, werden solche formativen Vorgänge und Reactionen ebensowohl von typisch embryonalen, als auch von den in sich einseitig determinirten Zellen und Organanlagen ausgeführt. In beiden Fällen kommt aber nicht schlechthin die Gesammtheit der potentiellen Fähigkeiten zur Geltung, denn die reale Reaction hängt schon bei der isolirt lebenden Zelle von den übrigen Aussenbedingungen (d. h. von der jeweiligen Stimmung, II, § 20) ab, in den Gewebecomplexen

zudem von den correlativen Einflüssen der übrigen Zellen und Organe. Uebrigens können sich auch ohne Veränderung der äusseren Umrisse im Inneren eines Organes gewisse Gewebedifferencirungen vollziehen (II, § 43), und in der einzelnen Zelle ist mit der lebendigen Thätigkeit stets eine gewisse dauernde Aenderung der inneren Constellationen verknüpft, die sogar unter normalen und veränderten Bedingungen, z. B. durch Vacuolisirung, durch Kerntheilung, durch Ausbildung und Lagenänderungen der Chloroplasten u. s. w. sehr auffällige Formen annehmen kann (vgl. II, § 42 u. Kap. XV). In den Gewebepflanzen sind ausserdem durch die verschiedene Composition gleichartiger und verschiedenartiger Zellen die Mittel geboten, um eine überaus mannigfache Gestaltung in normalen und aussergewöhnlichen Verhältnissen zu entwickeln.

Aus der Gesamtheit dieser Thatsachen und Erwägungen ergeben sich mit Nothwendigkeit eine Reihe von Schlussfolgerungen, die insbesondere bei der morphologischen Behandlung von Problemen oft nicht genügend berücksichtigt wurden und werden. So ist es klar, dass eine embryonale Zelle (oder ein embryonaler Zellcomplex), die sich unter bestimmten Bedingungen mit Sicherheit zu einem Gefässbündelelement (oder einer Wurzel) entwickelt, unter veränderten Bedingungen aber eine Epidermiszelle (oder einen Spross etc.) liefert, nur bedingungsweise und potentiell, aber nicht bedingungslos und real, also nicht durch innere Selbstbestimmung, die Anlage einer Leitbündelzelle (oder einer Wurzel u. s. w.) vorstellt<sup>1)</sup>. Wie aber aus der tatsächlichen Ueberführung einer Wurzel in eine Sprossanlage (II, § 40) noch nicht folgt, dass eine jede definitive Sprossanlage diesen Gang und Wechsel der Determination zu durchlaufen hat, so ist es zwar möglich, aber doch nicht nöthig, dass eine Anlage, die sich zu einem Blumenblatt entwickelt, in ihren jugendlichsten Stadien die auf ein Laubblatt abzielenden Inductionen durchzumachen hatte. Vielmehr können die auf ein Blumenblatt abzielenden Determinationen schon bei dem Erscheinen der Anlage bestanden haben und es ist ebenso möglich, dass dann die potentielle Blumenblattanlage durch nachträgliche Aenderung der determinirenden Bedingungen in die Entwicklungsbahn eines Laubblattes gelenkt wird. In der That dürfte solches dann geschehen, wenn durch den Wechsel der Bedingungen erzielt wird, dass die zuerst angestrebte Blütenbildung nicht realisirt wird, dass also anstatt der Blüten ein Laubspross ausgebildet wird.

Eine jede Anlage (Zelle oder Organ), die noch allseitig befähigt, also embryonal ist, mag als embryonale, allseitig befähigte, potentielle, indifferente<sup>2)</sup>,

1) Ebenso werden durch die ersten Theilungen in der befruchteten Eizelle die Bezirke definirt, aus denen sich Spross und Wurzel entwickeln. Die Zellen sind aber normal allseitig befähigt und es gelang sogar, aus einem Stücke des Embryoträgers von *Orobancha* eine ganze Pflanze zu erziehen (II, § 47). In gleichem Sinne ist die Markirung von bestimmten Bezirken durch die Zelltheilung z. B. in den von der keilförmigen Scheitelzelle abgeschnittenen Segmenten in dem Stämmchen der *Moose* etc. zu beurtheilen.

2) Durchaus im obigen Sinne hat *Vöchting* (*Organbildung* I, p. 240; II, p. 36; *Bot. Ztg.* 1893, p. 90) »indifferente Anlagen« benutzt und es ist nicht recht abzusehen, warum *Goebel* (*Flora* 1893, *Ergänzgsb.*, p. 212) gegen diesen Ausdruck polemisirt. Wenn freilich *Goebel* (*Organographie* 1898, I, p. 4), wie es scheint, annimmt, dass eine Anlage, wenn sie sichtbar hervorgetreten ist, immer auch in sich bestimmt characterisirt ist, so gilt dieses nachweislich nicht für alle Fälle. Uebrigens sind bei *Goebel* die

neutrale Anlage bezeichnet werden. Wenn aber der Anlage (dgl. der Zelle) ein bestimmter Character aufgedrängt, also im Vergleich zu dem embryonalen Zustand die potentielle Befähigung eingeengt ist, werden wir von characterisirten, specificirten, bestimmt determinirten, postembryonalen Anlagen (Zellen) reden, die im näheren als characterisirte Spross-, Blatt-, Wurzelanlagen bezeichnet werden können. Es ist ohne weiteres klar, dass die einer bestimmten Kategorie zugehörigen Anlagen unter sich gleichwerthig (äquipotentiell) sein können, dass sie ferner die Fähigkeit besitzen, sich innerhalb der Kategorie, also ohne Aufgabe des Characters eines Blattorganes u. s. w., je nach den dirigirenden Bedingungen in verschiedener Weise auszugestalten. Es liegt überhaupt im Wesen der Entwicklung, dass die Anlagen unter Formen- und Functionswechsel allmählich ihre besondere Gestaltung und functionellen Befähigungen gewinnen (II, § 2). Wenn wir in Anerkennung dieser Thatsache von einer realen Metamorphose reden, so ist damit natürlich der Complex der bewirkenden Factoren völlig unbestimmt gelassen. Ohnehin darf man nie vergessen, dass man an dem realen Geschehen die causalen Bedingungen nicht unmittelbar ablesen kann und dass formal gleiche Vorgänge auf verschiedene Weise erreicht werden können (I, Kap. I).

Unter allen Umständen ergibt sich alles physiologische Geschehen, ergibt sich somit auch der specifiche Entwicklungsgang als die festbestimmte und nothwendige Folge aus den gegebenen Bedingungen (Dispositionen). Diese Forderung ist in jedem Falle aufrecht zu halten, denn mystische Lebenskräfte oder sich verkörpernde Ideen (idealistische Metamorphose) kennt die exacte Wissenschaft nicht, wenn auch im Augenblick eine völlige causale Aufhellung des maassgebenden Complexes unmöglich ist (I, Kap. I). Demgemäss ist jede Veränderung, jede Abweichung in der normalen Ontogenese, sind alle Missbildungen und abnormen Reactionen und Gestaltungen ein untrügliches Zeugnis für eine entsprechende Veränderung in den maassgebenden Constellationen, gleichviel ob wir einen fassbaren äusseren oder inneren Anstoss angeben können, oder vorläufig genöthigt sind, eine Entgleisung aus unbekanntem inneren Ursachen anzunehmen.

Wie aber ein Klavier vermöge seines Baues dazu befähigt ist auch solche Harmonien und Disharmonien ertönen zu lassen, an die man bei seiner Construction nicht dachte, die auch bis dahin nie erklangen, vermag auch der Organismus vermöge seines Baues und seiner Eigenschaften, und der hierdurch bedingten Fähigkeiten, Reactionen auszuführen, die normal nicht eintreten, die sich vielleicht niemals in seinen Ahnen abspielten. Das würde ja der Fall sein, wenn auf einer Pflanze bestimmte Gallen durch ein eingeführtes Insect veranlasst werden, das bis dahin in dem Verbreitungsbezirk dieser Pflanze nicht existirte. Auch sind verschiedene Organismen in ausgezeichneter Weise befähigt, auf bestimmte chemische Präparate zu reagiren (II, § 30—32, 72—75, Kap. XIII, XIV), die in der Natur nicht vorkommen, die also den Ahnen niemals begegnen konnten.

In richtiger Würdigung aller dieser Thatsachen ist ohne weiteres klar, dass

---

potentielle Befähigung und die Einschränkungen dieser, also die reale Leistung in Folge von Determination nicht genügend auseinandergehalten.

z. B. eine Missbildung zwar einen sprechenden Beleg für die Reactions- und Compositionsfähigkeiten des Organismus abgiebt, dass man aber nicht ohne weiteres berechtigt ist, auf Grund der Missbildungen phylogenetische Schlussfolgerungen zu ziehen<sup>1)</sup>. Ebenso ergibt sich aus dem Gesagten, dass die Entwicklungsbestrebungen bei der derzeitigen Entstehung eines Blumenblattes in keinem Augenblick auf die Bildung eines Laubblattes hinzielen müssen, wenn man auch vom phylogenetischen Standpunct Grund hat, das Blumenblatt als ein metamorphosirtes Laubblatt anzusprechen. Fällt es doch Niemanden ein zu fordern, dass heute bei dem Aufbau einer Uhr die Gesammtheit der Operationen und Compositionen wiederholt werden, die in historischen Zeiten bei der allmählichen Gestaltung und Vervollkommnung der Uhr in Anwendung kamen. Ueberhaupt wird in phylogenetischen Betrachtungen häufig nicht beachtet, dass der Organismus, ebenso wie ein Mechanismus vermöge des realisirten Aufbaues unvermeidlich auch mit Eigenschaften und Fähigkeiten ausgestattet sein kann und ist, auf die es bei dem auf bestimmte Ziele und Zwecke gerichteten Aufbau gar nicht abgesehen war, die also während der phylogenetischen Ausgestaltung real nicht in Betracht kamen und in Anspruch genommen wurden. Es ist indess nicht meine Aufgabe, im näheren darzuthun, wie bei der Behandlung der hochwichtigen Probleme der Phylogenese die gesicherten physiologischen Grundzüge oft nicht gebührend berücksichtigt werden.

Wenn uns auch das allgemeine Wesen des Problems klar ist, so vermögen wir doch, wie schon betont wurde, nicht zu sagen, warum die Ontogenese der Pflanze, eines jeden Organes in der ganz bestimmten Weise verläuft und warum als Folge dieses selbstregulatorischen Waltens die Organe an bestimmten Orten, in gesetzmässiger Stellung erscheinen. Denn durch die Thatsache, dass z. B. in einer Wurzel die Nebenwurzeln erst nach Beginn der Gewebedifferencirung und in Abhängigkeit von der Lage der Leithündel angelegt werden, wird zunächst nur eine bestimmte Wechselbeziehung und zugleich die nächste Ursache für die gesetzmässige Stellung der Nebenwurzel angezeigt<sup>2)</sup>. Es liegt aber im Wesen der selbstregulatorischen Ontogenese, dass durch die derzeitige Thätigkeit der Platz und die Bedingungen für das Folgende geschaffen werden. Demgemäss werden auch am Sprosse die Blattanlagen in einiger Entfernung (Elodea etc.) oder nahe unter dem Vegetationspunct gebildet, der am Spross und an der Wurzel nicht selbst producirt, vielmehr da, wo es auf ununterbrochenes Wachsen abgesehen ist, sich selbst dann im embryonalen Zustand erhält, wenn man das angestrebte Wachsen durch einen Gipsverband mechanisch unmöglich macht<sup>3)</sup>.

Die Schaffung des Schauplatzes der Thätigkeit ist natürlich eine Voraussetzung für die Production von Sprossungen, die aber doch nur auftreten, insofern die

1) Es ist dieses auch von kritischen Forschern wiederholt hervorgehoben. Vgl. z. B. Goebel, *Vergl. Entwicklungsgesch. d. Pflanzenorgane* 1883, p. 124; *Organographie* 1898, I, p. 470; Sachs, *Flora* 1893, p. 233. — Mit obigem ist auch schon ausgesprochen, dass sehr wohl bei bestimmten Bedingungen Formationen (auch solche die man als Neubildungen bezeichnet) auftreten können, die dem Beobachter bis dahin nicht bekannt waren. Sowie auf dieses ist früher (II, p. 86) auch schon darauf hingewiesen, dass man keine scharfe Grenze zwischen normalen und pathologischen Vorgängen ziehen kann.

2) Ueber den Einfluss von Krümmungen vgl. II, § 37.

3) Pfeffer, *Druck- u. Arbeitsleistungen* 1893, p. 353. Im Gipsverband rückt die Gewebedifferencirung und damit die Production der Nebenwurzeln gegen die Spitze vor.

geeigneten Constellationen ihre Bildung veranlassen. Diese Determination stellt sich im Spross und in der Wurzel Hand in Hand mit der Thätigkeit des Vegetationspunctes und der Fortbildung der Zuwachselemente (II, § 2), also in selbstregulatorischer Weise ein, kann aber auch an diesen Organen ausfallen, wie das Fehlen der Nebenwurzeln an gewissen Wurzeln, das Unterbleiben der Blattbildung bei der Umwandlung einer Sprossanlage in eine Ranke oder in eine Wurzel beweist. Da aber die periodische Wiederholung dieser maassgebenden specifischen Determinationen von dem selbstregulatorischen Walten abhängt, so wird durch dieses auch bestimmt, ob die nächste Anlage in einiger Entfernung von der letzten Anlage (wie bei Seitenwurzeln) oder nahe bei dieser auftritt (wie bei den Blättern).

Uebrigens lehrt das Auftreten der Cotyledonen, dass (so gut wie z. B. die Seitenwurzeln) auch die Blätter ohne Präexistenz von Blattanlagen durch innere Ursachen, an bestimmten Orten und in gesetzmässiger Stellung ihren Ursprung nehmen. Es kann sich folglich nur darum handeln, ob und in wie weit da, wo die Blattanlagen dicht gedrängt zu stehen kommen, hierdurch die aus den übrigen Ursachen angestrebten Positionsverhältnisse 1) schon bei dem Auftreten oder 2) bei der Fortbildung der Blattanlagen modificirt werden. Damit ist also eine Specialfrage aufgeworfen, auf die wir nicht eingehen können, da wir einmal die speciellen Blattstellungsverhältnisse nicht zu behandeln haben und da zudem in den verschiedenen Arbeiten, die im Anschluss an Schwendener's Blattstellungstheorie entstanden, schon Widersprüche darüber bestehen, ob die Blattanlagen sogleich bei ihrer Entstehung in Contact treten oder nicht 1). Auch ist keine Einsicht in die Factoren gewonnen, durch welche Qualität und Ort der Neubildungen bestimmt werden, wenn man, wie es Schwendener von seinem Standpunct aus mit Recht thut, von den realisirten Anlagen ausgeht und die mechanischen Consequenzen darlegt, die sich aus der dichten Stellung, sowie aus dem ferneren Wachstum der Anlagen und des Tragsprosses ergeben.

Thatsächlich sind die jugendlichen Anlagen durch einen Druck leicht plastisch derformirbar (II, § 35). Ausserdem wird aber auch in das Auge zu fassen sein, dass durch den Contact, die Contactunterschiede u. s. w. regulirende Reizwirkungen zu Stande kommen können. Dass solches möglich ist, ergibt sich aus II, § 35—38, wo u. a. mitgetheilt ist, dass schon bei einem geringen Druckunterschied durch correlatives Walten die Production des Callus local unterdrückt und befördert wird. Ausserdem ist bereits berichtet (II, § 35), dass eine Anlage, deren Entstehung angestrebt wird, auch unter Ueberwindung eines ansehnlichen Widerstandes in das Leben tritt. Ich kann aus eigener Erfahrung hinzufügen, dass dieses auch für die Blattanlagen gilt. Uebrigens hat schon Hofmeister<sup>2)</sup> die Vermuthung ausgesprochen, dass die producirende Thätigkeit der Sprossspitze nicht wesentlich durch diejenigen Druckzustände beeinflusst werden dürfte, die normalerweise in der Knospe herrschen.

Jedenfalls sind die mechanischen Druckverhältnisse nicht die Ursache, dass an einer Stengelranke die Blattbildung unterbleibt, oder dass an anderen Sprossen Blattanlagen entstehen und je nach Umständen als Laub-, Blumen-, Staubblatt etc.,

1) S. Schwendener, *Mechan. Theorie d. Blattstellungen* 1878; *Sitzungsb. d. Berlin. Akad.* 1894, p. 979; 1893, p. 463; 1899, p. 50; 1900, p. 4042; Vöchting, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1898, Bd. 34, p. 434; A. Weise, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1897, Bd. 34, p. 456 u. in Goebel's *Organographie* 1898, I, p. 64; K. Schumann, *Morphol. Studien* 1899, p. 314; L. Jost, *Bot. Ztg.* 1899, p. 193; W. Arnoldi, *Flora* 1900, p. 440. [Winkler, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1904, Bd. 36, p. 4.]

2) Hofmeister, *Allgem. Morphol.* 1863, p. 639.

also in specifischer Form ausgebildet werden. Ebenso müssen innere regulatorische Vorgänge es bewirken, dass mit der Zeit Blüthensprosse mit besonderer Blattstellung ihren Ursprung nehmen. Wenn aber bei einem Cacteen spross, dann, wenn er dreikantig wird, die Blattstellung aus der  $\frac{1}{2}$ - in die  $\frac{1}{3}$ -Stellung übergeht<sup>1)</sup>, so ist das bis zu einem gewissen Grade ein analoges Verhalten wie bei einer Wurzel, bei der die Zahl der Nebenwurzelreihen durch die Zahl der Leitbündel in der Mutterwurzel bedingt ist. Diese und andere Beispiele lehren zugleich, dass eine regelmässige und gesetzmässige Anordnung der Seitensprossungen auch dann möglich ist, wenn die Organe nie in Contact treten. Aus der zweckentsprechenden Anordnung ergeben sich aber allgemein nicht die Ursachen des Geschehens (I, § 2). Wenn also Blattanlagen da auftreten, wo am meisten Platz ist oder der äussere Widerstand am geringsten ist, so folgt daraus nicht, dass ein rein mechanischer Effect vorliegt, da derselbe Erfolg auch durch eine regulatorische Lenkung erzielbar ist, in der möglicherweise durch die Druckverhältnisse etc. regulirende Reize ausgelöst werden.

## § 42. Fortsetzung.

Aus der Thatsache, dass die formative Leistung durch die besondere Art der Wechselwirkungen (der Determination) in verschiedene Bahnen gelenkt wird, folgt, dass schon in den allseitig befähigten embryonalen Zellen je nach Ort und Lage ebenso gut ein bestimmter labiler Inductions Zustand (eine verschiedene Stimmung) besteht, wie in den einzelnen Zellen eines Asomatophyten, wenn sich diese in verschiedenen Culturbedingungen befinden. Auch wurde bereits hervorgehoben (II, § 41), dass die embryonalen Zellen eines Gewebes, sowie eines einzelligen Organismus besondere äussere oder innere Gestaltungen annehmen können, ohne dadurch ihre Gesamtbefähigung, also den Kern der erblichen Eigenschaften einzubüssen. Diese erhalten sich also auch dann, wenn Wachstum und Vermehrung in etwas verschiedener Weise verlaufen, und wir hörten u. a. bereits, dass die Eigenschaften einer Spirogyra durch fortgesetzte amitotische Theilung nicht modificirt werden (II, § 42). Auch kann die Totalbefähigung ebensowohl in einer äqualen, als auch (z. B. bei der Abschnürung gewisser Conidien) in einer inäqualen Theilung erhalten werden. (Vgl. auch II, Kap. III.)

Die Metamorphose, durch welche die in erbgleicher Theilung entstandenen (also allseitig befähigten) Zellen, theilweise unter Verlust der Gesamtbefähigung, theilweise sogar unter Einbusse des Lebens ihren Aufgaben im Dienste des Ganzen zugeführt und angepasst werden (I, § 6), kann langsam, aber auch so schnell verlaufen, dass der typisch embryonale Zustand sogleich nach der Theilung verloren geht. Tritt aber die Theilung erst ein, nachdem, wie es ja factisch vorkommt (I, § 10), im Protoplasten eine Differencirung und Arbeitstheilung hergestellt ist, so kann auf diese Weise eine erbungleiche Theilung vorbereitet und vollbracht werden. Eine solche wird in der That ausgeführt, wenn ein kern-

1) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 26, p. 484. — Andere Angaben über Aenderung der Blattstellung ausser in den in Anmerkung 1 (p. 173) citirten Schriften z. B. bei Kny, Ber. d. Bot. Gesellsch. 1898, p. 60; A. Weise, ebenda 1899, p. 343; Correns, Festschrift für Schwendener 1899, p. 395.



freies Stück abgetrennt wird, wie das bei Spirogyra und anderen Pflanzen in Folge von bestimmten Eingriffen geschieht<sup>1)</sup>, in gewissen Fällen aber auch unter normalen Verhältnissen vorkommen dürfte. Während in diesem Falle der Verlust der Totalbefähigung durch den Mangel des Kernes in unzweifelhafter Weise angezeigt wird (I, § 9), vermag man bei dem Vorhandensein des Kernes gewöhnlich nicht nach dem mikroskopischen Bilde zu beurtheilen, ob dem Protoplasten die volle potentielle embryonale Befähigung innewohnt oder abgeht. Eine empirische Entscheidung stösst aber, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, oft auf Schwierigkeiten. Da zudem die Einschränkung (Specification) wie auch eine Desorganisation des Kernes sogleich nach dem Abtrennen eingetreten sein kann, so vermögen wir unter Umständen nicht zu sagen, ob die Specification schon durch die erbungleiche Theilung oder erst nach der erbgleichen Theilung hergestellt wurde.

Wie aber auch die Reducirung der Totalbefähigung erreicht sein mag, jedenfalls vermögen die wachstumsfähigen specificirten Zellen, innerhalb des Umfanges ihrer Befähigungen, ebenso gut formative Operationen und Reactionen auszuführen, wie die allseitig befähigten Zellen, deren Actions- und Reactionskreis ebenfalls durch die vorliegenden determinirenden Bedingungen beschränkt wird. Das Pollenkorn, das einen langen Pollenschlauch treibt, ist ein schönes Beispiel dafür, dass eine isolirte specificirte Zelle ein ausgiebiges Wachstum ausführt<sup>2)</sup>. Innerhalb der Gewebe würde aber, lebendige Continuität mit einer kernhaltigen Zelle vorausgesetzt, sogar ein kernfreier Protoplast wachsen können<sup>3)</sup>. Ein weiteres Beispiel für ein dauerndes Spitzenwachstum einer bestimmt characterisirten Zelle liegt in den Milchzellen der Euphorbiaceen vor (II, § 43), denen nach den bisherigen Erfahrungen ein specificirter Character zukommt<sup>4)</sup>. Einen solchen besitzen möglicherweise auch einzelne Meristeme, denen eine eng begrenzte Aufgabe zufällt. Indess lassen die bisherigen Erfahrungen eher vermuthen, dass z. B. die Zellen des phellogenen Meristems, wenigstens in bestimmten Fällen, die potentielle Gesamtbefähigung in sich tragen.

Da es bei der Pflanze gerade darauf abgesehen ist, dem Spross, der Wurzel u. s. w. die Fähigkeit zu erhalten, fehlende Organe und das Ganze zu reproduciren (II, § 47), so ist es nothwendig, dass die führenden Meristeme der verschiedenen Organe die Gesamtbefähigung besitzen. In Folge des Verlustes dieser reproductiven Fähigkeit mit der höheren Differencirung ist es bei

1) J. Gerassimoff, Ueber die kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten 1896; Ueber ein Verfahren, kernlose Zellen zu erhalten 1896 (Sep. a. Bullet. d. l. Soc. Imp. d. Naturalist. d. Moscou); Ch. O. Townsend, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 484.

2) Durch künstliche Ernährung konnte ich zwar ein ziemlich ausgiebiges, doch immer nur ein begrenztes Wachstum gewisser Pollenschläuche erzielen. Jedoch kann deshalb noch nicht die Möglichkeit abgewiesen werden, dass entweder die specificirte Zelle eines Pollenschlauches in dieser besonderen Entwicklungsform sich erhalten lässt oder dass ein Pollenkorn typisch embryonal ist und unter Umständen zur Reproduction einer ganzen Pflanze gebracht werden kann.

3) Vgl. Townsend, l. c. u. dieses Buch I, § 9; II, Kap. III.

4) Die Milchzellen verhalten sich im normalen Entwicklungsgang (analog wie das Blutgefässsystem in der Ontogenese der Thiere) wie ein System, das sich selbständig und selbstthätig fortbildet. Jedoch schlummert factisch in jeder Meristemzelle, die den Gesamtorganismus zu reproduciren vermag, auch die Fähigkeit, nöthigenfalls in der Ontogenese eine Milchzelle zu liefern.

den höheren Thieren nicht mehr möglich, direct zu prüfen, ob die Meristeme, die unter normalen Verhältnissen einseitig arbeiten, potentiell die Gesamtbefähigung in sich tragen, also bedingungsweise den ganzen Organismus reproduciren können. Ohne einen solchen (directen oder indirecten) Nachweis werden immer Zweifel bestehen bleiben, da man einer Zelle ihre Eigenschaften und Befähigungen nicht direct ansehen kann. Denn das Pollenkorn, sowie die ohne Befruchtung nicht fortbildungsfähige Eizelle lassen dem Beschauer nicht erkennen, dass ihre Fähigkeiten beschränkt sind. Andererseits ist schon in II, § 44 hervorgehoben, dass allseitig befähigte (typisch embryonale) Zellen ohne den Verlust dieser Fähigkeit weitgehende Aenderungen der äusseren Gestalt und des inneren Baues zulassen und durchaus das Ansehen und bedingungsweise das Verhalten von somatischen Zellen annehmen können. So lange aber die Zelle aus sich, sei es direct oder erst nach Vorarbeiten und Ueberwindung von Hemmnissen und Schwierigkeiten den Gesamtorganismus zu erzeugen vermag, ist potentiell auch die Gesamtbefähigung, also das gesammte unerlässliche Idioplasma (Keimplasma, Erbmasse) in ihr vorhanden. Jedoch ist es möglich, dass dieses Keimplasma (d. h. der allseitig befähigte Protoplast) durch einseitige Ausbildung einzelner Fähigkeiten (der Organe und der Organelemente), durch Plasmaproducte sowie durch andere Beigaben und Verschiebungen in den zulässigen (reparablen) Grenzen verstellt oder so lange inactivirt ist, bis durch die Veränderung der Bedingungen eine auf das Erwachen und die Wiederherstellung hinarbeitende Thätigkeit erweckt wird.

Zur Entfaltung der Thätigkeiten und der Fähigkeiten bedarf es immer bestimmter Bedingungen. Wir haben auch bereits gehört, dass nicht selten neben den formalen Bedingungen besondere äussere Reizwirkungen nothwendig sind, um den Ruhezustand aufzuheben, gleichviel ob dieser selbstregulatorisch oder durch eine Aussenbedingung hergestellt war, durch deren Beseitigung dann der auslösende Reiz erzielt wird (II, Kap. VI). Ein solches selbstregulatorisches Walten tritt uns z. B. darin entgegen, dass Sporen, Samen und andere Fortpflanzungsmittel erst nach einer gewissen Ruhezeit keimen, dass alljährlich in vielen Pflanzen selbstthätig eine Winterruhe hergestellt und wieder aufgehoben wird (II, § 59). Während in diesen Fällen die gesammte Wachsthumsthätigkeit sistirt (oder stark reducirt) ist, wird durch das correlative Wirken in dem wachsthumsthätigen Organismus einzelnen Zellen und Organen zeitweilig oder auf die Dauer ein Wachsthumstillstand aufgedrängt, der naturgemäss durch die Beseitigung dieser correlativen Hemmung aufgehoben wird (II, § 45, 46). Ein solches Erwecken der Thätigkeit wird z. B. durch Chloroformiren in der winterlichen Ruhezeit (II, § 60) und ferner durch bestimmte Reize in gewissen Sporen, Samen u. s. w. erzielt, die ohne solche Reize dauernd inactiv bleiben. Das ist z. B. der Fall bei den Sporen der Farne, die ohne die Reizwirkung des Lichtes oder einer Temperaturerhöhung (II, p. 405), bei den Sporen vieler Pilze und bei einigen Samen, die ohne besondere chemische Reize nicht keimen (II, p. 429). Da diese Anregung (auch in der einzelnen Zelle) zu Stande kommt, ohne dass lebendige Substanz und ohne dass ein Nährstoff hinzutritt, so ist damit erwiesen, dass in der Zelle 1) das gesammte Keimplasma und 2) eine für den Beginn der Entwicklung ausreichende Menge von Nahrung vorhanden sind, dass also in der einzelnen Zelle allein durch die besonderen inneren Bedingungen

(Anordnungen und Verschiebungen) der Ruhezustand hergestellt und wieder aufgehoben wird. Es ist dieses, wie schon II, § 30 betont wurde, auch dann der Fall, wenn die Reizwirkung in zweckentsprechender Weise von einem Nährstoff oder von einigen Nährstoffen ausgeht, die in Folge der erweckten Thätigkeit in den Stoffwechsel gerissen werden. Jedoch ist es auch möglich, dass in einem anderen Falle die Wachsthumshemmung durch den Nahrungsmangel verursacht wird.

Weil die potentielle Befähigung immer nur bedingungsweise zur Geltung kommt, so folgt auch aus der Befruchtungsbedürftigkeit der Eizelle noch nicht, dass in ihr nicht das complete Idioplasma vereint ist. Denn das Ziel, die Selbstentwicklung zu verhindern, kann schon durch eine entsprechende Inactivirung, allerdings aber auch durch das Fehlen eines der nothwendigen Protoplasmaorgane (I, § 9) bedingt sein, dessen Zufuhr durch die Befruchtungsmasse dann nothwendig ist, um das Keimplasma zu completiren und die Totalbefähigung herzustellen. Letztere ist aber in denjenigen Sexualzellen vorhanden, die sich von selbst oder in Folge eines äusseren (nicht vitalen) Reizes entwickeln. Dürfen wir solche Erfahrungen auch nicht generalisiren, so besteht doch einige Wahrscheinlichkeit, dass viele Eizellen die potentielle Gesamtbefähigung in sich tragen und dass es deshalb noch in vielen Fällen gelingen wird, durch die geeigneten Einwirkungen eine parthenogenetische Entwicklung zu veranlassen.

Man wird somit bei der Befruchtung die die Fortbildung anregende Wirkung und die Vereinigung der beiden Protoplasten unterscheiden müssen, Vorgänge, die (ebenso wie derselbe Körper zugleich Reiz- und Nährstoff sein kann) auf demselben Anstoss basiren, aber auch separirte Reactionen vorstellen können, die von verschiedenen Theilen des Gemisches abhängen, das mit der befruchtenden Plasmamasse eingeführt wird. Es ist deshalb möglich, dass sich die beiden Operationen separiren lassen, dass z. B. die Anregung der Fortbildung (wie in manchen anderen Fällen) von einem bestimmten Stoffe ausgeht, der sich von der lebendigen Befruchtungsmasse trennen lässt. In dieser Hinsicht sind freilich noch nicht die Versuche von H. Winkler<sup>1)</sup> entscheidend, der durch den wässrigen Auszug des Spermas des Seeigels eine gewisse Fortentwicklung des Eies verursachen konnte, eine Reizwirkung, die J. Loeb<sup>2)</sup> erzielte, indem er die Seeigeleier eine gewisse Zeit mit einer Lösung von Chlormagnesium behandelte.

Es ist nicht unsere Absicht und Aufgabe, auf die Sexualität einzugehen (I, § 2), bei der es sich im Grunde genommen um eine Verwendung der physiologischen Befähigungen und Vorgänge (über Plasmaverschmelzungen vgl. II, Kap. XV) für bestimmte Ziele und Zwecke handelt. Ohne ein näheres Eingehen auf die

1) H. Winkler, Ueber die Furchung unbefruchteter Eier etc. Sep. aus Nachr. d. Ges. d. Wissensch. z. Göttingen 1900, Heft 2. An dieser Stelle sind auch anderweitige Erfahrungen über die Anregung einer gewissen Fortbildung in der unbefruchteten Eizelle citirt.

2) J. Loeb, Americ. Journal of Physiol. 1899, Bd. 3, p. 437, 434. [Nach Loeb (Americ. Journal of Physiol. 1900, Bd. 4, p. 478 u. 430) wird Parthenogenesis in bestimmten Echinodermeneiern schon durch die zeitweise gesteigerte osmotische Leistung der umgebenden Flüssigkeit veranlasst.]

Parthenogenesis sei deshalb auch nur kurz auf die Versuche Nathansohn's<sup>1)</sup> mit *Marsilia* hingewiesen. Nach diesem Forscher geht aus der Eizelle von *Marsilia vestita* bei ca. 18 C. nur nach der Befruchtung ein Embryo hervor, während bei 35 C. eine gewisse Zahl der Eizellen zu parthenogenetischer Entwicklung angeregt wird. Letztere wird bei 18 C. von der Mehrzahl der Eizellen der *Marsilia Drummondii* ausgeführt, die jedoch insofern eine Annäherung an *Marsilia vestita* zeigt, als sich mit der Erniedrigung der Temperatur, bei 9 C., eine geringere Anzahl parthenogenetisch entwickelt. Die individuellen Differenzen deuten darauf hin, dass die parthenogenetische Befähigung durch die vorausgegangenen Culturbedingungen der Pflanze, den Reifegrad der Samen u. s. w. beeinflusst wird.

Aus der Gesamtheit der Erfahrungen geht hervor, dass die Anregung oder die Hemmung der Wachstumsthätigkeit in sexuellen und asexuellen Zellen nicht nur durch chemische Reize verursacht wird, und dass es sich bei chemischen Reizen zwar immer um stoffliche Qualitäten, aber, wie schon die enzymatischen (katalytischen) Wirkungen lehren, durchaus nicht immer um die Wirkung von dissociirten Körpern (Ionen) handelt (vgl. II, § 75). Ebenso ist klar, dass die Befruchtung von einer einfachen chemischen Reizwirkung, mit der sie J. Loeb (l. c.) identificiren möchte, schon darin verschieden ist, dass sich durch die Vereinigung von zwei Protoplasten ein einheitlicher Organismus bildet, der auf diese Weise, wie es die Bastardirung lehrt, neue und bleibende Eigenschaften gewinnen kann.

Da die volle embryonale Befähigung sich mit Sicherheit nur aus der Reproductionsthätigkeit ergibt, deren Zustandekommen durch die verschiedensten Ursachen verhindert werden kann, so vermögen wir auch nicht mit Sicherheit in einem Gewebe diejenigen Zellen zu bezeichnen, in denen real die Totalbefähigung schlummert. Diese wird nach den empirischen Erfahrungen bei manchen Moosen in allen Zellen und vielfach bei höheren Pflanzen in einzelnen Zellen conservirt, die den Character von Dauerzellen annehmen (II, § 47). Es ist aber wohl möglich, dass der Protoplast in vielen anderen Zellen die potentielle Totalbefähigung bewahrt und dass vielleicht öfters durch die Umkleidung mit einer nicht mehr wachstumsfähigen Zellhaut (vgl. II, p. 36) die Ausübung der reproductiven Befähigung des Protoplasten unmöglich gemacht wird.

In den Geweben kommen immer die Wechselwirkungen mit den übrigen Zellen in Betracht, und möglicherweise wird hierbei in einzelnen Fällen durch den Austausch lebendiger Elemente zwischen den Protoplasten die volle embryonale Befähigung aufgehoben oder wieder hergestellt (vgl. II, § 53). Leider ist es bei Gewebepflanzen bis dahin nicht gelungen, eine isolirte embryonale Zelle (oder Organanlage) zur Weiterentwicklung zu bringen und auf diese Weise verschiedene wichtige Fragen zu entscheiden. (Ueber die nur vegetative Erhaltung gewisser Varietäten siehe II, Kap. VIII; über die Polarität der Urmeristemzellen vgl. II, § 44.) Aus diesem negativen Resultate ist aber kein bestimmter Schluss zu ziehen, da es z. B. ebenso noch nicht gelungen ist, verschiedene in mutualistischer oder antagonistischer Symbiose lebende Organismen oder die aus dem Embryosack befreite, befruchtete Eizelle, also Zellen, im isolirten Zustand zu cultiviren, die ohne Frage das complete Keimplasma in sich tragen und nach Entwicklung streben (vgl. I, § 64).

1) A. Nathansohn, Ber. d. Bot. Ges. 1900, p. 99. In dieser Arbeit ist die Lit. über Parthenogenesis im Pflanzenreich zu finden. Vgl. ferner Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 189.

Hervorgehoben wurde schon, dass man aus dem Aussehen des Protoplasten, sowie aus den normalen und abnormen formativen Vorgängen bei dem Wachstum und bei der Zelltheilung nicht auf die reproductive Fähigkeit oder Unfähigkeit schliessen kann. So wird die ungerechtfertigte Annahme verschiedener Autoren, dass durch die amitotische Kerntheilung die Unfähigkeit zur Reproduction angezeigt werde, einfach durch die Thatsache widerlegt, dass unter bestimmten Bedingungen die directe Kerntheilung die normale Theilungsweise typisch embryonaler Zellen wird (vgl. II, p. 48 und die hier citirte Lit.). So gut wie aber nicht alle Zellen, die unter karyokinetischer Theilung entstanden, den embryonalen Zustand besitzen, kann natürlich auch Amitose und reproductive Unfähigkeit zusammenfallen. Das ist nach unseren derzeitigen Erfahrungen bei *Chara* der Fall, bei der die karyokinetisch sich theilenden Zellen des Nodiums, aber nicht die des amitotisch sich theilenden Internodiums die Pflanze reproduciren können<sup>1)</sup>. Uebrigens ist nicht zu vergessen, dass bei den höheren Pflanzen öfters die Nodien ein bevorzugtes Reproductionsvermögen besitzen und dass dieses bei manchen Pflanzen trotz des Vorhandenseins typisch embryonaler Zellen sehr beschränkt ist.

Bei den Pflanzen tritt überaus deutlich hervor, dass den Ausgangspunct immer allseitig befähigte Zellen bilden, die sich je nach den obwaltenden Bedingungen specifisch gestalten, in denen ferner der Protoplast und in diesem das Idioplasma (Erbmasse, Keimplasma) je nach Umständen früher oder später, ferner reparabel (labil) oder irreparabel (stabil) modificirt werden. In der Botanik hat desshalb auch nicht die dualistische Ansicht von Weismann Beifall gefunden, die zwei besondere Plasmamassen annimmt, von denen die eine speciell die Erbmasse zu erhalten, die andere das Wachstum und die übrigen vegetativen Leistungen zu vollbringen hat<sup>2)</sup>.

Die Erfahrungen auf botanischem Gebiete ermöglichten bereits in der I. Aufl. dieses Buches (Bd. II, p. 160 ff.), ganz generell (für Meristeme und für Keimzellen) die fundamentalen Principien zu entwickeln, die diesmal weiter ausgemalt und illustriert sind (vgl. auch diesen Bd. II, p. 3). Inzwischen war auf zoologischem Gebiete besonders die Entwicklungsphysiologie der Eizelle Gegenstand zahlreicher Studien, welche zugleich zu lebhaften Controversen führten, die allerdings zum guten Theil daraus entsprungen sind, dass bei der Interpretation von bestimmten Theorien ausgegangen wurde und dass öfters eine Einzelerfahrung zu weitgehend generalisirt wurde<sup>3)</sup>. Fasst man nur die Thatsachen und das Wesen der Sache in das Auge, lässt man also alle Theorien und die mit diesen verketteten zahlreichen Kunstausrücke und Definitionen bei Seite, so stimmen auch die zoologischen Forscher darin überein, dass die embryonalen Zellen eines Organismus je nach der Lage und den Gesamtbedingungen in spezifischer Weise determinirt (inducirt) und ausgebildet werden. Die Differenzpuncte liegen also in der Interpretation der Thatsachen und beziehen sich zum Theil auf die Frage, ob die Zelle (oder der Zellcomplex), die im intacten Organismus und bei bestimmten Bedingungen stets in ganz bestimmter Weise ausgebildet wird, schon frühzeitig oder erst

1) B. Debski, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1898, Bd. 32, p. 636; Hegler, *Bot. Centralbl.* 1895, Bd. 64, p. 203; Strasburger, *Histologische Beiträge* 1893, Heft 3, p. 99; J. Richter, *Flora* 1894, p. 417.

2) Vgl. Bd. I, p. 49 sowie O. Hertwig, *Die Zelle u. d. Gewebe* 1898, II, p. 58 u. die hier citirte Lit.

3) Vgl. O. Hertwig, l. c. 1898, p. 58, 212; *Zeit- und Streitfragen d. Biologie* 1897, Heft 2; W. Roux, *Programm u. Forschungsmethoden d. Entwicklungsmechanik* 1897; H. Driesch, *Analyt. Theorie d. organ. Entwicklung* 1894, *Resultate u. Probleme d. Entwicklungsphysiol. d. Thiere* 1898 (Sep. a. *Ergeb. d. Anatom. u. Entwicklungsgesch.*, herausgeb. von Merkel u. Bonnet, Bd. 8 u. die an diesen Stellen cit. Lit.

späterhin einseitig determinirt (specificirt, characterisirt) wird, oder längere Zeit die Totalfähigkeit bewahrt. Da aber in dieser Hinsicht sich sogar die aneinandertossenden Zellen sehr verschieden verhalten können, so handelt es sich hierbei nicht um eine principielle Differenz, sondern um eine zeitlich (quantitativ) verschiedene Ausführung der bezüglichen Operationen. Eine Entscheidung ist aber im allgemeinen leichter bei Pflanzen zu treffen, da die meisten thierischen Zellen nicht in solchem Maasse befähigt sind, aus sich einen ganzen Organismus zu reproduciren (II, 175). In den Discussionen sind zudem nicht immer in genügendem Maasse die Consequenzen beachtet, die sich als nothwendige Folgen einer labilen Induction ergeben, die je nach Umständen ganz oder auch gar nicht, leicht und direct oder auch nur mit Hilfe einer Uebergangsreaction eliminirbar ist (II, § 41). Bei der Interpretation der Regeneration (II, § 47) ist ferner zu beachten, dass stets der Erfolg eines correlativen Wirkens vorliegt, das nicht schlechthin die gesammte Befähigung der isolirten Zelle anzeigt. Demgemäss ist, wie die ausgezeichnete reproductive Thätigkeit der Pflanze lehrt (II, § 47), mit der allseitigen Befähigung der Zellen eines Gewebes noch nicht eine Regenerationsthätigkeit verknüpft. Obgleich nun factisch in den einzelnen Fällen eine quantitativ und auch qualitativ verschiedene Combination von Factoren maassgebend und thätig ist, so steht doch nichts im Wege, zur Kennzeichnung der Thatsache, dass eine Zelle (Zellcomplex, Anlage) unter den bestimmten Bedingungen eine ganz bestimmte morphologische und functionelle Ausgestaltung und Ausbildung ausführt und erreicht, von organbildenden Keimbirken (His) oder von Mosalkarbeit (Roux) zu reden.

### § 43. Induction von Dorsiventralität.

Hat die allgemeine Physiologie auch nur die Fundamente darzulegen, so dürfte es doch zweckmässig sein, zur Erläuterung des Gesagten einige weitere Beispiele vorzuführen. Namentlich lehren die Erfahrungen über die Entstehung der morphologischen und anatomischen Dorsiventralität sehr schön, dass derartige Erfolge theilweise durch äussere, theilweise durch innere Bedingungen, und zwar sowohl durch stabile, als auch durch labile Induction erzielt werden (II, p. 167)<sup>1)</sup>. Eine aitionome Dorsiventralität, die natürlich mit dem Auswachsen fixirt ist, liegt in allen den zahlreichen Fällen vor, in welchen durch eine bestimmt gerichtete (orientirende) Aussenwirkung die Production, oder die Ausbildung von Wurzeln, Sprossen, Haaren etc., oder der anatomische Bau auf den gegenüberliegenden Flanken in irgend einer Weise verschieden ausfallen. Wir haben bereits gehört, dass derartige Effecte besonders oft durch die orientirende Reizwirkung von Licht (II, p. 107) und Schwerkraft (II, p. 124), aber auch durch Contactreize, traumatische Reize u. s. w., sowie durch rein mechanische Hemmungen verursacht werden (II, § 35—39), also z. B. auch dann zu Stande kommen, wenn ein reactionsfähiges Organ durch autonome oder durch aitionome Richtungsbewegungen (II, Kap. XIII) in eine Lage gebracht wird, in welcher die orientirenden Reizwirkungen von Licht, Schwerkraft etc. zur Geltung kommen. Uebrigens wird den radiären Sprossen z. B. auch dann ein dorsiventraler Typus aufgedrängt, wenn an den plagiotropen Organen durch Orientirungsreize eine zweizeilige Blattstellung herbeigeführt wird. Natürlich kann umgekehrt aus einem

1) Morphologische Thatsachen bei Goebel, Organographie 1898, I, p. 53.

dorsiventralen ein radiäres Organ hervorgehen. Das geschieht z. B., wenn der Spross einer dorsiventralen Selaginella in den Sporangiumstand übergeht oder wenn sich bei dem sympodialen Aufbau einer Ulme etc. aus der dorsiventral angelegten Seitenknospe ein radiärer Hauptspross entwickelt<sup>1)</sup>. Ferner können durch diffuse (allseitige) Reize, so gut wie neue formative Thätigkeiten, dorsiventralside Ausbildungen veranlasst oder auch, wie es der Vergleich von etiolirten Blättern und Flachsprossen u. s. w. (II, § 24) lehrt, dorsiventralside Anlagen fortgebildet und deutlicher werden. Ohnehin ist nicht zu vergessen, dass die physiologische Dorsiventralität nicht von einer sichtbaren morphologischen oder anatomischen Differenz begleitet sein muss (II, p. 83).

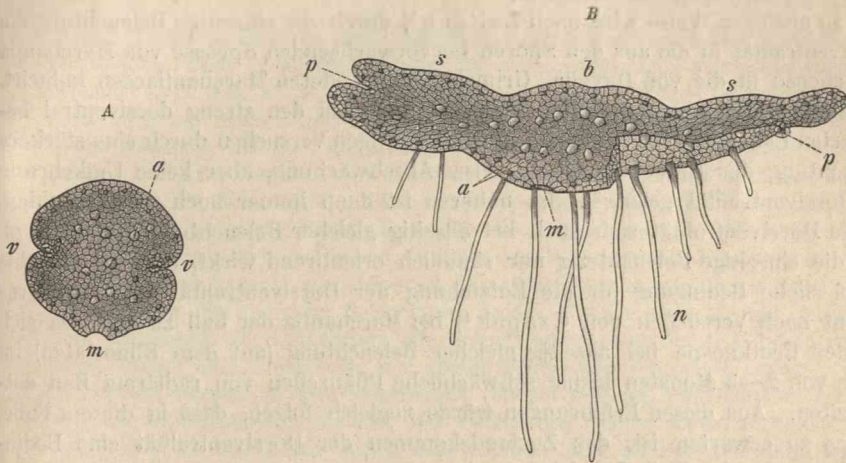


Fig. 24. A Brutknospe von *Marchantia polymorpha* mit den beiden Vegetationspunkten in den Buchten bei *v*. — B Aus den Vegetationspunkten (*v* in A) der Brutknospe *b* haben sich auf Wasser die Sprosse *s* mit den fortarbeitenden Vegetationspunkten *p* entwickelt. *a* die Zellen, die auf der Unterseite zu Rhizoïden *n* ausgewachsen sind; *m* die Abbruchsstelle des Stieles der Brutknospe. Vergrössert.

Ein schönes Beispiel für eine aitionome und fortwirkende Induction ist *Marchantia polymorpha*<sup>2)</sup>. Die sehr ausgebildete Dorsiventralität (Fig. 24 B) lässt sich an dem Thallus dieser Pflanze nicht umkehren, weil das an sich isolaterale Urmeristem des Vegetationspunctes (Fig. 24 B bei *p*) in bestimmter Weise durch den dorsiventralen Thallus determinirt und dirigirt wird. Diese

1) Vgl. z. B. Goebel, l. c. p. 38.

2) Näheres Pfeffer, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1874, Bd. 4, p. 77. Die Verhältnisse wurden theilweise von Mirbel (Mém. d. l'Academ. d. Scienc. d. l'institut de France 1835, Bd. 43, p. 337) erkannt, der aber z. B. übersah, dass den Brutknospen selbst keine Dorsiventralität inducirt wird und der auch die maassgebenden inneren Factoren nicht präcisirte. Vgl. auch Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Inst. zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 528. — Ueber die Bedeutung des Lichts für das Auswachsen der Brutknospen u. für die Keimung der Sporen sowie über Etiolement siehe II, § 24. — Dass sich *Lunularia* ebenso verhält wie *Marchantia*, constatirten Leitgeb, Bot. Ztg. 1872, p. 766; Kny, Die Entwicklung d. Packeriaceen 1875, p. 42, Sep. a. Nova acta d. Leopoldin. Academ. Bd. 37; Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 378.

Induction muss von dem unmittelbar anstossenden dorsiventralen Gewebe ausgehen, da sie an dem kleinsten abgetrennten Stück fort dauert und auch dann zur Geltung kommt, wenn an einem sehr kleinen Thallusstück<sup>1)</sup> eine oder einige Zellen zu einem Spross auswachsen. Dieser inneren Induction sind aber die Vegetationspunkte entzogen, die sich in den beiden Buchten der an sich isolateralen Brutknospe finden (Fig. 24 A v). In der That sind diese Vegetationspunkte isolateral, wie sich daraus ergibt, dass immer diejenige Seite zur morphologischen Oberseite wird, die während des Auswachsens relativ am stärksten beleuchtet ist. Durch diese orientirende Wirkung ist schon 2—3 Tage nach der Aussaat und noch ehe in dem kleinen Spross eine anatomische Differencirung deutlich hervor getreten ist, die nunmehr fortwirkende (inhärente) Dorsiventralität unverrückbar bestimmt.

In analoger Weise wird nach Leitgeb<sup>2)</sup> durch die einseitige Beleuchtung die Dorsiventralität in die aus den Sporen hervorwachsenden Sprosse von *Marchantia* und ebenso in die von *Duvalia*, *Grimaldia* und anderen *Marchantiaceen* inducirt. Aehnliche Beziehungen bestehen vielleicht auch bei den streng dorsiventral belüfteten Lebermoosen, bei denen in den bisherigen Versuchen durch eine stärkere Beleuchtung der Unterseite eine gewisse Abschwächung, aber keine Umkehrung der Dorsiventralität gelang<sup>3)</sup>. Im näheren ist dann immer noch zu entscheiden, ob die Dorsiventralität sich auch bei allseitig gleicher Beleuchtung ausbildet, ob also die einseitige Beleuchtung nur räumlich orientirend wirkt, oder ob sie eine unerlässliche Bedingung für die Entstehung der Dorsiventralität ist. Letzteres scheint nach Versuchen von Czapek<sup>4)</sup> bei *Marchantia* der Fall zu sein, da sich aus der Brutknospe bei allseitig gleicher Beleuchtung (auf dem Klinostaten) im Laufe von 2—3 Monaten kleine schwächliche Pflänzchen von radiärem Bau entwickelten. Aus diesen Erfahrungen würde zugleich folgen, dass in diesem Falle, wie es zu erwarten ist, das Zustandekommen der Dorsiventralität eine Bedingung für eine kräftige Entwicklung ist.

Dagegen ist die ausgezeichnete Dorsiventralität des Prothalliums der Farnkräuter die Folge einer localen Induction durch einseitige Beleuchtung. Denn die Thatsache, dass die Rhizoiden und die Sexualorgane an den Zuwachsstücken auf der anderen Seite erscheinen, dass die Dorsiventralität also umgekehrt wird, wenn man die auf Wasser schwimmenden Prothallien von unten beleuchtet, beweist, dass das schon differencirte Gewebe keinen entscheidenden determinirenden Einfluss auf den Neuzuwachs ausübt<sup>5)</sup>. Damit ist nicht ein gewisser

1) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 378. Vgl. auch II, § 47.

2) Leitgeb, Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Licht 1876, Sep. aus Sitzungsber. d. Wien. Akad. Bd. 74, Abth. 1. — Vgl. auch Goebel, Organographie 1898, I, p. 205.

3) Pfeffer, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1871, Bd. I, p. 94.

4) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 264.

5) Leitgeb, Flora 1877, p. 174; 1879, [p. 317; Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1879, Bd. 80, I, p. 201; Prantl, Bot. Ztg. 1879, p. 697. — Durch diese Studien wird die Annahme Bauke's (Bot. Ztg. 1878, p. 771; Flora 1879, p. 44; Sitzungsber. d. Brandenburg. Bot. Vereins 1879, p. 121) widerlegt, die Dorsiventralität werde allein durch die Schwerkraft inducirt. Nach Leitgeb (Ber. d. Bot. Ges. 1885, p. 169) entstehen an apogamen Prothallien auch die vegetativen Sprosse auf der Schattenseite. — Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Keimung der Farnsporen vgl. II, § 24.



dirigirender Einfluss ausgeschlossen, der vielleicht ausreicht, um bei völlig gleichmässiger Beleuchtung dem Neuzuwachs dieselbe dorsiventrale Orientirung aufzudrängen. Jedenfalls wird aber ein solches Streben, wenn es überhaupt besteht, schon durch die determinirende Wirkung eines geringen Helligkeitsunterschiedes überwunden. Da aber unter Umständen an demselben Zuwachsstücke auf beiden Seiten Rhizoiden und Sexualorgane auftreten, so ist nicht unwahrscheinlich, dass ein Prothallium unter völlig homogenen Aussenbedingungen als ein bilaterales (also nicht dorsiventrales) Gebilde gedeihen kann. Das ist thatsächlich bei *Thuja* der Fall, deren von Haus aus bilateralen Sprosssysteme ebenso gut fortkommen, wenn in ihnen nicht diejenige Dorsiventralität inducirt wird, die sie bei einseitiger Beleuchtung ausbilden.

Bei *Thuja occidentalis* (und ähnlichen Cupressineen) sind die in einer Ebene verzweigten, flach gedrückten Zweige mit schuppenförmigen angepressten Blättern bekleidet (vgl. Fig. 25 p. 184 bei *b*). Diese bilden 4 Zeilen, von denen je eine nach oben und nach unten schaut (Facialblätter), während jede Kante von einer Reihe reitender Blätter (Marginalblätter) besetzt ist. Der Querschnitt durch ein solches Zweiglein bietet in der Natur der Regel nach ähnliche anatomische Differenzen wie ein dorsiventrales Blatt, indem die nach unten (der Schattenseite) gewandte morphologische Rückenfläche (an den Marginalblättern also je nur die eine Blatthälfte) Spaltöffnungen besitzt, während in der dem Licht zugewandten Seite Pallisadenparenchym etc. ausgebildet ist. Diese Differencirung wird indess, wie Frank<sup>1)</sup> zeigte, durch die ungleiche Beleuchtung beider Flanken inducirt und demgemäss lässt sich durch die Umkehrung der Beleuchtung (schon durch Ueberdecken mit einem Tuche) eine Umkehrung der anatomischen Dorsiventralität erzielen. Diese Umkehrung kommt an dem Neuzuwachs voll zur Geltung, und selbst an den Blättern, deren Ausbildung zur Zeit der Umkehrung schon etwas vorgerückt war, macht sich der Reizeinfluss durch eine Abschwächung der Dorsiventralität bemerklich. Ein solcher Einfluss tritt begreiflicherweise am stärksten am Blattgrund hervor, da dieser in Folge des basipetalen Wachsens zur Zeit der Umkehrung weniger in der Entwicklung fortgeschritten war, als die Spitze des Blattes. Dass ohne eine Beleuchtungsdifferenz keine anatomische Dorsiventralität zu Stande kommt, lehren schon die in einer verticalen Ebene ausgebreiteten Zweige von *Biota orientalis*, die gewöhnlich nicht dorsiventral sind, bei einseitiger Beleuchtung aber ebenfalls die besagte anatomische Dorsiventralität ausbilden<sup>2)</sup>. Die Erfahrungen an *Thuja*, Prothallien etc. beweisen zugleich, dass auch durch äussere Eingriffe eine sehr weitgehende labile anatomische oder physiologische Dorsiventralität veranlasst werden kann und dass man aus der Grösse des Gegensatzes keinenfalls auf eine inhärente Ursache schliessen darf. Soweit eine labile (locale) Dorsiventralität inducirt ist, haben die Pflanzentheile gegenüber Orientirungsreizen ein ähnliches Reactionsvermögen aufzuweisen, wie inhärent dorsiventrale Organe (II, Kap. XIII).

Die Sprosse von *Thuja*, *Biota*, *Chamaecyparis* sind auch insofern lehrreich, als sie zeigen, dass in ihnen und ebenso in den aus ihnen hergestellten

1) Frank, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 147; Pick, Bot. Centralbl. 1882, Bd. 11, p. 440; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 268. — Anatomisches auch bei Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, Bd. 17, p. 499.

2) Pick, l. c.

Stecklingen<sup>1)</sup>, durch die determinirende Wirkung des schon Differencirten die bilaterale Ausbildung continüirlich fortgebildet wird, nachdem diese Sprossform mit der progressiven Entwicklung allmählich an dem Sämling aufgetreten war, der zunächst radiär und mit allseitig abstehenden Nadeln besetzt ist.



Fig. 25. *Retinispora juniperioides* Carr. = *Biota orientalis* Endl. Bei *b* Sprosse, die bilateral ausfielen. Vergr.  $\frac{2}{1}$ .

Andererseits wirken aber auch die radiären Seitensprosse der Keimlinge so energisch determinirend auf den Zuwachs, dass Stecklinge, die man aus diesen Seitensprossen herstellt, in dieser Form fortwachsen und die als *Retinispora* bekannten allseitig beblätterten Sträucher liefern<sup>2)</sup> (Fig. 25 *a*). Diese bewahren dann sogar ihre radiäre Gestaltung, wenn sie, was freilich selten der Fall ist, einzelne Blüten und Samen produciren (Beyerinck, l. c. p. 524). Indess ist es nicht überraschend, dass zuweilen (wie es scheint häufiger bei älteren *Retinispora*-Pflanzen) einzelne oder auch zahlreichere bilaterale Thujasprosse auftreten (Fig. 25 bei *b*). Denn damit wird nur eine entsprechende Verschiebung in den maassgebenden determinirenden Constellationen angezeigt, also ein Vorgang, der oft zur Erzielung einer modifi-

cirten Wachstumsthätigkeit und z. B. auch dann sich abspielt, wenn einmal eine Wurzel in einen Spross übergeht (II, § 40).

Die Erfahrungen lehren, dass, wie man es mit Rücksicht auf das correlative Walten etc. erwarten muss, die aus einem Steckling erwachsende Pflanze durchaus nicht immer den speciellen Character des besonderen Sprosssystems einer Pflanze conservirt. Jedoch werden z. B. in der gärtnerischen Praxis die Epheubäumchen gewonnen, indem man radiäre Sprosse des Epheus als Stecklinge verwendet<sup>3)</sup>. Ohne Frage werden aber durch kritische Studien auf diesem Gebiete noch viele interessante Thatsachen aufgedeckt werden.

Wie bei *Thuja* wird auch bei *Taxus baccata*, *Abies pectinata*, *canadensis* u. s. w. durch die plagiotrope Stellung der Seitensprosse zugleich die Reiz-

1) Mohl, Vermischte Schriften 1843, p. 22. — Vgl. dazu Frank, l. c. p. 483 Anmerk.

2) Beissner, Gartenflora 1879, p. 109; Handbuch d. Nadelholzkunde 1891, p. 35; Beyerinck, Bot. Ztg. 1890, p. 517; Goebel, Organographie 1898, I, p. 132.

3) Beyerinck, l. c. p. 535; Goebel, Organographie, p. 139. — Anderweitige Beispiele bei H. Hoffmann, Bot. Ztg. 1884, p. 214; Büsgen, Waldbäume 1897, p. 224; de Vries, Die Mutationstheorie 1901, p. 32). — Da naturgemäss auch der jeweilige Zustand für das fernere Verhalten entscheidend ist, so ist es z. B. verständlich, dass die aus den Blättern erzogenen Pflanzen von *Begonia* frühzeitiger zum Blühen kommen, wenn die Blätter blühreifen Pflanzen entnommen werden (cit. Goebel, Organographie 1898, I, p. 39). Auch fand Vöchting (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 402) eine verschiedene Reactionsfähigkeit an den zu verschiedenen Jahreszeiten angefertigten Stecklingen.

bedingung für die Ausbildung der aitionomen Dorsiventralität hergestellt. Denn die Laubknospen von *Taxus* etc. sind ihrer Anlage nach radiär und entwickeln sich zu einem radiären Spross, wenn sie, wie z. B. bei dem Ersatz des decapitirten Hauptsprosses, in eine verticale Lage kommen (II, Kap. XIII). In der plagiotropen Stellung wird dagegen einmal durch die Orientirungsbewegungen der Nadeln eine zweizeilige Anordnung der Blätter, ferner durch vermindertes Wachstum (geringere Grösse) der zenithwärts stehenden Nadeln eine Anisophyllie<sup>1)</sup> und endlich eine gewisse Hypotrophie<sup>2)</sup> des Stengels hergestellt. In allen diesen Gestaltungen liegt indess nur eine locale Induction vor. Denn wenn man die Sprosse in umgekehrter Lage fixirt, so wird an den Neuzuwachsen auch die Dorsiventralität umgekehrt<sup>3)</sup>. Dieser Erfolg tritt nach Frank schon im Dunkeln ein, jedoch wird vermuthlich unter den normalen Bedingungen die Wirkung der Schwerkraft durch die gleichsinnige Inductionswirkung des Lichtes<sup>4)</sup> unterstützt.

Die Dorsiventralität der einzelnen Nadelblätter von *Taxus* u. s. w. wird, wie bei den meisten Blättern, durch innere Ursachen determinirt, jedoch liegt in *Thuja* ein Beispiel für eine aitionome locale (labile) Induction vor. Bei dem Mangel von Spitzenwachsthum lässt sich aber nicht sagen, ob die autonome Determination (an den Neuzuwachsen) eine fortwirkende Induction bewirken würde, wie es bei dem fortwachsenden Blatte von *Lygodium* etc. der Fall ist. Ein solches Fortwirken kommt auch nicht bei den nur begrenzt wachsenden Blüten in Betracht, deren Symmetrieverhältnisse in den meisten Fällen durch die inneren Ursachen determinirt werden. Indess werden nach Vöchting<sup>5)</sup> die radiär angelegten Blüten von *Epilobium angustifolium*, *Hemerocallis fulva*, *Clarkia pulchella* u. s. w. erst durch die orientirende Reizwirkung der Schwerkraft dorsiventral ausgebildet, während bei *Amaryllis formosissima* u. a. die autonome Dorsiventralität je nach der Richtung des Schwerkraftreizes gesteigert oder vermindert wird.

Sobald die Anlage Spitzenwachsthum ausführt, ist, wie schon betont wurde, das Urmeristem der determinirenden Wirkung des neugeschaffenen charakterisirten Complexes unterworfen. Falls diese fortwirkende Induction nicht auf grössere Distanz wirksam ist, wird ihr Einfluss durch die Einschaltung eines nicht dorsiventralen Stückes eliminirt werden. Das geschieht in der That bei der Formation der Brutknospen von *Marchantia* und wird vermuthlich bei

1) Frank, Bot. Ztg. 1868, p. 880 und Die natürl. wagerechte Richtung v. Pflanzentheilen 1870, p. 22; Kny, Bot. Ztg. 1873, p. 434; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 32, p. 267. — Ueber die Anisophyllie vgl. auch Meissner, Bot. Ztg. 1897, p. 203, 1904, p. 25.

2) Vgl. II, § 29 u. Czapek, l. c. p. 268.

3) Als Folge der Nachwirkung der inducirenden Bedingungen, unter welchen sich die Winterknospen ausbildeten, tritt nach Kny (l. c.) nicht sogleich die völlige Umkehrung der Anisophyllie ein, wenn die Winterknospen im Frühjahr in die umgekehrte Lage gebracht werden.

4) Vgl. Goebel, Organographie 1898, I, p. 215.

5) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, Bd. 17, p. 297; F. Hildebrand, Ber. d. Bot. Ges. 1886, p. 329 (Cleome); Goebel, l. c. p. 144. — Vermuthlich wird es auch Fälle geben, in denen die Beleuchtungsdifferenz determinirend wirkt. Ueber den Einfluss der diffusen Beleuchtung vgl. II, § 24.

Selaginella durch die Bildung des Sporangiumstandes erreicht. Wenn dann an einem Steckling<sup>1)</sup> der Sporangiumstand wiederum in einen Laubspross übergehen will, wird sich in diesem Augenblicke die fernerhin inhärente Dorsiventralität wahrscheinlich durch einen Aussenreiz (vermuthlich durch einseitige Beleuchtung) induciren lassen. Nach der Realisirung der stabilen Induction wirkt diese natürlich als eine innere Ursache fort und alle Seitensprossungen von Marchantia oder Selaginella erscheinen uns demgemäss inhärent dorsiventral. Also auch dann, wenn die Dorsiventralität (oder Verticibasalität etc.) zu den normalen Eigenschaften zählt, ohne die der Organismus vielleicht nicht existenzfähig ist, kann die primäre Induction der Dorsiventralität dennoch von einem Aussenreize abhängen. Im näheren wird dann in jedem Einzelfalle zu entscheiden sein, ob der Organismus die Dorsiventralität (allgemein die fragliche Eigenschaft) nicht ohne den determinirenden Aussenreiz erwirbt, oder ob diese Dorsiventralität unter allen Umständen ausgebildet wird und der Aussenreiz nur räumlich orientirend wirkt.

Wie üblich wird auch in Bezug auf die Symmetrieverhältnisse das gleiche Ziel durch eine verschiedene Combination von Factoren erreicht. Es ergibt sich das aus dem Mitgetheilten und aus der speciellen Behandlung der Symmetrieverhältnisse bei Goebel<sup>2)</sup>, auf die hier verwiesen werden muss. Erwähnt mag hier noch werden, dass z. B. die anisophyllen Sprosse von *Goldfussia anisophylla* (Wiesner 1868, l. c.) und *Centradenia floribunda* (Rosenvinge l. c.) inhärent, aber die von *Goldfussia isophylla* und *Centradenia rosea* local (aitionom) dorsiventral sind<sup>3)</sup>. Letzteres ist auch bei *Selaginella sanguinolenta* (Goebel 1898, p. 90) der Fall, während sich bei *Selaginella Krausiana* u. a. die Dorsiventralität und die Anisophyllie durch einseitige Beleuchtung nur etwas abschwächen lassen (Pfeffer l. c.). Dagegen wird die Dorsiventralität vieler *Lycopodium*arten wiederum durch Aussenreize (Licht) herbeigeführt (Goebel 1898, p. 90, 217). Licht und Schwerkraft veranlassen auch die nur locale Dorsiventralität der Sprosse von *Hedera helix*<sup>4)</sup>. Jedoch ist nicht zu verkennen, dass häufig die sehr ausgesprochene Anisophyllie und die anderweitige Dorsiventralität der Seitensprosse, ebenso die Asymmetrie der Blätter inneren Ursachen entspringen. Dieses trifft auch für gewisse Blütenstände zu, während andere Blütenstände durch die Reizwirkung von Licht, Schwerkraft u. s. w. dorsiventral werden<sup>5)</sup>. Ferner ist das im Schlamme vergrabene Rhizom von *Nuphar luteum* radiär, wird aber bei Zutritt des Lichtes dorsiventral<sup>6)</sup>. Andere Beispiele für die Entstehung von

1) J. Behrens, Flora 1897, Ergsb. d. p. 463.

2) Goebel, Organographie 1898, p. 71 ff. — Von Specialarbeiten nenne ich hier Wiesner, Sitzungsbd. d. Wiener Akad. 1868, Bd. 58, I, p. 382; *ibid.* 1892, Bd. 104, I, p. 694; Ber. d. Bot. Gesellsch. 1895, p. 491; 1896, p. 180; Frank, Bot. Ztg. 1868, p. 873; Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 185; Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1878, p. 34; Pfeffer, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1874, Bd. I, p. 77; Goebel, Bot. Ztg. 1880, p. 839; K. Rosenvinge, Rev. général. d. Botan. 1889, I, p. 33; Weisse, Ber. d. Bot. Gesellsch. 1895, p. 376; 1896, p. 96; Figdor, ebenda 1897, Generalvers. p. (70); Czapek, Flora 1898, p. 427.

3) Nach den Erfahrungen von Wiesner, Frank, Weisse fallen bei Horizontalstellung der Triebe die auf der Oberseite befindlichen Blätter vielfach etwas kleiner aus.

4) Sachs, Arbeit. d. Botan. Inst. in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 237; Czapek, Sitzungsbd. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, I, p. 44.

5) Goebel, Organographie 1898, I, p. 116; H. Ricome, Annal. d. scienc. nat. 1899, VIII. sér., Bd. 7, p. 293.

6) Račiborzki, Flora 1894, p. 32; Goebel, Organographie 1898, I, p. 498.

Dorsiventralität durch den Einfluss von Licht, Schwerkraft, Druck etc. sind schon früher (II, § 24, 29, 37) mitgetheilt. Auch ist einleuchtend, dass durch äussere Eingriffe einem jeden wachsenden Organ eine gewisse Abweichung von den normalen Symmetrieverhältnissen aufgedrängt werden kann.

In Bezug auf die Lebermoose sind in diesem Paragraphen ausgezeichnete Beispiele für die Induction einer fortwirkenden Dorsiventralität mitgetheilt. Bei den Sprossen der verschiedenen Laubmoose finden sich augenscheinlich alle Abstufungen von einer localen bis zu einer stabilen Induction der Dorsiventralität. Auch bei dem Zustandekommen der Dorsiventralität der Sporogoniums scheinen Aussenreize (wohl zumeist das Licht) mehr oder weniger bedeutungsvoll mitzuwirken<sup>1)</sup>.

Beobachtungen über den Einfluss des Lichtes und anderer Factoren auf die Symmetrieverhältnisse der Algen finden sich bei Berthold, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 569; Noll, Arbeit. des Würzburger Instit. 1888, Bd. II, p. 472; Reinke, Ueber *Caulerpa* 1899, p. 57; Goebel, Organographie, p. 204; vgl. auch dieses Buch II, § 24. Einige Notizen über Pilze sind in II, § 24, 37 mitgetheilt. Die Beobachtungen Stahl's<sup>2)</sup> an *Endocarpon* ergaben einen bemerkenswerthen Einfluss der einseitigen Beleuchtung auf die Gestaltung dieser Flechte, und es wäre von Interesse, die inneren und äusseren Determinationen an diesen Symbionten näher zu verfolgen.

#### § 44. Induction der Verticibasalität.

Während bei dem allseitig radiären (kugeligen, apolaren) *Pleurococcus* eine bestimmte Hauptachse fehlt, tritt eine solche in dem noch äquipolar gebauten Faden von *Spirogyra*, *Bacillus*, *Spirillum* etc. auf. Mit der Differencirung von Spross- und Wurzelsystem, überhaupt in den meisten Pflanzen wird aber bekanntlich ein inäquipolarer Aufbau (Verticibasalität, Bipolarität) hergestellt, der auch den Seitensprossungen zukommt, an denen Spitze und Basis in Bezug auf den Ursprungsort orientirt sind<sup>3)</sup>. Jedenfalls muss aber, so gut wie hinsichtlich der Dorsiventralität (transversalen Polarität) in jedem einzelnen Falle ermittelt werden, ob die inäquale oder die äquale Polarität durch innere oder äussere Ursachen inducirt wird und ob eine labile oder stabile Polarität vorliegt.

Die Ausgestaltung und Polarität in den Zuwachsstücken von Spross, Wurzel etc. wird aber, wie wir gehört haben (II, § 40—42), durch die determinirende Wirkung des schon Differencirten auf das an sich äquipotentielle Urmeristem erzielt, gleichviel ob diesem eine radiäre, eine labile oder eine stabile Dorsiventralität inducirt wird. In dem Urmeristem kann auch nicht eine inhärente Polarität bestehen. Denn würden die Zellen etwa wie die Schwärmzellen von *Chlamidomonas* stabil verticibasal und dementsprechend an dem Spross und an der Wurzelspitze orientirt sein, so würde der Vegetationspunct der Wurzelspitze nicht direct in den Vegetationspunct eines Sprosses übergehen können (II, p. 466).

<sup>1)</sup> Wichura, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 497; Goebel, Flora 1893, p. 459; 1893, p. 480; Organographie 1898, I, p. 202; Correns, Botanische Festschrift für Schwendener 1899, p. 395.

<sup>2)</sup> Stahl, Beitr. z. Entwicklungsgesch. d. Flechten 1877, II, p. 48.

<sup>3)</sup> Vgl. Bd. I, § 6; II, § 2, 40. Näheres über Symmetrieverhältnisse bei Goebel, Organographie 1898, I, p. 53 und mit Bezug auf animalische Organismen z. B. bei R. Hertwig, Lehrb. d. Zoologie 1897, IV. Aufl., p. 407.

Dass ferner keine inhärente dorsiventrale (transversale) Polarität vorhanden ist, folgt z. B. aus der Thatsache, dass dieselbe Gruppe von Cambiumzellen, je nach den determinirenden Bedingungen, eine Spross- oder eine Wurzelanlage producirt.

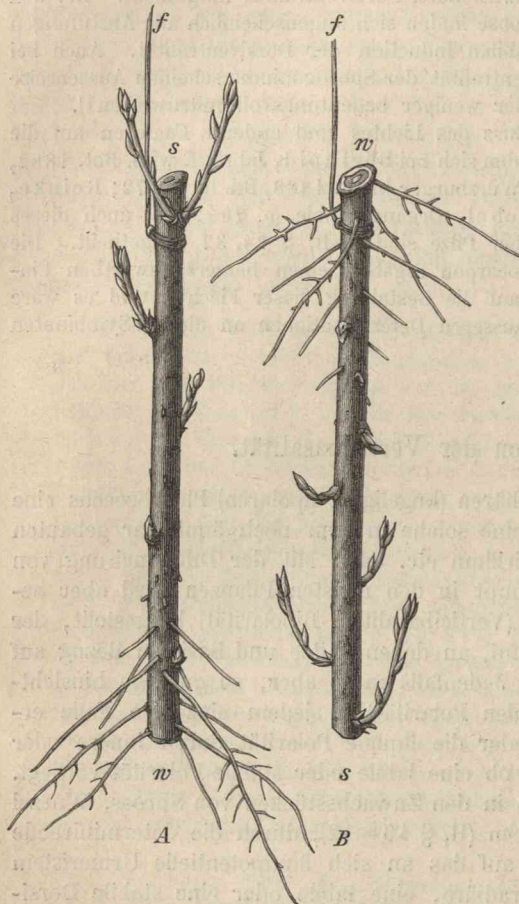


Fig. 26. *Salix spec.* Von den beiden Zweigstücken wurden *A* in normaler, *B* in inverser Stellung an dem Faden *f* aufgehängt und im Dunkeln zum Austreiben gebracht. Auch in der inversen Stellung (*B*) sind die Sprosse an dem Sprosspol *s*, die Wurzeln an dem Wurzelpol *w* entwickelt.

Mit der Ausbildung und Differencirung für bestimmte functionelle Aufgaben werden allmählich bestimmte Eigenschaften, unter diesen auch eine gewisse polare Differenz fixirt, die, wenn sie nicht direct sichtbar ist, an Spross, Wurzel etc. gewöhnlich durch die Lenkung der productiven Thätigkeit bemerklich wird. Es tritt dieses besonders nach der Zerlegung durch Querschnitte hervor, indem an jedem einzelnen Stück die zweckentsprechende gelenkte Ersatzthätigkeit dahin zielt, das Fehlende zu ergänzen (II, § 45 bis 47). Dementsprechend wird sowohl in dem Spross, als auch in dem Wurzelstück an dem normalerweise zenithwärts gewandten Ende (also bei dem Spross an dem acroskopen, bei der Wurzel an dem basiskopen Ende) vorwiegend die Production oder das Auswachsen von Sprossen, an dem erdwärts gewandten Ende die Production von Wurzeln angestrebt (vgl. II, p. 192) (Fig. 26). Zur Kennzeichnung dieser Thatsache kann man mit Vöchting, dem wir die Kenntniss dieser Verhältnisse verdanken, an jedem Theilstück einen Spross- und einen Wurzelpol unterscheiden, und zur Veranschaulichung der Be-

ziehungen darf man immerhin an einen Magneten denken, der nach dem Zerbrechen an jedem Stück einen Nord- und einen Südpol aufzuweisen hat. Uebrigens ist ein Spross (für die Wurzel gilt dasselbe) derart beschaffen, dass er in umgekehrter Richtung nicht oder doch nicht gleich gut den Verkehr und die correlativen Wechselwirkungen zu unterhalten vermag, wie sich aus den Versuchen ergibt, in welchen dafür gesorgt war, dass der Sprosspol das Wurzelsystem, der Wurzelpol das beblätterte Sprossystem entwickelte (II, p. 192).

Vermuthlich wird es jedoch, insbesondere unter den Pflanzen ohne oder mit geringer Gewebedifferencirung, zahlreiche Beispiele geben, in denen ein ausgewachsenes Sprossstück auch in umgekehrter Richtung als ein zureichendes Bindeglied zwischen Spross- und Wurzelsystem zu functioniren vermag. Dieses trifft nach Noll<sup>1)</sup> bei der einzelligen *Bryopsis muscosa* zu (Fig. 27), deren Sprossgipfel und oberste Fiederstrahlen nach dem umgekehrten Einpflanzen und Fixiren in Sand sich in ein Wurzelsystem verwandeln, während aus den älteren Fiederstrahlen, aus dem basalen Theil des Sprosses oder auch aus dem ursprünglichen Wurzelsystem der gefiederte Spross gebildet wird. Ferner ist ohne Frage keine inhärente Verticibasalität in *Spirogyra* und in solchen Algen vorhanden, die, so lange sie frei herumschwimmen, äquipolar sind, unter bestimmten Bedingungen aber als Haftmittel Rhizoiden produciren (II, p. 454). Uebrigens ist nicht zu vergessen, dass die Umwandlung des Vegetationspunctes einer Wurzel in einen Spross (und umgekehrt) gelegentlich auch bei Blütenpflanzen vorkommt und bei diesen nur desshalb zumeist vermieden ist, weil das schon Differencirte sehr energisch determinirend wirkt.

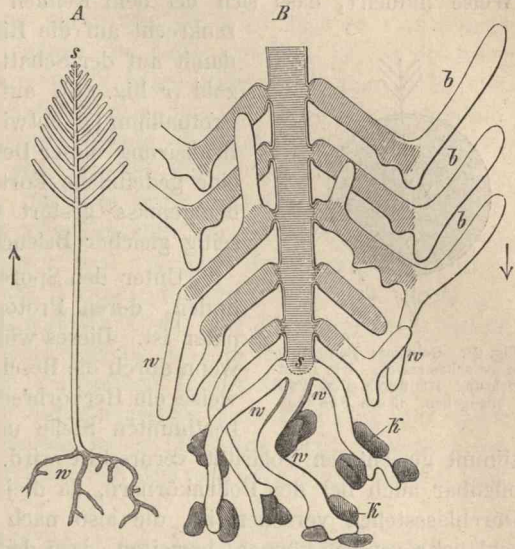


Fig. 27. A Aufrecht gewachsene Pflanze von *Bryopsis muscosa*. — B Spitze einer umgekehrten Pflanze, die sich in Rhizoiden umgewandelt hat. Die nichtschraffirten Theile kennzeichnen das nach dem Umkehren Hinzugewachsene, die schraffirten Partien das zur Zeit der Umkehrung Vorhandene; *w* Rhizoiden; *k* Sandkörnchen; *b* Blattfiedern; *s* Stammspitze. (Nach Noll.)

Nach dem soeben Mitgetheilten kommt also den Organen der Blütenpflanzen eine (relativ) stabile, den Organen von *Bryopsis* eine labile Verticibasalität zu. Da diese sicherlich auch an den Keimpflänzchen von *Bryopsis* umkehrbar sein wird, so muss dahingestellt bleiben, ob die Verticibasalität in den bipolaren Schwärmen dieser Alge<sup>2)</sup> vollkommen stabil ist. Auch ist noch nicht untersucht, ob z. B. bei den vegetativen Schwärmosporen von *Oedogonium* u. s. w., die sich normalerweise mit dem Keimfleck festsetzen und aus diesem also die Haftorgane entwickeln, mit dieser sichtbaren inäqualen Polarität auch eine stabile physiologische Verticibasalität verknüpft ist. Dieses ist offenbar bei

1) Noll, Arbeit. d. Bot. Inst. z. Würzburg 4888, Bd. 3, p. 468. Aehnliche Erfolge wurden auch mit *Caulerpa prolifera* erzielt Noll, l. c. p. 470; J. M. Janse, Jahrb. f. wiss. Bot. 4890, Bd. 21, p. 237; P. Klemm, Flora 4893, p. 460. [H. Winkler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 449; Noll, Bericht. d. Botan. Gesellsch. 1900, p. 445. Die Induction wird wesentlich durch Licht verursacht.]

2) Pringsheim (1874), Gesammelte Abhandlg. 4893, I, p. 445.

Euglena, Chlamidomonas u. s. w. der Fall, deren Bipolarität augenscheinlich autonom, d. h. Hand in Hand mit der Vermehrung (Zelltheilung) determinirt wird.

Dagegen wird die (stabile?) Verticibasalität des Prothalliums von Equisetum (limosum, variegatum) nach Stahl<sup>1)</sup> durch die Lichtrichtung und zwar in der Weise inducirt, dass sich bei dem Keimen der Spore die erste Scheidewand senkrecht auf die Richtung der Lichtstrahlen stellt und damit auf der Schattenseite die Zelle für das erste Rhizoid (*r* Fig. 28), auf der Lichtseite aber die sich zum Prothallium (*p*) entwickelnde Zelle determinirt wird. Die Realisirung dieser Determination ist eine Bedingung für eine gedeihliche Fortentwicklung (vgl. II, p. 182), die demgemäß gestört wird, wenn das Keimen bei allseitig gleicher Beleuchtung stattfindet.

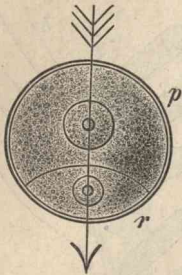


Fig. 28. Gekeimte Equisetum-spore schematisch. Die Lichtrichtung ist durch den Pfeil angegeben. (Nach Stahl.)

Unter den Sporen dürften sich wohl vielfach solche finden, deren Protoplast apolar oder doch nur labil polar ist. Dieses würde auch dann noch der Fall sein, wenn durch die Beschaffenheit der Aussenhaut normalerweise ein Hervorbrechen des Keimschlauches an einer bestimmten Stelle und damit die Induction einer bestimmt gerichteten Polarität verursacht wird. Ein solches Verhältniss besteht offenbar auch bei den Pollenkörnern, da diejenigen, deren Exinium allseitig mit Durchlasstellen versehen ist, die also nach verschiedenen Richtungen Pollenschläuche senden können, beweisen, dass der Protoplast des reifen Pollenkornes keine fest bestimmte Polarität besitzt.

In den Eizellen von Fucaceen, die erst nach dem Ausstossen aus der Mutterzelle befruchtet werden, scheint allgemein zur Determinirung von Spross und Rhizoid, die auch hier durch die erste Theilungswand markirt werden, die Mithilfe eines Orientirungsreizes nicht nothwendig zu sein. Jedoch besteht in den Eiern von *Pelvetia canaliculata* und *Ascophyllum nodosum* keine stabile Polarität, da nach Rosenvinge<sup>2)</sup> bei einseitiger Beleuchtung der Sprosspol immer auf der Lichtseite ausgebildet wird. Die Eier von *Fucus serratus* müssen aber nach den bisherigen Erfahrungen als inhärent polar bezeichnet werden, da Rosenvinge eine Abhängigkeit der Differencirungsrichtung von äusseren Einflüssen nicht nachzuweisen vermochte.

In den Eizellen von Fucaceen, die erst nach dem Ausstossen aus der Mutterzelle befruchtet werden, scheint allgemein zur Determinirung von Spross und Rhizoid, die auch hier durch die erste Theilungswand markirt werden, die Mithilfe eines Orientirungsreizes nicht nothwendig zu sein. Jedoch besteht in den Eiern von *Pelvetia canaliculata* und *Ascophyllum nodosum* keine stabile Polarität, da nach Rosenvinge<sup>2)</sup> bei einseitiger Beleuchtung der Sprosspol immer auf der Lichtseite ausgebildet wird. Die Eier von *Fucus serratus* müssen aber nach den bisherigen Erfahrungen als inhärent polar bezeichnet werden, da Rosenvinge eine Abhängigkeit der Differencirungsrichtung von äusseren Einflüssen nicht nachzuweisen vermochte.

1) Stahl, Ber. d. bot. Gesellsch. 1885, p. 34; Buchtien, Biblioth. botanic. 1887, Heft 8; Kny, Ber. d. bot. Gesellsch. 1896, p. 378. Vgl. II, p. 48, wo die Verlegung der Theilungswand durch Druckwirkung mitgetheilt ist.

2) K. Rosenvinge, Rev. général. d. Bot. 1889, Bd. I, p. 126. — B. Farmer u. J. L. Williams (Philosoph. transact. 1898, Bd. 190, p. 644) halten es für fraglich, ob das Licht einen solchen orientirenden Einfluss hat. — Uebrigens ist noch nicht entschieden, ob nicht bei gewissen Arten die Sauerstoffvertheilung oder andere Factoren als determinirender Reiz wirken. Auch wäre es möglich, dass durch Ort und Richtung des Eintritts des Samenfadens in das morphologisch radiäre Ei (vgl. Behrens, Ber. bot. Ges. 1886, p. 92; Strasburger, Botan. Practic. II. Aufl., p. 401) eine polare Induction bewirkt wird. Vgl. hierüber Roux, Archiv f. mikroskop. Anatom. 1887, Bd. 29, p. 157. [H. Winkler, Ber. d. bot. Gesellsch. 1900, p. 297. Bei *Cystoseira barbata* inducirt die einseitige Beleuchtung die fernerhin inhärente Polarität.]



Auch bei den Filicineen<sup>1)</sup> ist es nicht gelungen, die feste Orientirung des Embryos in Bezug auf das umschliessende Archegonium durch Aussenreize zu modificiren, während Leitgeb<sup>2)</sup> bei der Rhicocarpee Marsilia durch Schwerkraft wenigstens eine gewisse Verschiebung erzielte. Die erste Theilungswand in der Eizelle von Marsilia ist allerdings insofern fest bestimmt, als sie immer mit der Längsachse des Archegoniums zusammenfällt, wird aber so verschoben (gedreht), dass sie immer senkrecht gegen das Loth gerichtet ist, wenn man das Archegonium in irgend eine horizontale Lage bringt. Da nun stets aus der zenithwärts liegenden Theilhälfte der Spross, aus der erdwärts gewandten die Wurzel (unter bestimmter Richtung gegen die Längsachse des Archegoniums) hervorgeht, so besteht also in der Eizelle (in den bezeichneten Grenzen) keine inhärente Polarität. Ob eine feste autonome Polarität der Eizelle der Filicineen zukommt, muss aber deshalb unentschieden bleiben, weil man nicht wissen kann, ob und in wie weit von dem Archegonium und Prothallium eine bestimmt determinirende Wirkung ausgeht. Ebenso ist noch unbekannt, ob die im Embryosack angeheftete Eizelle der Blütenpflanzen schon in sich polarisirt oder, wie eine Urmeristemzelle, allseitig radiär ist und so wie ein Seitenspross (also auch wie die vegetativen Embryonen von Funkia etc.) durch die Wechselwirkung mit der Anheftungsstelle und in Bezug auf diese determinirt und orientirt wird. Jedenfalls ist es bis dahin nicht gelungen, die normale Orientirung des Embryos durch die Schwerkraft oder durch andere Eingriffe zu verändern<sup>3)</sup>.

Die p. 186 erwähnte Polarität macht sich bei den höheren Pflanzen, aber auch bei Marchantia und manchen niederen Pflanzen mehr oder minder deutlich dann bemerklich, wenn man die Sprosse, Wurzeln etc. unter allseitig gleichen Aussenbedingungen, z. B., wie es Vöchting that, in einem dampfesättigten Raum hält<sup>4)</sup>. Unter diesen Umständen wird an den umgekehrt aufgehängten Sprossen (Fig. 26 B, p. 188) bei manchen Pflanzen der polare Gegensatz kaum alterirt, bei anderen aber etwas abgeschwächt. Eine gewisse Reizwirkung der Schwerkraft tritt ausserdem darin hervor, dass an den horizontal gehaltenen Sprossen am acroskopen Ende das Auswachsen der Knospen auf der zenithwärts gewandten Flanke, am basiskopen Ende die Production der Wurzeln auf der erdwärts schauenden Seite gefördert wird (II, p. 124; über einseitige Lichtwirkung vgl. II, p. 107)<sup>5)</sup>.

1) Leitgeb, Sitzungsab. d. Wiener Akad. 1879, Bd. 80, I, p. 201; Heinricher, Mittheil. a. d. botan. Institut zu Graz 1888, Heft 2, p. 239.

2) Leitgeb, Sitzungsab. d. Wien. Akad. 1878, Bd. 77, I, p. 222. Abbildg. z. B. bei Goebel, Grundz. d. System. u. Morphol. 1882, p. 239. — Ueber den Einfluss d. Schwerkraft auf das Froschei vgl. O. Hertwig, Zelle u. Gewebe 1898, II, p. 93. — Die isolirten Zellen mit excentrischer Lage des Schwerpunctes nehmen natürlich im Wasser eine dementsprechende Lage ein.

3) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 393; B. Schmid, Botan. Centralbl. 1894, Bd. 58, p. 1.

4) Literatur: Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878, I. Theil; 1884, II. Theil; Bot. Ztg. 1880, p. 593; Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 370 (Marchantia) u. 1899, Bd. 34, p. 36; Transplantation am Pflanzenkörper 1892; Fr. Darwin, Linnean Soc. Journ. 1880, Bd. 18, p. 407 (Rubus); J. H. Wakker, Bot. Centralbl. 1887, Bd. 32, p. 238; N. J. C. Müller, Ber. d. bot. Gesellsch. 1885, p. 159; Kny, Ber. d. bot. Ges. 1889, p. 204; Rechinger, Verh. d. zool. bot. Ges. in Wien 1893, p. 340; Prunet, Rev. général. d. Bot. 1893, Bd. 5, p. 49 (Kartoffel).

5) Nach Vöchting (l. c. 1878, I, p. 26), Kny (l. c. p. 204), Rechinger (l. c. p. 327)

Naturgemäss kann z. B. auch durch localisirte Einschränkung der Wasser- oder Sauerstoffzufuhr die Productionsstätte der Wurzeln von dem Wurzelpol gegen den Sprosspol hin verschoben werden. Ausserdem können auch innere Factoren die durch die inhärente Polarität angestrebte Productionsthätigkeit modificiren. So hat die begünstigte Productionsfähigkeit der Knoten oft zur Folge, dass zunächst an diesen Wurzeln oder Knospen entstehen (Vöchting, l. c. I, p. 15; II, p. 59, 130). Ausserdem treibt nicht selten die kräftigere (entwicklungsfähigere) Knospe auch dann zuerst aus, wenn sie ferner vom Sprosspol steht (Vöchting, l. c. I, p. 242).

Durch die besonderen inneren Bedingungen wird es auch verursacht, dass an Stücken von Blättern und ebenso von Sprossen mit begrenztem Wachstum an dem basiskopen Ende nicht nur die Wurzeln, sondern auch die Sprosse entstehen<sup>1)</sup>. Es ist das eine durchaus zweckentsprechende Reactionsthätigkeit, weil ein Blattstück wohl nicht geeignet sein dürfte, in zureichender Weise den Verkehr und die Wechselwirkungen zwischen den Sprossen und Wurzeln zu unterhalten. Durch die Unterbrechung der normalen Wechselwirkungen werden aber thatsächlich an abgeschnittenen Pflanzentheilen die besprochenen Reizreactionen veranlasst. Denn die Erfahrung lehrt, dass schon die Wegnahme eines Rindenringes, sofern damit eine völlige Unterbrechung der Siebtheile herbeigeführt wird, denselben Erfolg hat wie die völlige Durchschneidung des Organes<sup>2)</sup>.

**Umkehrungsversuche.** Offenbar vermag auch der Stengel (ebenso die Wurzel) den Verkehr und die Beziehungen zwischen Wurzelsystem und Sprossystem nicht gleich gut in umgekehrter Richtung zu unterhalten, obgleich Wasser- und Nährstoffe normalerweise aufwärts und abwärts geleitet werden (I, Kap. VI und X). Denn wenn man an einen umgekehrt eingepflanzten Zweigstück erzielt hat, dass der ursprüngliche Sprosspol das Wurzelsystem, der Wurzelpol aber das Sprossystem trägt, so pflegen diese Stecklinge nicht gut zu gedeihen und gehen häufig mit der Zeit zu Grunde<sup>3)</sup>. Wie sich aus der kritischen Behandlung der Literatur bei Vöchting (l. c.) ergibt, ist es auch fraglich, ob sich jemals ein umgekehrt eingepflanzter Baum (dessen Wurzelsystem also das Sprossystem erzeugt hatte) auf die Dauer am Leben erhielt. Vermöge der inneren Polarität sind aber die umgekehrt eingepflanzten Stengel bestrebt, aus dem im Boden steckenden Sprosspol neue Triebe zu entwickeln. Als, unter Entfernung dieser Triebe, Kny<sup>4)</sup> während 4 Jahren die umgekehrt eingepflanzten Sprosse von *Ampelopsis hederacea* und *Hedera helix* cultivirte, ergab das Reactionsvermögen, dass die ursprüngliche Polarität sich erhalten hatte, dass also auch keine Umkehrung in dem Holze und der Rinde eingetreten war, die in der umgekehrten Lage durch das Dickenwachstum gebildet worden waren.

**Polarität der Zelle.** Die besprochenen polaren Reactionen und Productionen sind durch die Verschiedenheit der determinirenden Wirkungen bedingt, die an dem Sprosspol und Wurzelpol auf die productionsfähigen embryonalen Zellen ausgeübt werden. Es folgt dieses schon daraus, dass das Urmeristem (das embryonale

---

wird die Callusbildung zumeist am basiskopen Ende aus inneren Ursachen gefördert. Dagegen fand Tittmann (Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 27, p. 493) an Zweigstücken von *Populus pyramidalis* keine derartige polare Differenz, constatirte aber, dass schon eine geringe Druckdifferenz als Hemmungsreiz wirkt (II, p. 134).

1) Vöchting, l. c. 1878, p. 92; Bot. Ztg. 1880, p. 603; Transplantat. p. 30; Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 387 (Hutstiel von Marchantia).

2) Vöchting, l. c. 1878, I, p. 40-etc.; 1884, p. 149. Vgl. ferner Bd. I, p. 590 u. ibid. Fig. 67. — Anderweitige Versuche über Ringelungen bei Czapek. Sitzungsbd. d. Wien. Akad. 1897, Bd. 106, I, p. 461. — Ueber den Einfluss von Beugungen vgl. II, p. 149, 154.

3) Versuche und Lit. bei Vöchting, Organbildung 1878, I, p. 498.

4) Kny, Ber. d. bot. Gesellschaft. 1889, p. 204.

Gewebe) an sich äquipotentiell ist (II, p. 187) und wird im speciellen dadurch erwiesen, dass man durch das Zerschneiden jede beliebige Stelle des Stengels (oder der Wurzel) zum Sprosspol oder Wurzelpol machen und damit veranlassen kann, dass bestimmte Meristemzellen entweder Sprosse oder Wurzeln produciren. Wenn somit nach allen diesen Erfahrungen in der äquipotentiellen Urmeristemzelle keine unabänderlich fixirte Polarität (Verticibasalität oder Dorsiventralität) besteht, so bleibt damit zunächst unentschieden, ob die embryonale Zelle an sich allseitig radiär (apolar) ist oder ob ihr durch Selbstbestimmung eine labile, durch dirigirende Einflüsse orientirbare Polarität zukommt (vgl. II, § 40). In beiden Fällen wird aber schon in den Meristemen durch die Wechselwirkung mit dem schon Differencirten ein bestimmter, local verschiedener Inductionszustand (II, § 42) und somit eine bestimmt gerichtete Polarität bestehen. Es ist sogar möglich, dass diese schon von den Urmeristemzellen mit einer geringeren oder grösseren Energie festgehalten wird, wie das z. B. auch bei der asomatophytischen Spirogyra der Fall ist, in welcher einer jeden neu entstehenden Zelle aus inneren Ursachen eine bestimmt gerichtete Hauptachse aufgedrängt wird. Trotzdem ist bei Spirogyra nur eine labile Polarität vorhanden, denn wenn durch einen Gipsverband das Längswachsthum des Fadens mechanisch unmöglich gemacht wird, sieht man zuweilen an Stellen, an welchen freier Raum zur Verfügung steht, die Seitenwandung auswachsen und einen Faden bilden, dessen Hauptachse also um  $90^{\circ}$  gegen die Mutterzelle verschoben ist<sup>1)</sup>.

Ebensogut wie durch eine stabile kann also die embryonale Zelle durch eine labile Determination mit besonderen Eigenschaften und Reactionsfähigkeiten ausgestattet sein, die, so lange der Inductionszustand dauert, fortbestehen. Man kann desshalb im speciellen nicht aus Reactionen, die auf eine polare Eigenschaft der Zelle hinweisen, auf eine invariabel orientirte, inhärente Verticibasalität der embryonalen Zelle schliessen, wie es Vöchting<sup>2)</sup> auf Grund der interessanten Erfahrung thut, dass bei der Transplantation eine erfolgreiche Vereinigung nur dann eintritt, wenn die Zellen in normaler Richtung auf einander treffen, wenn also z. B. zwei Stengelstücke so an einander gesetzt werden, dass der Sprosspol des einen auf den Wurzelpol des anderen trifft.

Wenn wir auf Grund der Gesammterfahrungen der Meristemzelle, die wir bis dahin als eine Einheit behandelten, eine labile Polarität zuschreiben müssen, so ist damit ganz unbestimmt gelassen, durch welche Eigenschaften und Veränderungen im Protoplasten die Polarität bestimmt und modificirt wird. Es ist also möglich, aber nicht nothwendig, dass der Protoplast selbst unveränderlich polar ist

1) Nach unveröffentlichten eigenen Beobachtungen. Ueber das Eingipsen von Spirogyra etc. vgl. Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 240, 383.

2) Vöchting, Transplantation 1892, p. 149. Ueber die Pfropfversuche u. das Bestehen der Zellen, durch entsprechendes Wachsthum ein Zusammenreffen der ungleichnamigen Pole zu erzielen, vgl. II, § 49. Uebrigens tritt z. B. bei Copulation der verticibasalen Schwärmzellen die Vereinigung an den gleichnamigen Polen ein. — Vöchting hat nur mit Meristemzellen gearbeitet, die unter dem inducirenden Einfluss der mit ihnen verbundenen differencirten Gewebe standen. Die bestimmte Determination hat z. B. auch zur Folge, dass ein Rindenlappen auf seiner Innenseite Xylem Neubildet, während die Cambialzellen factisch nicht nur nach aussen, sondern auch nach innen hin Phloëm produciren können. Vgl. Vöchting, l. c. p. 146; Beyerinck, Wurzelknospen u. Nebenwurzeln 1886, p. 11; Frank, Krankheit. d. Pflanzen 1894, II. Aufl., Bd. I, p. 70. [Nach Mische, Flora 1900, p. 113 lässt sich durch verschiedene Mittel (Centrifugalwirkung, Wundreiz) erzielen, dass in Blättern von Monocotylen die Spaltöffnungsmutterzelle nicht, wie normal, an dem acroskopen, sondern an dem basiskopen Ende der Zellen abgeschnitten werden.]

und in Folge von Orientirungsreizen (analog wie eine freilebende Euglepa) innerhalb der starren Zellhaut die Lage seiner fixen Symmetrieachse selbstthätig verschiebt. Eine Verschiebung der Polarität könnte aber auch ohne Wendung des Gesamtkörpers, durch die Modification der inneren Constellation erzielt werden. Letzteres ist augenscheinlich der Fall, wenn der Schwärmer eines Myxomyceten durch die Ausgestaltung von Cilien die Existenz einer variablen Polarität anzeigt, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass z. B. die Verschiebungen (Inductionen) der Polarität in Spirogyra und in embryonalen Zellen der höheren Pflanzen in erster Linie durch die Modification der inneren Constellationen erzielt werden.

**Ursprung der Polarität.** So gut wie die direct sichtbaren, kennzeichnen auch die erst durch eine Reaction nachweisbaren Polaritäten bestimmte Eigenschaften, die in verschiedener Weise zu Stande kommen und theilweise autonomen, theilweise aitionomen Ursprungs sind. Da aber in sehr vielen Fällen die Determination durch innere Ursachen unzweifelhaft in die Augen springt, so ist schwer zu verstehen, wie Sachs<sup>1)</sup> zu der Ansicht kommen konnte, die besprochene physiologische Verticibasalität werde allein durch die verticale Stellung der Pflanzenorgane, durch den Einfluss der Schwerkraft (und theilweise des Lichtes) verursacht. Thatsächlich lehren schon die Zweige der Hängebäume<sup>2)</sup>, sowie Sprosse, die zwangsweise in umgekehrter Lage<sup>3)</sup> gehalten werden, dass sich trotz der inversen Wirkung der Schwerkraft die Verticibasalität in demselben Sinne gestaltet, wie an anderen Sprossen. Da aber allgemein Organe von gleicher morphologischer Dignität in verschiedener Weise ausgebildet und für verschiedene Ziele und Zwecke nutzbar gemacht werden, so ist es nicht auffallend, dass zwar nicht die positiv geotropischen Zweige der Trauerbäume, wohl aber die positiv geotropischen Rhizome von Yucca und Cordylone<sup>4)</sup> mit der den normalen Wurzeln zukommenden Verticibasalität ausgestattet sind, die sich bei Yucca mit dem Uebergang in negativ geotropische Sprosse ebenso ändert, wie bei Wurzeln, die sich in Sprosse verwandeln. Uebrigens hängt die geotropische, sowie auch die heliotropische u. s. w. Reactionsfähigkeit von Qualitäten ab, die sich unabhängig von einander und ebenso unabhängig von der Polarität und der bestimmten Richtung der Polarität ausbilden und verändern können (II, p. 167). Wie in jedem Falle haben wir auch hinsichtlich der Polaritäten und der Symmetrieverhältnisse zunächst mit den derzeit vorhandenen Pflanzen und mit den diesen zukommenden Eigenschaften zu rechnen, die durch ihre Existenz nicht verrathen, wie sie im phylogenetischen Sinne entstanden sind. Man kann deshalb nicht ohne weiteres wissen, in welchen Fällen und in wie weit die Schwerkraftwirkungen bei der phylogenetischen Ausbildung der polaren Qualitäten mitwirkten<sup>5)</sup>.

1) Sachs, Arbeit. d. Botan. Inst. in Würzburg 1880, Bd. II, p. 469, 484 u. s. w. — Vgl. die Entgegnungen von Vöchting, Bot. Ztg. 1880, p. 593; Organbildung 1884, Heft 2, p. 95, 188. — Die Ansicht von Sachs hängt theilweise zusammen mit der unhaltbaren Theorie der organbildenden Stoffe vgl. II, § 54.

2) Vöchting, Bot. Ztg. 1880, p. 598, 605; Organbildung 1884, II, p. 95, 188. Analoges für horizontal wachsende Rhizome, Kartoffelnknollen u. s. w. Vgl. Vöchting, l. c. und Bibliotheca botanica 1887, Heft 4, p. 40.

3) Vöchting 1884, l. c. p. 132; Transplantation 1892, p. 34.

4) Sachs, l. c. 1880, p. 475; Vorlesungen über Pflanzenphysiol. II. Aufl., 1887, p. 536; Vöchting, Bot. Ztg. 1880, p. 604; Organbildung 1884, II, p. 188.

5) Vgl. auch Vöchting, Transplantation 1892, p. 138.

## Abschnitt II.

## Correlation und Reproduction.

## § 45. Allgemeines über Correlationsvorgänge.

Mit der Arbeitstheilung wird es, wie schon Band I, § 4 hervorgehoben wurde, nothwendig, dass durch die innere Verkettung und wechselseitige Beeinflussung in selbstregulatorischer Weise für das harmonische und zweckentsprechende Zusammenwirken der Organe der Pflanze und der Zellen eines Organes gesorgt ist. Es muss deshalb auch die Entwicklung der Organe und Zellen durch die correlativen Beziehungen so dirigirt werden, wie es für die Herstellung und die Aufrechterhaltung des harmonischen Zusammenwirkens der Theile im Dienste des Ganzen unerlässlich ist<sup>1</sup>). Um das zu erreichen, muss aber der Organismus (ebenso wie ein Mechanismus) so beschaffen sein, dass durch eine Störung die Reactionen hervorgerufen werden, die auf thunlichste Ausgleichung der Störung, also auf Wiederherstellung des Gleichgewichtes hinarbeiten (II, § 4). Damit ist zugleich gesagt, dass das selbstregulatorische (correlative) Walten nicht erst durch die störenden Eingriffe erweckt wird, sondern im normalen Lebensgang dauernd thätig ist. Die Reactionen auf besondere Eingriffe sind aber, wie immer, ein wichtiges Hilfsmittel, um einige Einsicht in die Wechselwirkungen unter den normalen Bedingungen zu gewinnen. Der Vergleich mit selbstregulatorisch arbeitenden Maschinen macht es auch im allgemeinen verständlich, dass in Folge der specifischen Eigenschaften oft nur an einer bestimmten Stelle (an einem einzelnen Gliede) eine merkliche Reaction eintritt, obgleich die Gesamtverkettung es mit sich bringt, dass bei einem localisirten Eingriff alle Theile des Ganzen mehr oder minder in Mitleidenschaft gezogen werden. Uebrigens geht aus der selbstregulatorischen Lenkung des Stoffwechsels genugsam hervor, dass die correlativen Erfolge nicht nur in Wachstums-, sondern auch in Stoffwechselprocessen bestehen, die sich auch in die nicht mehr wachsenden Organe ausbreiten (I, § 4, 93 u. s. w.).

Wir berücksichtigen also nicht das gesammte correlative Walten, wenn wir nur die für das Auge wahrnehmbaren formativen Vorgänge in das Auge

1) Wie schon Bd. I, p. 22 Anmerk. gesagt ist, fasse ich unter »Correlationen« die Gesamtheit der physiologischen Wechselbeziehungen zusammen, gleichviel ob es sich um Stoffwechselprocesse oder Wachstumsvorgänge handelt. Einzelne besonders auffällige Wachstumsrelationen lenkten schon frühzeitig die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich. Vgl. z. B. de Candolle, *Théorie élémentaire* 1819, II. édit., p. 90; Pflanzenphysiol. übers. von Röper 1835, Bd. 2, p. 333; Th. A. Knight, *Philosoph. transact.* 1806, Th. 2, p. 293, übers. in Ostwald's Klassikern Nr. 66, p. 38. Siehe ferner Vöchting, *Bot. Ztg.* 1893, p. 79; Goebel, *Flora*, Ergzbd. 1895, p. 194; *Organographie* 1898, I, p. 176; Herbst, *Biol. Centralbl.* 1895, 15, p. 721 u. die an diesen Stellen sowie die fernerhin cit. Literatur. — In Bezug auf Stoffwechsel siehe auch Bd. I, p. 545—521 etc.

fassen und zur Erläuterung der Wechselwirkungen zwischen den Organen einer Pflanze im folgenden einige correlative Reactionen kurz behandeln. Eine solche Correlation tritt uns allgemein an Stengelstücken, Wurzelstücken u. s. w., in dem Bestreben entgegen, das zu bilden, was zur Wiederherstellung der Totalität nothwendig ist, eine Fähigkeit, welche die Vermehrung der Pflanze durch Stecklinge etc. ermöglicht (II, § 47). In Folge der Störung der bisherigen correlativen Wirkungen werden also an dem Steckling Knospen oder Zellgruppen zum Auswachsen oder zur Productionsthätigkeit angeregt, denen durch die Wechselwirkungen in der intacten Pflanze Ruhe aufgedrängt war (II, § 42). Dieser verfällt normalerweise ein gutes Theil der angelegten Knospen, die dann activirt werden, wenn die austreibenden Knospen entfernt werden oder wenn die angestrebte Fortbildung dieser Knospen mechanisch (durch Gipsverband)<sup>1)</sup> unmöglich gemacht wird. Auf diese Weise ist also für eine regulatorische Ersatzthätigkeit gesorgt und z. B. erreicht, dass sich ein Baum von neuem belaubt, wenn im Frühjahr die jugendlichen Blätter durch Frost, Maikäferfrass u. s. w. vernichtet werden<sup>2)</sup>. Der Ersatz wird dann entweder durch das Austreiben von Ruhknospen oder durch das Weiterwachsen der in Bildung begriffenen Knospen geliefert, in denen unter diesen Umständen die Ausbildung der Knospenschuppen unterbleibt oder modificirt wird (II, p. 468). An dem Wurzelsteckling wird aber die Production von Knospen veranlasst, die ohne die Modification der correlativen Reizwirkungen nicht entstanden sein würden.

In analoger Weise wird an bestimmten Stellen des Stecklings (II, § 43) die Neubildung von Wurzeln oder das Austreiben von Wurzelanlagen angeregt. Wird die Ausführung dieser Bestrebungen durch eine mechanische Hemmung oder auf andere Weise unmöglich gemacht, so setzt die Productionsthätigkeit an einem anderen passenden Orte ein und es lässt sich demgemäss das Austreiben oder die Neubildung von Sprossen oder Wurzeln an eine andere Stelle verlegen (II, § 43). Auf diese Weise gelingt es sogar, die über dem Boden befindlichen Sprosse der Kartoffel und anderer Pflanzen zur Knollenbildung zu veranlassen<sup>3)</sup>.

Sorgt man aber dafür, dass nur eine beschränkte Anzahl von Sprossen oder von Wurzeln zur Entwicklung kommt, so pflegen sich diese kräftiger zu gestalten. Das geschieht auch nach dem Decapitiren der wachstumsthätigen Wurzelspitze oder Sprossspitze. In diesem Falle tritt neben der Wachstumsförderung häufig eine Aenderung der geotropischen Sensibilität ein, die zur Folge hat, dass sich die Seitenwurzeln steiler abwärts, die Seitensprosse steiler aufwärts stellen und dass unter Umständen auf diese Weise ein Ersatz der Hauptachse zu Stande kommt (II, Kap. XIII).

Derartige correlative Reactionen treten auch an anderen Organen ein. So fallen die Laubblätter häufig merklich grösser aus, wenn man nur eine

1) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistung 1893, p. 357, 382; J. Richter, Flora 1894, p. 416 (Chara); Fr. Hering, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 137.

2) Lit. z. B. A. P. de Candolle, Pflanzenphysiol. 1833, Bd. I, p. 437; Treviranus, Physiol. 1833, p. 299; Nördlinger, Forstbotanik 1874, Bd. I, p. 436; Askenasy, Bot. Ztg. 1877, p. 828; Potonié, Sitzungsber. d. Brandenburg. botan. Vereins 1880, Bd. 22, p. 79; Goebel, Bot. Ztg. 1880, p. 804.

3) Knight, Philosoph. transact. 1806, p. 298; Vöchtling, Bibliothec. botanica 1887, Heft 4, p. 25; Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 1.

beschränkte Zahl zur Entwicklung kommen lässt<sup>1)</sup>, und nach Hering<sup>2)</sup> hat die Entfernung oder das Eingipsen des grösseren Samenlappens von *Streptocarpus* zur Folge, dass sich der kleinere, normalerweise verkümmerte Samenlappen zu dem mächtigen Laubblatt dieser Pflanze entwickelt. Auch ist schon (II, p. 404) mitgeteilt, dass die Laubblätter gewisser Pflanzen im Dunkeln dann erhebliche Grösse erreichen, wenn die am Licht befindlichen Laubblätter abgeschnitten werden. Ferner erfahren bei *Faba* etc. die Nebenblätter eine ansehnliche Vergrößerung, wenn die übrigen Laminartheile des Blattes möglichst früh entfernt werden<sup>3)</sup>. Auch der Ersatz der beseitigten Langtriebe durch die entsprechende Entwicklung von Kurztrieben<sup>4)</sup>, der Ersatz von Sprossen durch die Umbildung einer Dornanlage, die Vergrößerung der assimilirenden Blattfläche durch die Metamorphose einer Rankenanlage<sup>5)</sup> gehören in das Gebiet dieser correlativen Wirkungen. Ferner haben wir schon von der Metamorphose der Knospenschuppen in Laubblätter gehört, die sich vollzieht, wenn die Winterknospen während ihrer Bildungszeit zur sofortigen Weiterentwicklung gebracht werden<sup>6)</sup>.

Da es sich bei der Selbstregulation um eine wechselseitige Beeinflussung handelt, so hat z. B. eine Entwicklungshemmung im Sprosssystem eine Verlangsamung der Wachstumsthätigkeit im Wurzelsystem zur Folge und umgekehrt. Ein solcher correlativer Erfolg tritt ebenso ein, wenn das Sprosssystem (resp. das Wurzelsystem) ganz oder theilweise entfernt, oder wenn dessen angestrebte Wachstumsthätigkeit durch Eingipsen unmöglich gemacht wird (vgl. II, § 38). Aber auch dann, wenn die correlativen Beziehungen zwischen den Theilen eines einzelnen Organes gestört werden, ist ein analoger

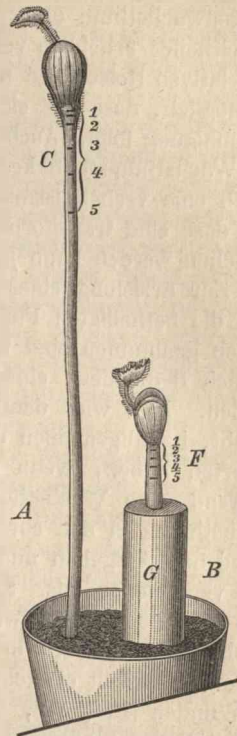


Fig. 23. *Cucurbita pyramifera*. Von den beiden gleichgrossen Keimlingen wurde *B* so in Gips (*G*) eingebettet, dass das 5 mm lange obere Ende (*F*) des Hypocotyls frei blieb. Nach 7 tägigem Aufenthalt im Dunkeln hatte sich dann der freie Keimling *A* und der eingegipste *B* in der durch die Figur gekennzeichneten Weise entwickelt. Man sieht, dass die 5 mm lange Zone (*C*) bei *A* erheblich, bei *B* nur wenig gewachsen ist. (Nach Hering.)

1) Goebel, Organographie 1898, I, p. 180.

2) Hering, l. c. p. 142.

3) Goebel, Bot. Ztg. 1880, p. 838; Organographie p. 180; Kronfeld, Bot. Centralbl. 1887, Bd. 32, p. 363; A. Boirivant, Annal. d. scienc. naturell. 1898, VIII. sér., Bd. 6, p. 393 erhielt analoge Erfolge, als er Theile der Lamina entfernte.

4) A. Henry, Verhandlg. d. Leopold. Akademi. Bd. XI, I, p. 95; Vöchting, Organbildung 1884, II, p. 5; Busse, Flora 1893, p. 164; Raciborski, Flora 1900, p. 29.

5) Vöchting, l. c. p. 35; Mann, Metamorphose 1894, p. 28, 33.

6) Vgl. II, p. 168. Ueber eine analoge Verwandlung von Zwiebeln, F. Hildebrand, Bot. Ztg. 1892, p. 32. Ueber die Umwandlung von Rhizomen in Laubspresse und der Schuppenblätter in Laubblätter vgl. II, p. 102 u. II, Kap. XIII. — Ueber die correlative Callusbildung siehe Tittmann, dieses Buch II, p. 154.

Effect zu erwarten. Dem entsprechend wird durch die Entfernung der befruchteten Samenknospen die Fortbildung des Fruchtknotens sistirt, und wenn man durch Eingipsen der Streckungszone eines Keimstengels das angestrebte Längenwachsthum unmöglich macht, so wird das Wachsthum des freigeblichenen Gipfeltheiles erheblich verlangsamt<sup>1)</sup> (Fig. 29). Natürlich werden sich auch diese correlativen Reizerfolge nur allmählich einstellen und, wie in anderen Fällen, ist es möglich, dass auf eine transitorische Hemmung weiterhin eine relative Beschleunigung folgt. Auch ist es verständlich, dass z. B. eine merkliche Alteration der Wachsthumsthätigkeit des Sprosssystems durch eine ansehnliche, aber nicht durch eine verhältnissmässig geringe Reduction des Wurzelsystems bewirkt wird und dass eine transitorische Hemmung durch eine compensirende Thätigkeit ausgeglichen werden kann<sup>2)</sup>.

Zur Erzielung eines selbstregulatorischen Waltens ist es allgemein nöthig, dass die betheiligten Functionen nicht bis zu dem möglichen Maximum in Anspruch genommen sind und dass zur Wiederherstellung der gestörten Harmonie, je nach Bedürfniss, eine oder einige Functionen beschleunigt oder verlangsamt werden. Man wird demgemäss, wie es sich auch aus den obigen Beispielen ergibt, im allgemeinen dann eine Beschleunigung der Wachsthumsthätigkeit zu erwarten haben, wenn es sich um die Ausgleichung eines Defectes handelt, während eine Wachsthumshemmung gewöhnlich auch eine Verzögerung des Wachsthums in den correlativ abhängigen Theilen veranlassen wird. Den verschiedenen Aufgaben und Bedingungen entsprechend, fallen aber die Reactionen sehr verschieden aus. Schon aus den angeführten Beispielen ist zu entnehmen, dass dasselbe Ziel sowohl durch Anregen, Beschleunigung, Modification der Wachsthumsthätigkeit in einem präformirten Organe, als auch durch eine Neubildungsthätigkeit erreicht werden kann. Zudem zählen u. a. die Heilungsprocesse an Wunden (II, § 38), die Neuformation der Zellhaut um den Gymnoplasten (I, § 84), der Stoffumsatz und die Stoffwanderung (I, Kap. VIII, X) zu den Processen, die regulatorisch und correlativ gelenkt werden.

In letzter Instanz laufen natürlich alle Reactionen auf eine Beschleunigung oder Verlangsamung, sowie auf eine quantitative oder qualitative Verschiebung der Thätigkeit hinaus. Dementsprechend kann man quantitative und qualitative Correlationen<sup>3)</sup> unterscheiden, nur darf man nicht vergessen, dass eine scharfe Abgrenzung nicht möglich ist und dass mit dieser Unterscheidung keine tiefere Einsicht in die Mannigfaltigkeit gewonnen ist. Zu den Besonderheiten gehört es auch, dass unter Umständen ein Organ vicariirend eintritt, wie das z. B. dann der Fall ist, wenn sich in Folge der Beseitigung der Wurzelknollen ein Spross-

1) F. Hering, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1896, Bd. 29, p. 157.

2) Vgl. II, p. 158 u. die dort citirte Lit.

3) Goebel, *Organographie* 1898, I, p. 177. Goebel bezeichnet die quantitativen Correlationen als Compensationen. Diese Unterscheidung basirt nur auf dem sichtbaren Erfolge, berücksichtigt also zweckentsprechend nicht die causalen Verhältnisse. Da es sich aber um innere Reizwirkungen handelt, so sind für eine Eintheilung auch die II, p. 85 angedeuteten Principien anwendbar. Aus den weiteren Erörterungen über die Correlationen in Folgendem ist ferner zu ersehen, dass die von Herbst (*Biol. Centralbl.* 1895, Bd. 15, p. 724) versuchte Eintheilung in Compensationen, Alterationen, echte Correlationen weder allen Modalitäten Rechnung trägt, noch eine sichere Abgrenzung vorstellt. Vgl. auch dieses Buch II, § 46.



theil zu einem anschwellenden Reservestoffbehälter ausbildet<sup>1)</sup>. Diese und andere Vertretungen können um so weniger überraschen, als ohnehin im normalen Entwicklungsgange morphologisch gleichartige Organe (Anlagen) verschieden ausgebildet und nutzbar gemacht werden. Zudem haben wir gehört, dass die determinirenden Wirkungen, von denen der Verlauf der Ontogenese abhängt, durch die Verschiebung der correlativen Verkettungen und zwar zum Theil im hohen Grade modificirt werden.

In obigen Auseinandersetzungen ist zugleich ausgesprochen, in welchem Sinne das correlative Walten dauernd bei dem normalen Entwicklungsgange im Spiele ist. Einmal wird auch in diesem Falle, wie in jeder Selbstregulation, durch die erweckten Gegenreactionen (compensirenden Reactionen) in den ausgewachsenen und wachsenden Pflanzentheilen ein gewisser Gleichgewichtszustand erhalten. Wird aber selbstregulatorisch auch nur eine einzelne Thätigkeit modificirt oder neu geschaffen, so werden damit zugleich correlative Rückwirkungen auf andere Organe erweckt. Sehr auffällig tritt uns dieses z. B. darin entgegen, dass durch die Entwicklung des (sexuellen oder apogamen) Embryos die Weiterbildung des ganzen Fruchtknotens, sowie die Kräftigung des Fruchtsieles und die Zuleitung von Nährstoffen veranlasst und regulatorisch gelenkt werden<sup>2)</sup>.

Durch die auf das Blühen und Fruchten gerichtete Thätigkeit erfährt das Wachsthum der vegetativen Theile eine gewisse Retardirung und wird demgemäss durch das Exstirpiren der Blüthen beschleunigt<sup>3)</sup>. Umgekehrt wird nicht selten die Bildung der Fortpflanzungsorgane bei höheren und niederen Pflanzen vermindert und ganz verhindert, wenn aus irgend einem Grunde ein üppiges Wachsthum der vegetativen Theile stattfindet<sup>4)</sup>. Desshalb geht bei der Kartoffel mit der Unterdrückung der Knollenbildung die Begünstigung der Blütenbildung Hand in Hand<sup>5)</sup>. Jedoch ist es als eine Folge der auf Ersatz hinarbeitenden Reactionsfähigkeit sehr wohl zu verstehen, dass bei *Onoclea struthiopteris* das Entfernen der Laubblätter zur Folge hat, dass sich an Stelle der fertilen Sporophylle sterile Laubblätter entwickeln<sup>6)</sup>. Uebrigens wird vielfach in der normalen Ontogenese in entwicklungsfähigen Zellen und Organanlagen das Wachsthum für immer oder zeitweise zum Stillstand gebracht, und es ist als eine correlative Folge der energisch auf ein bestimmtes Ziel gerichteten Thätigkeit anzusehen, dass *Phycomyces* während der Bildung des Sporangiums das Längenwachsthum des Sporangienträgers fast ganz einstellt<sup>7)</sup>. Die correlativen Hemmungen

1) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 34, p. 77.

2) Vgl. z. B. Hofmeister, Allgem. Morpholog. 1868, p. 634; Reinke, Nachr. d. Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen 1878, p. 473.

3) O. Mattiolo, Sulla influenza che la estirpazione dei fiori esercita sui buteroli radicali 1900, p. 38.

4) Möbius, Beitr. z. Lehre v. d. Fortpflanzung 1897, p. 132; Goebel, Organographie 1898, I, p. 182; H. Müller-Thurgau, Landw. Jahrbüch. 1898, Bd. 12, p. 57. — Aehnliche Erscheinungen sind mehrfach an Algen, Pilzen etc. gemacht. Vgl. Kap. VI u. IX. Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 150.

5) Knight, Philosoph. transact. 1806, Th. 2, p. 298; C. Kraus, Forsch. a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1884, Bd. 4, p. 58; Vöchting, Biblioth. botan. 1887, Heft 4, p. 20.

6) Goebel, Ber. d. botan. Gesellsch. 1887, p. LXIX.

7) II, p. 12. Bei *Pilobolus* (II, p. 102) wird das Wachsthum mit der Sporangienbildung sistirt, und dauert fort, wenn diese im Dunkeln unterbleibt. — Natürlich können

führen aber in vielen Fällen zur Unterdrückung und zum Absterben von Anlagen und von Zellen, wie dieses u. a. auch bei der Bildung von Tracheen der Fall ist.

### § 46. Fortsetzung.

Bei aller Mannigfaltigkeit im einzelnen handelt es sich bei den correlativen Erfolgen, wie überhaupt in der Ontogenese, stets um Leistungen embryonaler oder characterisirter Zellen (oder Organe), deren Thätigkeit durch die obwaltenden Bedingungen, also insbesondere durch die Wechselwirkungen von Seite der übrigen Gewebe und Organe specifisch und local verschieden beeinflusst und so dirigirt wird, dass je nach Umständen die Wachsthumsthätigkeit gefördert oder gehemmt oder auch zur Formation einer Neubildung veranlasst wird. Der Erfolg resultirt natürlich immer aus der Gesamtheit der (correlativen) Einflüsse, die theilweise direct von dem unmittelbar anstossenden Gewebe, theilweise von den ferneren und fernsten Zellen und Organen ausstrahlen. Da aber auch in diesem Falle die benachbarten Zellen die Reizwirkung übermitteln, da also zunächst immer die anstossenden Gewebe dirigirend und determinirend wirken, so gelten unsere allgemeinen Betrachtungen (II, § 39—45), in welchen die Herkunft der correlativen Einflüsse nicht näher berücksichtigt wurde, auch für den Fall, dass Reize von fernem Organen ausgehen.

Ohnehin kann man dem Erfolge nicht ansehen, wie er zu Stande kam, und wenn z. B. eine Wachsthumshemmung in der Wurzel nachweislich eine Reaction in einem Sprossheil hervorruft, so bleibt dabei unbestimmt, in wie weit eine directe oder indirecte, bezw. eine combinirte Beeinflussung des reagirenden Organes vorliegt. Denn wenn im wesentlichen auch nur die Thätigkeit (Stimmung) in den Zellen verändert wird, die an das reagirende Organ anstossen, so kann dadurch eine sehr auffällige formative Reaction erzielt werden. Da aber bei der wechselseitigen Verkettung aller Theile in Folge eines Eingriffes eine jede Zelle in Mitleidenschaft gezogen wird (II, § 45), so kann nur von Fall zu Fall entschieden werden, ob der überwiegende Einfluss auf das reagirende Organ durch eine directe oder indirecte, bezw. durch eine combinirte Beeinflussung verursacht wird. Bei richtiger Würdigung dieser Erwägungen ergibt sich, dass bei der mangelnden Einsicht in die Innenvorgänge häufig ein sicheres Urtheil nicht zu gewinnen ist und dass ohnehin eine scharfe Abgrenzung zwischen directen und indirecten Einflüssen kaum möglich ist. Jedoch wird man in vielen Fällen, z. B. vielfach dann, wenn eine allgemeine Depression der Thätigkeit ein anderes Organ in Mitleidenschaft zieht, mit Wahrscheinlichkeit auf eine indirecte Beeinflussung schliessen können.

Fassen wir indess die formativen Nah- und Fernwirkungen, ohne Rücksicht auf die Art der Vermittelung, in das Auge, so wird man in Hinsicht auf den Zweck im allgemeinen erwarten dürfen, dass durch die Fernwirkungen vorwiegend die zureichende Ausbildung der auf harmonisches Zusammenwirken

---

durch die neuen Bedingungen gleichzeitig die vegetative und reproductive Thätigkeit in einem umgekehrten Sinne beeinflusst werden.

angewiesenen Organe dirigirt wird, während die Nahwirkungen (neben der quantitativen Direction der Wachsthumsthätigkeit) formativ determinirend zu wirken haben. In der That ist aus den früher besprochenen Erfahrungen zu ersehen, dass in dem fortwachsenden Spross (oder Wurzel) einer Blütenpflanze, in dem Thallus einer Marchantia u. s. w. die besondere Determinirung der embryonalen Zellen durch die benachbarten Gewebe und zwar so überwiegend durch diese besorgt wird, dass die specifische Induction im Vegetationspunct dem Wesen nach an abgetrennten Spross- und Thallusstücken fort dauert. Indess sind auch Reactionen mitgetheilt, in denen die morphogene Thätigkeit sehr wesentlich durch eine correlative Fernwirkung modificirt wird<sup>1)</sup>.

Jedenfalls ist durch die correlative Verkettung und das selbstregulatorische Walten bedingt, dass die Veränderung der Thätigkeit in einem Organe nahe und ferne Organe (Zellen) in Mitleidenschaft zieht und dass von diesen hinwiederum Actionen und Reizwirkungen auf andere Zellen und Organe ausstrahlen und zurückstrahlen. Ohne eine solche allseitige und reflectorisch wirksame Reizverkettung wäre überhaupt die regulatorische und zweckentsprechende Lenkung in dem wachsenden und thätigen Organismus unmöglich<sup>2)</sup>. Alle die besprochenen correlativen Beziehungen sind in der That zugleich Beispiele für ein solches Walten. So ist z. B. die Befruchtung der Anstoss, welcher die Entwicklung des Embryos veranlasst, der hinwiederum die Fortbildung des Fruchtknotens hervorruft. Durch diese Wachsthumsthätigkeit werden dann weiter die Stoffwanderung und die mit dieser verketteten Prozesse regulatorisch gelenkt, die bis in ferne Organe Stoffwechselprozesse hervorrufen, die wiederum Wachsthumsprozesse auslösen können. Analog liegen die Verhältnisse, wenn ein Trieb entfernt wird, der durch seine Thätigkeit eine inactivirende Reizwirkung auf andere Knospen ausübte (II, § 45). Denn so gut wie von der activirten Eizelle strahlen von der activirten Knospe die auslösenden und mechanischen Wirkungen aus, die zur Aufrechthaltung der Harmonie im selbstregulatorischen Getriebe unerlässlich sind. In diesen Beispielen waren der Eintritt des Samenfadens, bezw. die Entfernung (oder mechanische Hemmung) des primären Triebes die Aussenwirkungen, welche die inneren Actionen (d. h. die Verschiebungen in diesen) veranlassten. Uebrigens folgt aus dem Gesagten, dass überhaupt keine Reizwirkung localisirt bleiben kann, wenn auch möglicherweise die direct sichtbaren Reactionen nur an der unmittelbar betroffenen Stelle auftreten.

Reizleitungen und reflectorische Reizverkettungen gehören überhaupt zu dem innersten Wesen des Organismus, auch des einzelnen Protoplasten, der ja ein gegliederter Organismus ist, dessen Leistungen durch das selbstregulatorisch gelenkte Zusammengreifen der Organe und der Bausteine zu Stande kommen (I, § 7—9). Die Erfahrungen an Pflanzen, sowie an niederen Thieren, lehren zugleich, dass Reizbarkeit und Reizleitung, dass ebenso das correlative Walten nicht an die Existenz von differencirten Sinnesorganen, Centralorganen und Nerven gekettet

1) Dahin gehört u. a. auch, dass nach L. Gêneau de Lamarlière (Compt. rend. 1899, Bd. 128, p. 460) das Abschneiden der primären und secundären Achsen häufig die Entwicklung von Fasciationen bei *Barkhausia taraxacifolia* veranlasst. — Ueber Fasciationen vgl. ferner z. B. de Vries, Bot. Centrbl. 1899, Bd. 77, p. 289 u. die hier cit. Lit.

2) Vgl. Bd. I, § 3 u. Pfeffer, d. Reizbarkeit d. Pflanze 1893, p. 93 (Sep. a. Verhandlg. d. Gesellsch. deutsch. Naturf. u. Aerzte 1893).

sind. Jedoch ist schon aus den angeführten Beispielen zu ersehen, dass uns unter Umständen ein Organ (z. B. die befruchtete Eizelle) als der Erreger und Lenker der correlativen Actionen erscheint. In principieller Hinsicht bestehen übrigens analoge Beziehungen in einem selbstregulatorisch gelenkten Mechanismus, der z. B. unter Zuhilfenahme von electricischen Verkettungen so hergestellt werden kann, dass von einer Uhr oder einem Thermoregulator in die Nähe und in die Ferne verschiedene Auslösungen ausgehen, durch die für Erzielung und Aufrechthaltung des normalen Ganges in einem oder in einigen Mechanismen gesorgt wird.

Ohne eine nähere Einsicht in das Innengetriebe lassen sich doch die obigen allgemeinen Schlüsse und ferner die Folgerung ableiten, dass durch die Thätigkeit, oder wie man auch sagen kann, durch Mangel und Ueberfluss (I, § 4) zugleich die Anstöße und Reactionen erweckt werden müssen, die zur Aufrechthaltung des harmonischen Waltens, zur Befriedigung des Bedürfnisses nothwendig sind. Dass in der That die Regulation nicht schlechthin von der Existenz, sondern vielmehr von der Thätigkeit eines Organes (von den functionellen Reizen II, p. 203) abhängt, lehren ebenso die gesammten Erfahrungen. Sehr anschaulich wird dieses z. B. durch die Thatsache demonstrirt, dass durch die mechanische Hemmung des Wachstums einer Knospe ein ähnlicher correlativer Erfolg veranlasst wird, wie durch das Wegschneiden der Knospe, durch welches ausserdem die Wundreaction mit den sich anschliessenden Folgen hervorgerufen wird.

Wie sich aus II, § 51—53 ergibt, werden nicht nur zur mechanischen Ausführung, sondern auch zur Veranlassung der correlativen Reactionen verschiedene Mittel angewandt, unter denen in zweckentsprechender Weise auch diejenigen Reizwirkungen eine hervorragende Rolle spielen, die durch den Consum der Nahrung und durch die Störung des Gleichgewichtes in der Vertheilung der Nährstoffe ausgelöst werden (I, § 93; II, § 52). Ich erwähne dieses bereits an dieser Stelle, um zugleich einer irrigen Annahme zu begegnen, nach welcher direct durch die Entziehung der Nahrung, also durch die Herbeiführung eines Nahrungsmangels, die correlative Inactivirung von Knospen u. s. w. bewirkt werden soll<sup>1)</sup>. Dass dem nicht so ist, beweisen u. a. die Erfahrungen, dass die ruhenden Knospen oft reichlich Reservestoffe enthalten und nach dem Isoliren austreiben, dass ferner unter Umständen die mechanische Wachstumshehmung (durch einen Gipsverband) eine Wachstumshehmung in den correlativ verketteten Organen zur Folge hat (II, § 45), obgleich diesen nach der Aufhebung der bisherigen Wachstumsconcurrentz eine grössere Nahrungsmenge zur Verfügung gestellt ist. Natürlich kann auch durch Nahrungsmangel ein Stillstand des Wachstums verursacht werden, indess geschieht dieses in den nach Wachstum strebenden Organen erst bei einem so weitgehenden Hungerzustand, wie er unter normalen Ernährungsbedingungen wahrscheinlich in keinem Organe eintritt.

<sup>1)</sup> Einem analogen Irrthum in Bezug auf die Causalverkettung von Wachstum und Ernährung werden wir noch bei der Besprechung der periodischen Ruhezustände begegnen (II, Kap. IX). Auch ist schon II, § 30—32 dargethan, dass die Wachstumsfähigkeit, trotz der besten Nahrungsversorgung, transitorisch oder dauernd lahm gelegt sein kann.

Auch wird es nicht durch Nahrungsmangel, sondern durch die dirigirenden, correlativen Reizwirkungen veranlasst, dass in einem Gewebe bestimmte Zellen zu Tracheen werden und in Folge dieses Entwicklungsganges frühzeitig absterben und deshalb ausgesaugt werden. Ebenso wird durch die correlative Reizwirkung vielfach im normalen Entwicklungsgang die Lahmlegung von Anlagen erzielt, die dann in manchen Fällen (Samenknospen etc.) mit der Zeit absterben. Uebrigens gehen in Folge des Unterbleibens der normalen functionellen Inanspruchnahme z. B. manche Blattstiele nach dem Entfernen der Lamina, die Stummel von Internodien u. s. w. allmählich zu Grunde<sup>1)</sup>. Aber auch bei der Concurrenz zwischen Mikroorganismen wird, so lange eine genügende Menge von Nahrung vorhanden ist, das Lahmlegen und die Unterdrückung der einen Art nicht durch den Nahrungsmangel und die Entreissung von Nahrung, sondern durch den hemmenden und tödtlichen Einfluss von Stoffwechselproducten u. s. w. herbeigeführt (I, p. 515).

**Functionelle Reize.** Da alles vitale Geschehen (die Erhaltung des Lebens, die progressive Ontogenese u. s. w.) eine functionelle Leistung ist, so sind alle correlativen Verkettungen zugleich functionelle Wechselwirkungen (bezw. functionelle Reize). Aus den Besprechungen des correlativen Waltens ergibt sich also ohne weiteres, dass durch die functionellen Wechselwirkungen im einzelnen Protoplasten oder zwischen verschiedenen Zellen (Organen) nicht nur die Fortbildung und die Umbildung, sondern auch die Neubildung von Organen veranlasst werden. Auf diese Weise ist also, wie z. B. die Chloroplasten lehren, auch die Formation von Organen möglich, die eine bis dahin nicht vorhandene Function ausüben. Während in diesem Falle die eigene Specialfunction als ein Bildungsreiz nicht in Betracht kommt, kann eine (generelle) Function, die wie z. B. die Stoffwanderung, schon in jedem undifferencirten Gewebe thätig ist, sehr wohl in verschiedenem Sinne als Reiz wirken und demgemäss unter Umständen die Differencirung von Gefässbündeln etc. veranlassen, die nunmehr als specielle Leitbahnen functioniren<sup>2)</sup>. Dass dann fernerhin

<sup>1)</sup> Lit.: Vöchting, Organbildung 1878, I, p. 232; 1884, II, p. 443; Th. Hartig, Bot. Ztg. 1862, p. 82; R. Hartig, Lehrbuch 1891, p. 235; J. Massart, La cicatrisation chez les végétaux 1898, p. 64. Sicherlich wird auch das Vorkommen von Endknospen bei Fagus, Ulmus etc. nicht, wie es Wiesner (Bot. Ztg. 1889, p. 4; Goebel, Organographie 1898, I, p. 479) annimmt, direct durch Wasserentziehung bewirkt, wenn es auch möglich ist, dass durch den relativen Wasserentzug ein Reiz ausgelöst wird. — Ueber Erfolg durch Wasserentzug vgl. I, p. 494. Ueber die Folgen des Nahrungsmangels I, p. 598.

<sup>2)</sup> Nach Jost (Bot. Ztg. 1891, p. 530; 1893, p. 431) und nach Busch (Ber. d. bot. Ges. 1889, Generalvers. p. 29) unterbleibt im Blattstiel von Phaseolus die Ausbildung der Blattspur, wenn durch entsprechende Einschnitte frühzeitig die Continuität der Bahnen unterbrochen wird. Vermuthlich wird auch beim Pfropfen der zwischen dem Reis und der Unterlage angestrebte Austausch die Differencirung in dem Verbindungswege (Callus) derart beeinflussen, dass durch diese Differencirung die Continuität der Leitbahnen hergestellt wird. — In dem Embryo kommt indess die übliche Gewebedifferencirung ohne einen durch die Richtung der Stoffleitung bedingten Reiz, aus inneren Ursachen zu Stande. Die bessere Ausbildung der Leitbahnen bezw. der Cuticula durch Steigerung der Wasserleitung bezw. der Transpiration (II, § 34; vgl. auch II, § 46), die Zunahme der Tragfähigkeit durch Steigerung der mechanischen Inanspruchnahme (II, § 36) etc. sind u. a. Beispiele für die Reizwirkung einer Einzelfunction. — Ueber phylogenetische Fragen sowie über die Herkunft functionsloser Organe haben wir hier nicht zu discutiren; ebenso nicht über die Herkunft der Fähigkeit des Organismus, eine den Anforderungen entsprechende (functionelle) Structur herstellen zu können.

die Realisirung der Eigenthätigkeit vielfach, wie erörtert, als Fortbildungsreiz wirkt, ist überhaupt nur ein Specialfall der generellen Thatsache, dass schon ein jeder Protoplast durch seine Thätigkeit zugleich die Bedingungen für die Erhaltung der vitalen Functionen und für die ontogenetische Ausbildung des Ganzen und der Theile zu schaffen hat (I, p. 2). Fasst man sachgemäss die Gesamtheit aller functionellen (d. h. also correlativen) Wechselwirkungen in das Auge, so ist es ganz selbstverständlich, dass durch die Thätigkeit nicht nur Reize auf das functionirende Organ selbst, sondern auch auf nahe und ferne Organe (Zellen) ausgeübt werden, dass ferner diese Reize und die Reizerfolge sehr verschiedenartig sind<sup>1)</sup>. Die Erkenntniss einer functionellen (correlativen) Beziehung, die immer schon einen Fortschritt bedeutet, entbindet natürlich nicht von der Aufgabe, die massgebenden Factoren näher zu präcisiren (II, p. 162).

### § 47. Reproduction und Regeneration.

Die Ontogenese ist insofern eine Reproduktionsthätigkeit, als die Bildungsthätigkeit der Ahnen wiederholt wird. Jedoch muss auch im normalen Entwicklungsgang vielfach Ersatz für absterbende Organe (Blätter, Rinde, Holz, Wurzelhaare, Cuticula etc.) geschaffen werden, und zudem ist die interne Lebens-thätigkeit des Protoplasten augenscheinlich mit einer dauernden Zerspaltung und Neubildung verknüpft (I, p. 466, 522). Alle diese Vorgänge hängen mit dem selbstregulatorischen und correlativen Walten zusammen, durch das, wie schon besprochen wurde (II, § 45, 46), bei Wegnahme von Organen die Reactionen hervorgerufen werden, die auf den Ersatz des Fehlenden hinarbeiten. Sofern dieser Ersatz durch Neubildungen, Auswachsen von Anlagen u. s. w. zu Stande kommt, pflegt man von Reproduction zu reden, während eine Regeneration dann vorliegt, wenn an einem Organe der hinweggenommene Theil selbstthätig wiederhergestellt wird<sup>2)</sup>.

Es ist nicht unsere Aufgabe, näher die ausgezeichnete Reproduktionsfähigkeit der Pflanzen zu behandeln, welche unter normalen und unter abnormen Verhältnissen in ausgedehnter und verschiedener Weise zu vegetativer Vermehrung führen kann<sup>3)</sup>. Wie aber die gesammte reproductive Thätigkeit

1) Die Differenzen, die sich bei O. Hertwig, Zelle u. Gewebe 1898, II, p. 400, 472; W. Roux, Gesammelt. Abhandlg. 1895, I, p. 334; H. Driesch, Analyt. Theorie d. organisch. Entwicklung 1894, p. 62 finden, beruhen wenigstens z. Th. darauf, dass Einzelfälle in das Auge gefasst und dass die Fragen mit Betrachtungen über den Ursprung der zweckentsprechenden Structur verwebt wurden.

2) Vgl. z. B. Frank, Krankheiten d. Pflanzen II. Aufl., 1895, Bd. I, p. 90; O. Hertwig, Zelle u. Gewebe 1898, II, p. 479; Y. Delage, L'hérédité 1893, p. 92. Von anderen Autoren, z. B. von Goebel (Organographie 1898, I, p. 36), wird Regeneration generell für alle Ersatzthätigkeit angewandt. Mit Delage kann man im näheren regelmässige (normale, physiologische) und accidentelle (abnorme, pathologische) Regeneration u. Reproduction unterscheiden.

3) Ueber die normale Vermehrung vgl. die Lehrbücher. — Ueber die Reproduktionsthätigkeit an Theilstücken vgl. z. B. Frank, Krankheit. d. Pflanzen II. Aufl., 1895, Bd. 4; Vöchtling, Organbildung 1878, I; 1884, II; Transplantation 1892, p. 145; Wiesner, Elementarstructur 1892, p. 99; C. Rechingen, Verh. d. zool. bot. Ges. in Wien 1893, p. 340; Tittmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 27, p. 164; J. Massart, La cicatrisation chez l. végétaux 1898; Goebel, Organographie 1898, I, p. 36 sowie die noch

durch das selbstregulatorische Walten beherrscht wird und wie die reproducirenden Reactionen anschauliche Belege für die correlative Verkettung liefern, wurde bereits (II, § 45, 46) dargelegt. Bei dieser Gelegenheit ist auch darauf hingewiesen, dass die Ergänzung theilweise durch das Auswachsen schon vorhandener Anlagen, theilweise durch Neubildungen geschaffen wird. Dabei werden im Pflanzenreich, wie es zur Herstellung des Fehlenden unerlässlich ist, Fremdbildungen (Heteromorphosen Loeb's)<sup>1)</sup> in ausgedehntem Maasse angewandt, d. h. es treten als Ersatz für das Hinweggenommene Organe auf (z. B. Laubknospen an Wurzeln, Blättern und sogar an Früchten, Protonema an der abgeschnittenen Moosseta), die unter normalen Bedingungen an den intacten Organen nicht entstanden sein würden.

Die Reproductionsfähigkeit wird (sowie die fortdauernde Zuwachsthätigkeit II, § 2) durch die Conservirung embryonaler Zellen ermöglicht, die je nach den determinirenden Einflüssen Verschiedenes liefern (II, § 40 ff.). Da aber die Realisirung der Fähigkeiten immer nur bedingungsweise eintritt, da also unter Umständen die allseitig befähigten Zellen nicht einmal die Wachsthumsthätigkeit aufnehmen, so kann man aus den negativen Resultaten nicht ohne weiteres auf den Mangel des embryonalen Characters schliessen. Der embryonale Character kann auch nicht mit Sicherheit nach dem mikroskopischen Bilde beurtheilt werden und kommt nachweislich manchen Zellen zu, die das Aussehen von somatischen Zellen angenommen haben. (Vgl. besonders II, § 42 und 43.)

Bei manchen Schimmelpilzen vermag eine jede ausgewachsene Zelle des Myceliums nach dem Abtrennen das Ganze zu reproduciren<sup>2)</sup>. Diese Befähigung, wenn auch nicht in gleichem Grade, scheint ebenso einer jeden Zelle des Thallus von *Lunularia* und *Marchantia* innezuwohnen<sup>3)</sup>. Unter den Laubmoosen giebt es solche, bei denen alle oder nur bestimmte Zellen des Blattes reproductionsfähig befunden wurden<sup>4)</sup>. Auch in diesen Fällen ist schön zu übersehen, dass die reproductive Thätigkeit zumeist erst durch das Abtrennen des Blattes ausgelöst wird. Es ist übrigens nicht unwahrscheinlich, dass bei den Moosen der embryonale Character auch dem Protoplast vielen der nicht producirenden Zellen zukommt, dass also deren Auswachsen durch die besonderen Umstände, theilweise vielleicht durch die Umkleidung mit einer nicht mehr wachsthumsfähigen Zellhaut verhindert wird. Unter den höheren Pflanzen giebt es manche, die leicht (aus Stengeln, Blättern, Wurzeln) reproduciren und die auch in den ausgewachsenen Organen erweckungsfähige Ruhezellen reserviren, von denen in gewissen Fällen eine einzelne Zelle den Ausgangspunct für eine Knospe und eine ganze Pflanze bildet (Hansen, l. c.

fernerhin zu citirende Lit. Ueber Adventivbildungen siehe ferner Hansen, Vergl. Unters. über Adventivbildungen 1884; M. W. Beyerinck, Ueber Wurzelknospen u. Nebenwurzeln 1886; J. H. Wakker, Bot. Centralbl. 1887, Bd. 32, p. 238; Noll, Landwirth. Jahrb. 1900, Bd. 29, p. 395; Heinricher, Ber. d. bot. Gesellsch. 1900, p. 442; J. Palisa, ebenda 1900, p. 398. — Ueber Wundreize u. Callusbildung dieses Buch II, § 47.

1) Die Bezeichnung »Heteromorphose« rührt von Loeb her. Vgl. II, p. 82.

2) Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 180.

3) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 46, p. 367; Schostakowitsch, Flora 1894, Ergänzungsbd., p. 350.

4) F. de Forest Heald, Gametophytic Regeneration. Diss. Leipzig, 1897; Correns, Ber. bot. Ges. 1898, p. 22; Unters. über Vermehrung d. Laubmoose 1899, p. 339.

p. 45; Wakker, l. c.). Dagegen kommt anderen Pflanzen nur eine geringe Reproduktionsbefähigung zu, und es gelingt deshalb nur schwer oder gar nicht, z. B. *Pinus sylvestris* oder *Fagus sylvatica* durch Stecklinge zu vermehren (Wiesner 1892, l. c. p. 88; Reehinger, l. c. p. 347).

Es ist übrigens begreiflich, dass die Theilstücke, um erfolgreich zu reproduzieren, nicht unter eine gewisse Grösse sinken dürfen. Immerhin erzielte Reehinger<sup>1)</sup> noch Reproductionsthätigkeit an den nur 4,5 mm dicken Querscheiben der Wurzel von *Cochlearia armoracia*, und Koch<sup>2)</sup> sah sogar aus einem kleinen Stück des Keimfadens des Embryos von *Orobancha* eine ganze Pflanze entstehen. Es ist auch nicht ausgeschlossen, dass es fernerhin gelingt, aus einer isolirten embryonalen Vegetativzelle eines Moores oder einer höheren Pflanze die complete Pflanze zu erziehen, wie dies thatsächlich bei verschiedenen Pilzen und Algen möglich ist. Bei *Vaucheria* und anderen Siphoneen, bei Mucorineen u. s. w. entwickeln sich sogar kleine isolirte Protoplasmamassen, sofern sie einen Zellkern enthalten, wiederum zum Ganzen<sup>3)</sup>. Diese Fähigkeit kommt auch den kernhaltigen Theilstücken der Schwärmsporen von *Oedogonium*, *Vaucheria* und anderen Algen zu<sup>4)</sup>, und ohne Frage wird auch die Eizelle einer höheren Pflanze (analog wie gewisse animale Eizellen) durch die Abtrennung einer gewissen Cytoplasmamasse die Fortbildungsfähigkeit nicht verlieren. Die kleinen Eizellen, die winzigen Bacterien lehren zugleich, dass schon in einem sehr kleinen Raume alles das vereint sein kann, was zur Constitution eines fortbildungsfähigen Organismus nothwendig ist.

Die ausgedehnte Ersatzthätigkeit bei den Pflanzen steht im engen Zusammenhang mit ihrer Befähigung, sich in ihrer Ausgestaltung zu accommodiren. So kommt eine Pflanze, die normalerweise eine Pfahlwurzel ausbildet, auch fort, wenn sie durch die Entfernung der Hauptwurzel, durch den steinigten Untergrund oder durch andere Verhältnisse gezwungen wird, ihr Wurzelsystem in buschiger oder in anderer Gestaltung zu entwickeln, und ebenso lassen sich dem oberirdischen Sprosssystem verschiedene Gestaltungen aufdrängen<sup>5)</sup>. Dagegen tritt bei dem Thiere, das auf die Einhaltung einer bestimmten Körperform angewiesen ist, die Reproduction zurück. Zu der regenerativen Thätigkeit aber, die auf die Wiederherstellung eines Organes in der früheren Form berechnet ist, sind die Pflanzen (neben der Reproduction) ebenso gut befähigt wie die animalischen Organismen.

1) Reehinger 1893, l. c. p. 324; vgl. auch Vöchting, l. c. 1878, p. 37 u. 73.

2) L. Koch, Entwicklungsgesch. d. Orobanchen 1887, p. 9, 28, 193. Ueber die Bedeutung der chemischen Reizung für die Entwicklung vgl. II, § 30. — Ueber Reproduction aus Theilstücken des Embryos vgl. ferner Vöchting, Organbildung 1884, II, p. 22 u. die bei Frank, l. c. p. 421 angeführte Lit., sowie G. Haberlandt, Schutzeinrichtung d. Keimpflanze 1877, p. 79.

3) Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 129; Schmitz, Beobacht. über Siphonocladaceae 1879, p. 33 (Sep. a. Festschrift d. naturf. Gesellsch. z. Halle); Hanstein, Botan. Abhandlg. 1880, Bd. 4, Heft 2, p. 46; Klemm, Flora 1894, p. 49 u. die hier cit. Lit. — Für Mucorineae siehe van Tieghem, Annal. d. scienc. naturell. 1875, VI. sér., Bd. 4, p. 49. — Ueber die Bedeutung des Kerns vgl. Bd. I, § 9.

4) Vgl. z. B. Hofmeister, Zelle 1867, p. 74; Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1855, I, p. 474; A. Braun, Ueber d. Erscheinung d. Verjüngung i. d. Natur 1849—50, p. 174.

5) Vöchting, Organbildung 1884, II, p. 68.



Sehr schön und vollkommen wird in einigen Tagen die Wurzelspitze von *Zea mays*, *Faba* u. s. w. regenerirt, wenn nur der äusserste, urmeristematische Spitzentheil weggeschnitten ist<sup>1)</sup>. Wird aber ein 1—3 mm langer Spitzentheil abgetragen, so tritt schliesslich an der Wundfläche eine Callusbildung (II, § 38) ein. Wenn dann in diesem Callus eine Seitenwurzel neugebildet wird, so kann durch diese Reproduction ebenfalls eine vollkommene Regeneration der Hauptwurzel erzielt werden. Aber auch dann, wenn eine plagiotrop angelegte Seitenachse (Wurzel oder Spross) durch Veränderung der geotropischen Eigenschaften in die Richtung der Hauptachse rückt, kann der Ersatz mit der Zeit so vollkommen werden, dass man der Scheinachse den sympodialen Aufbau nicht mehr ansieht (II, Kap. XIII). Auch bei einer medianen Längsspaltung der Keimwurzel kommt in dem äussersten Spitzentheil eine vollkommene, in den älteren Theilen keine Regeneration zu Stande, so dass diese an demselben Object in allen Abstufungen zu übersehen ist<sup>2)</sup>. Aehnliche Resultate wurden von Lopriore<sup>3)</sup> beim Spalten von Sprossspitzen beobachtet. Diese werden also wahrscheinlich auch den Scheitelpunct regeneriren können, wenn derselbe durch einen Querschnitt entfernt wird. Thatsächlich hat Beyerinck<sup>4)</sup> bei *Salix amygdalina* die Regeneration einer weggeschnittenen Knospe beobachtet.

Vermuthlich wird sich ein Blatt auch dann noch normal ausbilden können, wenn ein Stück der embryonalen Blattanlage weggeschnitten wird. Denn eine weitgehende Regeneration der weggeschnittenen Blatthälfte wurde selbst dann beobachtet, als die Operation die schon vergrösserten Blattanlagen betroffen hatte<sup>5)</sup>. Auch wurde von Raciborski<sup>6)</sup> am Blatte gewisser *Asclepiadeen* eine Wiederbildung der gewaltsam entfernten Vorläuferspitze nachgewiesen. Analog wie bei dem Blatte wird nach dem Längsspalten eines *Farnprothalliums* an dem ausgewachsenen Theil die weggeschnittene Symmetriehälfte nicht regenerirt, während in dem Neuzuwachs, der nach der Operation durch das Scheitelwachsthum entsteht, die normale Gestaltung des *Prothalliums* wieder hergestellt wird<sup>7)</sup>. Ebenso verhält sich ein median halbirter *Thallus* von *Lunularia* und *Marchantia*, obgleich die Zellen an der Wundfläche des ausgewachsenen *Thallustheiles* die Befähigung zur Reproduction des Ganzen besitzen<sup>8)</sup>.

1) Entdeckt von Cisielski, Beitrag z. Biolog. von Cohn 1872, I, Heft 2, p. 21; näher untersucht von Prantl, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1874, Bd. I, p. 346.

2) G. Lopriore, Nova Acta d. Leopoldin. Academ. 1896, Bd. 66, p. 214; Ber. d. bot. Ges. 1892, p. 76.

3) G. Lopriore, Ber. bot. Gesellsch. 1895, p. 410; K. Schilberszky, Ber. d. bot. Ges. 1892, p. 424; Kny, Bot. Ztg. 1877, p. 319; Beyerinck, Bot. Centralbl. 1883, Bd. 16, p. 231.

4) M. W. Beyerinck, Wurzelknospen u. Nebenwurzeln 1886, p. 121.

5) G. Lopriore, Ber. d. bot. Ges. 1895, p. 411; Beyerinck, Bot. Centralbl. 1883, Bd. 16, p. 232. — Andere Blätter, so auch die Blätter von Laubmoosen haben, nach J. Massart (*La cicatrisation* 1898, p. 23) wenig Neigung zur Regeneration. Die Angabe von K. Müller, über eine beobachtete Regeneration am Blatte von *Bryum Billardieri* ist mit Vorsicht aufzunehmen. — Nach der Spaltung der Blattanlage wird also je nach Umständen eine volle Regeneration ausgeführt oder ein Halbblatt ausgebildet. Dagegen dürften Halbembryonen, wie sie an animalischen Objecten beobachtet wurden, durch Spaltung eines wenigzelligen pflanzlichen Embryos nicht so leicht gebildet werden, weil die einzelne Zelle im hohen Maasse befähigt ist, durch Reproduction eine ganze Pflanze zu bilden.

6) Raciborski, Flora 1900, p. 10.

7) C. Heim, Flora 1896, p. 349.

8) Vgl. Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 367.

Bei einem Theil der erwähnten Regenerationen kommt auch eine Neubildung der Epidermis zu Stande, die ausserdem Massart (l. c. p. 55) in einigen anderen Fällen beobachtete und die normalerweise nach dem Einreissen der Palmenblätter stattfindet (Massart, l. c. p. 29). Vielfach und insbesondere in ausgewachsenen Organen pflegt eine Regeneration der entfernten Epidermis nicht einzutreten<sup>1)</sup>, die bekanntlich auch normalerweise oft durch Kork- und Borkebildung ersetzt wird. So lange die Zellen der Epidermis, die Zellen von Algen etc. wachsen, wird aber vielfach die abgesprengte Cuticula regenerirt (II, § 9).

Ferner wird bei *Coprinus stercorarius* der weggeschnittene Hut von dem noch wachsenden Fruchträger regenerirt<sup>2)</sup>, und bei verschiedenen anderen Hymenomyceten besitzt der noch wachsende Hut die Fähigkeit, kleine Defecte auszuheilen. Ebenso liegt eine Regeneration vor, wenn an der Wundstelle des Fadens einer *Vaucheria* der fortwachsende Scheitel wieder hergestellt wird, oder wenn nach dem Entfernen der Scheitelzelle von *Cladophora*, *Sphacelaria*<sup>3)</sup> u. s. w. die terminale Segmentzelle die Function der Scheitelzelle übernimmt. Auch die Neubildung einer Zellhaut (I, § 84; II, § 8) um den seiner Wand (durch Plasmolyse oder auf andere Weise) beraubten Protoplasten ist eine Regenerationsthätigkeit, zu der auch die schon (II, p. 204) erwähnte Zertrümmerung und Neubildung im thätigen Protoplasten zählt.

Während wir die Neubildung eines entfernten Rindenstückes, sowie die Neubildung von Xylem auf der Innenseite eines abgezogenen Rindenstreifens<sup>4)</sup> als eine regeneratorische Cambiumthätigkeit ansprechen müssen, wird durch diese cambiale Thätigkeit in dem normalen Dickenwachsthum Ersatz (Reproduction) für die allmählich absterbenden Holz- und Rindenschichten geschaffen. Ueberhaupt ist nicht zu vergessen, dass sich keine scharfe Grenze zwischen Reproduction und Regeneration ziehen lässt, und dass unter Umständen eine bestimmte Thätigkeit, je nach der Anschauungsweise, als Reproduction oder als Regeneration angesprochen werden kann.

Reproduction und Regeneration sind besonders gelenkte Ersatzreactionen, die durch eine Störung in den bisherigen correlativen Beziehungen ausgelöst werden, die wir aber derzeit ebensowenig wie die normale Ontogenese, als eine nothwendige Folge aus den obwaltenden Bedingungen ableiten können. Da aber die Wachsthumthätigkeit und die Art der formativen Leistung einer embryonalen Zelle stets von den determinirenden Einflüssen abhängen, so ist es nicht überraschend, dass speciell eine Regeneration nicht in allen Fällen ausgeführt wird, in welchen die Bedingungen dafür vorhanden zu sein scheinen. Dieses Resultat dürfte (wie einige vorläufige Versuche bestätigten) in gewissen Fällen schon dadurch verursacht werden, dass eine correlative Hemmung von der reproductiven Ersatzthätigkeit ausgeht, die in der Pflanze augenscheinlich vielfach zunächst aufgenommen und bevorzugt wird und thatsächlich oft ökologisch vortheilhafter ist.

1) Siehe auch Tittmann, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1893, Bd. 27, p. 150. [Eine Regeneration der Epidermis an Blättern von *Tradescantia* beobachtete Miehle, *Flora* 1901, p. 131.]

2) Brefeld, *Unters. über Schimmelpilze* 1877, Heft 3, p. 69; F. Gräntz, *Einfluss des Lichtes auf d. Entwicklung einiger Pilze.* *Diss.* 1898, p. 23; Massart, *La cicatrization* 1898, p. 18.

3) Vgl. Magnus, *Morphol. d. Sphacelarien* 1873, p. 13 u. 18.

4) Frank, *Krankheiten d. Pflanze*, II. Aufl., 1894, I, p. 70 u. die II, p. 193 Anmerk. citirte Lit.

Der zeitliche und formale Verlauf einer jeden Reaction, und somit auch einer Regeneration, ist immer von den obwaltenden Bedingungen und Verhältnissen abhängig, und fällt demgemäss local verschieden aus. Das ist, wie schon erwähnt (II, p. 207), schön an einer längsgespaltenen Keimwurzel zu übersehen, bei der die Regeneration am Scheitel schnell und glatt verläuft, während sie in einiger Entfernung vom Scheitel nur allmählich und unter Zuhilfenahme von Callusbildung ausgeführt wird. In den etwas älteren Partien kommt dann eine Regeneration nicht mehr zu Stande, obgleich von den allseitig befähigten Meristemzellen Callus und Wundschluss geschaffen wird. Auch lässt sich durch Hinwegnahme kleinerer oder grösserer Rindenstücke und eine entsprechende Behandlung erzielen, dass der Defect ziemlich glatt oder unter Bildung von einem ungewöhnlich gebauten Wundgewebe ausgeglichen wird.

Es steht natürlich nichts im Wege, mit Roux<sup>1)</sup> von Postregeneration zu reden, wenn die Reaction, gleichviel ob an Gewebemassen oder an einem wenigzelligen Körper, erst einige Zeit nach der Operation einsetzt und vielleicht unregelmässig verläuft. Jedoch spricht ein solches Verhalten durchaus nicht gegen die embryonale Totalbefähigung der reagirenden Zellen, die thatsächlich z. B. in den oben erwähnten Fällen vorhanden ist. Denn einmal führen, wie schon erwähnt, die typisch embryonalen Zellen nicht in allen Fällen und Lagen eine Regeneration aus, und zudem hängt der Verlauf stets von den obwaltenden Bedingungen ab, unter denen unter Umständen eine Rolle der jeweilige labile Inductionszustand der embryonalen Zellen spielt, dessen Abstreifung möglicherweise eine gewisse Arbeitsthätigkeit fordert (vgl. II, p. 168 etc.).

### Abschnitt III.

## Symbiotische Reactionserfolge.

### § 48. Morphogene Erfolge durch die symbiotische Wechselwirkung.

Wichtig für die Beurtheilung des correlativen Waltens sind die Wechselwirkungen zwischen verschiedenartigen Organismen. Denn diese symbiotischen Correlationen lehren, dass die mannigfachsten Beeinflussungen, auch morphogene Reactionen, durch die conjuncte und die disjuncte Symbiose, durch mutualistisches (friedliches) und antagonistisches (feindliches) Zusammenwirken erzielt werden<sup>2)</sup>.

In Bezug auf die disjuncte Symbiose wurde schon früher (I, p. 545) erörtert, dass durch die Stoffwechelthätigkeit des einen Organismus der

1) W. Roux, Biol. Centralbl. 1893, Bd. 13, p. 656, Gesammelt. Abhandlg. 1895, II, p. 894; H. Driesch, Analyt. Theorie d. organ. Entwicklung 1894, p. 1 ff.

2) Ueber Symbiose vgl. Bd. I, p. 349, 356. — Ueber die verschiedenen Arten der Symbiose siehe auch M. Ward, Annals of Botany 1899, Bd. 13, p. 549.

concurrirende Organismus lahm gelegt und unterdrückt werden kann, und wie und warum je nach den obwaltenden Verhältnissen ein anderes und unter Umständen ein umgekehrtes Resultat herauskommen kann. Bei diesen Wechselwirkungen handelt es sich aber nicht allein um Wachsen und Nichtwachsen, sondern auch um formative Erfolge, die ohnehin bei Pilzen, Bacterien u. s. w. in mannigfacher Weise durch eine Veränderung in dem umgebenden Medium hervorgehoben werden.

Ein schönes Beispiel für einen ausgezeichneten morphogenen Erfolg durch conjuncte Symbiose sind die Flechten<sup>1)</sup>. In diesen ist bekanntlich durch die Vereinigung von Algen und Pilzen ein einheitlicher Organismus entstanden, in dem durch die Wechselwirkung (Determination) zwischen den beiden Contractanten die specifische Gestaltung in dem Neuzuwachs dauernd erhalten wird.

Ferner wird durch das parasitische *Aecidium euphorbiae* eine besondere Gestaltung der befallenen Sprosse von *Euphorbia cyparissias* etc. verursacht. Diese Form erhält sich in den fortwachsenden und neugebildeten Sprossen so lange, als durch die eindringenden und nachdringenden Pilzfäden die bestimmt gerichtete Determination ausgeübt wird. Demgemäss findet man zuweilen einen einzelnen Spross, in den der Pilz nicht eindrang, in normaler Form ausgebildet. Ausserdem sind u. a. die Hexenbesen der Weisstanne (*Aecidium elatinum*), die Taschen der Pflaume (*Taphrina pruni*) Beispiele von auffälligen formativen Reactionen, die durch den eindringenden und eingedrungenen Pilz veranlasst werden<sup>2)</sup>. Ganz spurlos geht ein solches Eindringen wohl nie an einer Pflanze vorüber, wenn auch zuweilen die Reaction auf eine geringfügige äusserliche oder innerliche Aenderung beschränkt bleibt<sup>3)</sup>.

Durch eine localisirte Reizwirkung, die von animalischen oder vegetabilischen Organismen ausgeht, wird ferner die Entstehung der verschiedenartigen Gallen (Zoocecidien und Mycocecidien) veranlasst. Diese liefern sehr anschauliche Belege dafür, dass durch eine ganz bestimmte Reizwirkung eine ganz bestimmte formative Thätigkeit ausgelöst wird, die zum Theil Producte liefert, die ohne diesen determinirenden Einfluss, also in der normalen Ontogenese, nicht zu Tage treten. Der normale Entwicklungsgang kann überhaupt durch die verschiedenartigsten Einflüsse modificirt werden, und es ist desshalb nicht wunderbar, dass durch die Einwirkung von Insecten oder Pilzen auf jugendliche Blütenanlagen die Entwicklung von vergrüneten, gefüllten oder sonst

1) Für unsere Betrachtungen ist es ohne Belang, ob man in den Flechten eine mutualistische oder wie G. J. Peirce (Proceedings of the Californ. Acad. of Sciences 1899, I, p. 236; American Naturalist 1900, Bd. 34, p. 244) eine antagonistische Symbiose annimmt. — Gleiches gilt in Bezug auf die Mykorrhiza (I, p. 357), über welche die neue Arbeit von Stahl (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 648) zu vergleichen ist. — Ueber Formänderungen bei der Mykorrhizabildung vgl. auch Macdougall, Annals of Bot. 1899, Bd. 43, p. 44.

2) Näheres über diese und andere Bildungen bei Frank, Krankheit. d. Pflanzen, II. Aufl., 1894 u. in den anderen Lehrbüchern über Pflanzenkrankheiten.

3) Siehe die Lehrbücher über Pflanzenkrankheiten sowie Wakker, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 10, p. 87; Molliard, Rev. général. d. Bot. 1898, Bd. 10, p. 87; E. Strasburger, Biolog. Centralbl. 1900, Bd. 20, p. 657. — Ueber Einwirkungen von Pilzen auf einander vgl. z. B. die Bd. I, p. 313 citirte Lit.

missgebildeten Blüten veranlasst wird<sup>1)</sup>. Uebrigens ist bekannt, dass solche und andere Missbildungen gelegentlich auch in Folge einer inneren Entgleisung entstehen, die unter Umständen indirect durch die Aussenbedingungen hervorgerufen wird.

In der conjuncten Symbiose kommt es aber nicht nur zu einem innigen Aneinanderschmiegen von Zellen, sondern unter Umständen auch zu einer Aufnahme eines fremden Organismus in das Innere des Protoplasten. Unter anderen wird in *Vaucheria* durch ein in der Zelle lebendes Räderthierchen eine Galle erzeugt<sup>2)</sup>. Ferner werden die Wurzelknöllchen der Leguminosen durch ein Bacterium verursacht, das in den lebenden Protoplasten einwandert und sich in diesem vermehrt (I, p. 387). Weiter leben die Pilzfäden der endophytischen Mykorrhiza im Inneren der Zelle (I, p. 358), und bei der Symbiose zwischen Infusorien und Algen sind letztere in analoger Weise in dem Protoplasten untergebracht, wie bei anderen Pflanzen die Chlorophyllkörper (I, p. 357). Falls aber eine solche Association auf die Nachkommen übergeht, wird, wie schon I, p. 27 erwähnt ist, die durch die Vereinigung und Wechselwirkung erzielte besondere Gestaltung dauernd erhalten.

Wie in einem selbständigen Organismus handelt es sich auch in dem symbiotischen Walten um die selbstregulatorisch gelenkten Wechselwirkungen morphologisch und physiologisch verschiedenartiger Elemente (Organismen). Der Umstand, dass die symbiotisch verketteten Elemente selbständige, zum Theil (isolirt) cultivirbare Arten sind, gewährt den Vortheil, dass man die Eigenschaften der separirten Contrahenten und desshalb den aus dem Zusammenwirken sich ergebenden Erfolg näher studiren kann. Das Zusammenwirken ist aber für die symbiotische Vereinigung im allgemeinen nach denselben Gesichtspuncten zu beurtheilen, wie das selbstregulatorische und correlative Walten in einem selbständigen Organismus (II, § 45, 46). Wie in diesem sind also auch in dem Symbionten neben der Aufrechthaltung der Allgemeinbeziehungen die auf kurze Distanz und zum Theil nur localisirt wirkenden Determinationen (Reizwirkungen) im Spiele. Zu den localisirten Reizwirkungen zählt u. a. die Gallenbildung, die indess, so gut wie eine jede localisirte Reizwirkung, unvermeidlich eine gewisse Rückwirkung auf das Ganze zur Folge hat (II, § 45). Aber auch die Fortbildung des Eies und der Larve der Gallwespe ist von der Reactions- und Productionsthatigkeit der Pflanze abhängig. Eine bestimmte Wechselseitigkeit besteht in jedem Falle und tritt uns ebenso in der disjuncten Symbiose und in der Abhängigkeit der Ernährung und der Entwicklung eines eindringenden Pilzes von der Nährpflanze entgegen (vgl. I, § 64, 65, 92; II, § 57). Eine formative Reaction ist aber immer nur möglich, wenn wachstumsthätige oder zur Wachstumsthätigkeit erweckbare Zellen vorhanden sind.

Die Symbionten, bei denen die lebendige Continuität des Protoplasmas

1) Vgl. u. a. Goebel, *Organographie* 1898, I, p. 468; Vöchting, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1898, Bd. 31, p. 470, wo die Beobachtungen von Peyritsch (*Sitzungsb. d. Wien. Acad.* 1898, Bd. 97, I, p. 597) über den formativen Einfluss von Insecten (*Phytoptus*, *Aphiden* etc.) referirt sind. Einige Beobachtungen über die Entstehung von Blütenmissbildungen durch Pilze sind ebenfalls bei Goebel (l. c. p. 466) mitgetheilt.

2) Frank, *Krankheit d. Pflanzen*, II. Aufl., 1893, Bd. 3, p. 12; W. Rothert, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1896, Bd. 29, p. 523.

ausfällt, mit der man bei einem selbständigen Organismus rechnen muss, lehren aber, dass auch schon ohne lebendige Continuität eine selbstregulatorische Lenkung und weitgehende formative Reactionen erreichbar sind. Uebrigens geht aus den Erfahrungen über die disjuncte Symbiose hervor, dass durch die Stoffwechselfhätigkeit, in Verbindung mit dem Einfluss der allgemeinen und specifischen Stoffwechselproducte vieles erreichbar ist, und wir werden noch sehen, dass diese Mittel eine grosse Rolle in der Selbstregulation spielen. Die Gallen liefern ein schönes Beispiel dafür, dass durch die regulatorische Lenkung der Production und der Angriffsweise bestimmter Stoffwechselproducte eine specifische formative Reaction veranlasst wird.

Wir haben nicht eine Schilderung der mannigfachen symbiotischen Erfolge und somit auch nicht der verschiedenartigen Gallenbildungen zu liefern, die theilweise durch eine einfache locale Wachsthumshemmung, theilweise durch Production von Haarbildungen, ferner durch partielle oder totale Umwallung, oder auch durch eine complicirtere formative Thätigkeit zu Stande kommen. Jedoch ist es geboten, kurz auf das Wenige hinzuweisen, was in Bezug auf die Reizwirkung, insbesondere für die durch Gallwespen (Cynipiden) erzeugten Gallen bekannt ist<sup>1)</sup>.

In diesem Falle wird die Gallenbildung durch das Insect verursacht, welches das Ei in bestimmter Weise an die Oberfläche eines Organes oder in das Innere eines Gewebes ablegt. Speciell bei *Nematus capreae* wird die Gallenbildung (die besonders auf *Salix amygdalina* vorkommt) schon durch die schleimige Flüssigkeit angeregt, die das Insect zusammen mit dem Ei in die Stichwunde einführt (Beyerinck, l. c. 1888). Demgemäss entsteht eine freilich kleinere Galle auch dann, wenn das Insect nur die Flüssigkeit abgiebt oder wenn das abgelegte Ei sogleich entfernt wird. Wird aber das Ei anderer Gallwespen entfernt oder sogleich abgetödtet, so wird zumeist nicht einmal der Beginn der Gallenbildung bemerklich, weil der Bildungsreiz von dem sich fortbildenden Ei ausgeht und zum Theil sogar erst mit der Entstehung der Larve beginnt. Da aber die Gallenbildung weder durch den Einstich, noch durch die Gegenwart des todten Eies veranlasst wird, so muss der Reiz durch ein Stoffwechselproduct erzielt werden, das von dem Ei bezw. von der Larve zeitweise oder continuirlich secernirt wird. Der Unterschied gegenüber *Nematus capreae* besteht also darin, dass dieses Insect bei der Eiablage den Reizstoff ausscheidet. Vermuthlich wird aber in diesem Falle ausserdem von dem Ei Reizstoff secernirt, da die Galle nicht die volle Grösse erreicht, wenn das Ei frühzeitig entfernt wird.

Handelt es sich bei diesen Gallen der Hauptsache nach um einen chemischen Reiz, so ist damit nicht ausgeschlossen, dass auch durch die Vergrösserung, die Bewegungs- und Fressthätigkeit u. s. w. der Larve bestimmte Reizwirkungen erzielt werden. Es ist also möglich, dass diese oder andere Reize bei gewissen Gallen, sowie in manchen anderen formativen Reactionen in den Vordergrund treten. Sicherlich ist aber nicht für eine jede morphogene Leistung ein specifischer Reizstoff nöthig. Wir werden vielmehr fernerhin darzuthun haben,

1) Vgl. die Zusammenfassungen bei Frank, Krankheit. d. Pflanzen, II. Aufl., 1894, Bd. 3; K. Eckstein, Pflanzengallen u. Gallenthier 1891. Ferner: M. W. Beyerinck, Beobacht. über Cynipidengallen 1882; Bot. Zeitung 1885, p. 304; 1888, p. 4; Ueber Gallenbildung u. Generationswechsel bei *Cynips calicis* 1896 (Sep. a. Verh. d. Koninklyke Akadem. d. Wetenschappen te Amsterdam); Küstenmacher, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 26, p. 85; O. Appel, Ueber Phyto- und Zoomorphosen. Diss. Königsberg, 1899; E. Küster, Flora 1900, p. 117; Biol. Centralbl. 1900, Bd. 20, p. 534.

dass mit denselben Mitteln je nach der Combination und Angriffsweise sehr Verschiedenes zu erreichen ist. Auch in Bezug auf die Gallen ist noch nicht festgestellt, ob die Reizstoffe der verschiedenen gallenbildenden Insecten qualitativ different sind. Immerhin kann man in unserem Falle von Reizstoffen oder Reizenzymen reden, obgleich über die Natur der wirksamen Stoffe oder Stoffgemische nichts näheres bekannt ist.

Da die Galle ein Product der formativen Thätigkeit der Pflanze ist, so hängt der Erfolg immer von den Eigenschaften der Pflanze ab. Deshalb zeigen gewisse Unterschiede diejenigen Gallen, die durch dasselbe Insect an verschiedenen Organen derselben Pflanze oder an verwandten Pflanzen hervorgerufen werden<sup>1)</sup>, und man würde ohne Frage weit grössere Differenzen finden, wenn durch ein Insect Gallen an sehr verschiedenartigen Pflanzen erzeugt würden. Ebenso ist immer die Natur des Reizes, also die Eigenschaft des gallenerzeugenden Insectes ein entscheidender Factor, wie sich unmittelbar in der ungleichen Gestaltung der Gallen ausspricht, die an derselben Pflanze durch verschiedene Insecten erzeugt werden. (Ueber die Verschiedenheit der beiden Generationen von *Cynips calicis* vgl. Beyerinck, l. c. 1896.)

Aus der ähnlichen Gestaltung derselben Gallenart folgt nur, dass während der Bildung übereinstimmende Bedingungen herrschten. Dieses wird zunächst dadurch herbeigeführt, dass das Insect die Eier in derselben Weise und an bestimmten Stellen ablegt. Diese Ablage geschieht gewöhnlich in die jugendlichen, jedoch auch in die schon differencirten Gewebe, so dass z. B. die durch *Cynips Reaumuriana* erzeugte Galle auf dem fast ausgewachsenen Eichenblatt ausgebildet wird. Es kann das nicht überraschen, da ruhende Zellen und Gewebe auch in anderer Weise zu erneuter Thätigkeit und sogar zur Production der ganzen Pflanze angeregt werden können (II, § 45, 47).

Ein Erwecken der Wachstumsthätigkeit durch symbiotische Wechselwirkung ist ferner nöthig, um die Samen von Orobanche, die Sporen gewisser parasitischer Pilze zum Keimen zu bringen<sup>2)</sup>. So wie durch das Eindringen von Pilzfäden wird in gewissen Fällen durch den eindringenden Pollenschlauch, ohne dass dieser befruchtend wirkt, ein Wachstumsreiz ausgeübt. Durch einen solchen Reiz wird bei manchen Pflanzen ein gewisses Schwellen des Fruchtknotens veranlasst, und nach H. Müller-Thurgau<sup>3)</sup> ist das Eindringen des Pollenschlauches nothwendig, um gewisse kernlose Früchte (Birne, Apfel, Weintraube) zur guten Ausbildung zu bringen. Ohne einen solchen Reiz wird ferner die Anlage der Samenknospen der Orchideen nicht weiter gebildet. Zur Anregung genügt aber das Eindringen eines nicht befruchtungsfähigen Pollenschlauches, und, wie Treub<sup>4)</sup> fand, kann derselbe Erfolg auch durch eine in den Fruchtknoten eingedrungene Larve verursacht werden.

1) In Bezug auf Milben etc. vgl. Frank, l. c. p. 55. — Ueber das Durchkreuzen der Bildungsbezirke zweier verschiedener Gallen Beyerinck, l. c. 1882, p. 473; Küstenmacher, l. c. p. 93.

2) II, § 30. — Nach N. Bernard (Rev. général. d. Botan. 1900, Bd. 12, p. 108) sollen bei verschiedenen Orchideen, Lycopodiaceen etc. die endophytisch lebenden Pilze das Keimen der Samen anregen.

3) H. Müller-Thurgau, Landw. Jahrbücher 1898, p. 25, 61.

4) Treub, Annal. d. jardin. botan. d. Buitenzorg 1882, Bd. 3, p. 122.

## § 49. Transplantationen.

Zwischen verwandten Pflanzen lässt sich vielfach durch Transplantation eine symbiotische Vereinigung herstellen, die sich naturgemäss nur erhalten kann, wenn zwischen den Symbionten die unerlässliche Wechselwirkung möglich ist und ausgeführt wird (II, § 45)<sup>1)</sup>. Diese Wechselbeziehungen müssen aber nothwendig in den Hauptzügen den correlativen Verhältnissen zwischen dem Wurzel- und Sprosssystem der normalen Pflanze dann entsprechen, wenn das Sprosssystem dieser durch die belaubten Zweige ersetzt ist, die sich aus dem aufgepfropften Reize (oder dem oculirten Auge) entwickelten.

Demgemäss wird z. B. eine ungenügende Ausbildung der Leitbahnen in der Pfropfstelle einen ähnlichen Einfluss ausüben, wie eine partielle locale Unterbrechung der Leitbahnen in der normalen Pflanze (II, § 44). Ist aber im Vergleich zu dieser das Sprosssystem der aufgepfropften Pflanze zu geringerer Grössenentwicklung und Productionsthätigkeit befähigt, so wird das Wurzelssystem der Unterlage (des Wildlings) eine correlative Einschränkung der Ausbildung erfahren und umgekehrt. Die von Haus aus geringere Grössenentwicklung des Wurzelsystems der Quitte hat desshalb, wie es in der gärtnerischen Praxis bekannt ist, zur Folge, dass die aufgepfropfte Birne einen minder mächtigen Stamm entwickelt (Vöchting, l. c. p. 108).

In Folge der correlativen Verkettung werden die Symbionten stets einen gewissen Einfluss auf einander ausüben, der sich indess in den meisten Fällen auf Erfolge beschränkt, wie sie durch die Wechselwirkung zwischen den analogen Organen einer normalen Pflanze unter verschiedenen Bedingungen zu Stande kommen. Es ist auch allgemein bekannt, dass die specifischen Eigenschaften der Culturrasen von Apfel, Stachelbeere, Rose u. s. w. in dem, einem Wildling aufgepfropften Sprosssystem conservirt werden und das auch dann, wenn verschiedene Rassen auf dieselbe Unterlage transplantirt sind. Ebenso entwickeln sich die Kartoffelknollen in der üblichen Weise, wenn das beblätterte, oberirdische Sprosssystem vollständig durch den aufgepfropften Stechapfel ersetzt ist (Lit. p. 217).

Zuweilen treten jedoch in einem oder auch in beiden Symbionten bemerkenswerthe Abweichungen in Bezug auf Färbung, Geschmack, Gestaltung einzelner Organe u. s. w. auf. Am meisten untersucht ist die Uebertragung der Panachirung (des Albinismus), die öfters z. B. dann eintritt, wenn auf den albicanten *Abutilon Thompsonii* eine ungescheckte Form derselben Art gepfropft wird. Aber auch dann, als an Stelle dieser letzteren *Althaea officinalis* auf den panachirten *Abutilon Thompsonii* gepfropft wurde, traten an dem sich fortentwickelnden Spross von *Althaea* panachirte Blätter auf. Ferner wurden die Zweige

1) Die Lit. nebst eigenen Versuchen findet sich bei H. Vöchting, Ueber Transplantation am Pflanzenkörper 1892; Sitzungsber. d. Berlin. Akad. 1894, p. 705. Ausserdem sind ausgedehnte Versuche in jüngerer Zeit angestellt von L. Daniel, *Revue général. d. Botan.* 1894, Bd. 6, p. 5; 1897, Bd. 9, p. 213; 1900, Bd. 12, p. 335; *Compt. rend.* 1897, Bd. 124, p. 229 und Bd. 123, p. 661; *Annal. d. scienc. naturell.* 1898, VIII. sér., Bd. 8, p. 1. Vgl. auch Frank, *Krankheit. d. Pflanzen*, II. Aufl., 1894, I. p. 117.



der als Unterlage benutzten grünen Kartoffel violett, als ein derart gefärbter Kartoffelspross aufgepfropft worden war<sup>1)</sup>.

Wenn im allgemeinen geringere Reactionserfolge beobachtet werden, als in den in § 48 besprochenen Fällen von Symbiose, so dürfte dieses wohl darin begründet sein, dass eine Vereinigung durch Transplantation nur bei näherstehenden Pflanzen möglich ist, und dass es bei Pfropfungen etc. sich nicht um Nahwirkungen, sondern um Fernwirkungen handelt, durch die nicht so leicht der determinirende Einfluss überwunden wird, der auf das Bildungsgewebe von den unmittelbar anstossenden Zellen (Organen) ausgeübt wird (II, § 40—42). Damit ist nicht ausgeschlossen, dass wir mit der Zeit noch auffallendere correlative Fernwirkungen kennen lernen, die z. B. sehr wohl (direct oder indirect) durch besondere, als Reiz wirksame Stoffwechselproducte veranlasst werden können. Denn dass spezifische Stoffwechselproducte ihren Weg in den angeheilten Symbionten finden, das ergibt sich schon aus den Erfahrungen über Stoffwanderung (I, Kap. X), und wird u. a. dadurch demonstriert, dass sich in einer Kartoffelknolle etwas Atropin ansammelt, wenn das oberirdische Sprosssystem der Kartoffel durch *Datura Stramonium* ersetzt ist<sup>2)</sup>.

Thatsächlich soll durch ein Stoffwechselproduct (oder durch ein Stoffgemisch) die Fleckenkrankheit der Tabaksblätter veranlasst werden, die sich ohne Frage auch von einem aufgepfropften Reize aus in die ganze Pflanze ausbreiten kann. Denn Beyerinck<sup>3)</sup> hat gefunden, dass diese Krankheit, die an die Panachirung erinnert, durch die Einspritzung des Saftes einer kranken Pflanze verursacht wird. Da dieser Erfolg durch den bakterienfreien (durch Thonzelle filtrirten) Saft erzielt wird, so muss die Infection von einem enzymartig wirkenden Körper abhängen, der nach Beyerinck durch Aufkochen, aber nicht durch Austrocknen oder durch Alkohol seine Wirksamkeit verliert. Dagegen konnte Beyerinck (l. c. p. 49) bei anderen Pflanzen eine Uebertragung der Panachirung durch die Einspritzung des Saftes der albicanten Varietät nicht erreichen. Deshalb kann aber natürlich doch die von dem Symbionten ausgehende Uebertragung durch ein oder einige Stoffwechselproducte vermittelt werden, wobei dann vielleicht (wie bei der Gallenbildung u. s. w.) die Art und Weise des Austausches und des Angriffes eine Rolle mitspielt.

Möglicherweise handelt es sich in allen bis dahin beobachteten symbiotischen Erfolgen um Reizreactionen des beeinflussten Symbionten, die demgemäss auch ohne die Mithilfe eines anderen Organismus eintreten können, sofern die geeigneten inneren und äusseren Bedingungen anderweitig herstellbar sind. In der That vermag auch die normale (die nicht symbiotisch beeinflusste) Pflanze gelegentlich panachirte oder roth gefärbte Varietäten zu bilden. Da das Auftreten dieser und anderer Variationen im allgemeinen durch aussergewöhnliche

1) H. Lindemuth, Landw. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 887; Gartenflora 1897, p. 1; Vöchting, l. c. p. 92.

2) Strasburger, Ber. d. bot. Gesellsch. 1883, p. XXXIX.

3) M. W. Beyerinck, Ueber ein Contagium vivum fluidum als Ursache der Fleckenkrankheit der Tabaksblätter 1898 (Sep. a. Verh. d. Kon. Akad. d. Wetenschappen in Amsterdam). Durch die Versuche von Beyerinck ist indess nicht ganz sicher gestellt, dass es sich nicht um eine Infectionskrankheit durch einen Mikroorganismus handelt. Vgl. Iwanowski, Centralbl. f. Bacteriol. 1904, II. Abth., Bd. 7, p. 148.

Bedingungen begünstigt wird (II, Kap. VIII), so mag in solehem Sinne, wie es Daniel (1898, l. c. p. 216) vermuthet, unter Umständen auch die symbiotische Beeinflussung begünstigend wirken.

Da Variationen, die sich auf ungeschlechtlichem oder auf geschlechtlichem Wege erhalten lassen, auch ohne Symbiose entstehen (II, Kap. VIII), so kann aus dem Auftreten einer Variation in Folge einer Transplantation nicht auf eine Verschmelzung der Protoplasten der beiden Symbionten geschlossen werden. Ein solcher Schluss ist auch dann nicht erlaubt, wenn in die erzielte Variation Eigenschaften des beeinflussenden Symbionten aufgenommen sind, welche die Pflanze vermöge ihrer Fähigkeiten unter bestimmten Bedingungen auch selbstthätig hervorzubringen vermag. Es ergiebt sich das ohne weiteres aus den Erfahrungen über die Entstehung und Uebertragung der Panachirung. Aber auch die bis dahin beobachteten, auch die von Daniel (1898, l. c.) angeführten formativen Annäherungen an den anderen Symbionten sind derart, dass sie sehr wohl das Product einer morphogenen Reizreaction sein können. Sofern man also »Hybridation«, wie es zumeist geschieht<sup>1)</sup>, für die innige Durchdringung heterogener Protoplaste reservirt, wie sie bei der Bastardirung ausgeführt wird, ist die (mögliche) Existenz von Pfropfhybriden nicht erwiesen, während es solche giebt, wenn man den Wortbegriff ausdehnt und auch die auf andere Weise erzielten Uebertragungen (wie die der Panachirung) als Hybridation bezeichnet.

Die Meinungsverschiedenheiten über Existenz oder Nichtexistenz von Pfropfhybriden<sup>2)</sup> beruhen wesentlich auf einer ungleichen Begriffsbestimmung und einer verschiedenen Interpretation der Thatsachen. Hierbei ist vielfach die Reactionsbefähigung nicht genügend berücksichtigt, die einerseits unter besonderen Bedingungen aussergewöhnliches zu leisten gestattet, andererseits aber in gewissen Richtungen eng begrenzt ist. Diese Begrenzung erlaubt es u. a. nicht, dass bei der Vereinigung von *Helianthus tuberosus* und *annuus* das Wurzelsystem der letztgenannten Pflanze Knollen bildet und Inulin speichert, wenn es als Unterlage für *Helianthus tuberosus* dient<sup>3)</sup>. Ferner vermag das Wurzelsystem einer einjährigen Pflanze nicht ausdauernd zu werden, wenn ihm eine mehrjährige Pflanze aufgepfropft ist<sup>4)</sup>. Indess ist z. B. Hand in Hand mit dem Verschieben der Blüthezeit eine gewisse Verlängerung oder Verkürzung der Lebensdauer möglich, je nachdem das noch nicht zum Blüthenspross definitiv determinirte Reis der Rübe einer jungen oder einer alten Runkelrübe aufgepfropft wird (Vöchting 1892, l. c. p. 87).

Die schlummernde potentielle Befähigung erlaubt es aber, dass, wie Knight<sup>5)</sup> fand, der Blattstiel von *Vitis vinifera* nach dem Aufpfropfen eines Sprosses von *Vitis* in Folge der functionellen Inanspruchnahme (Reizung; II, p. 203) erheblich in die Dicke wächst. Analoges und eine Verlängerung der Lebensdauer wurde auch von Carriere<sup>6)</sup> beobachtet, als er auf den Blattstiel der Orange einen Spross dieser

1) Vgl. Vöchting, Sitzungsber. d. Berlin. Akad. 1894, p. 746.

2) Vgl. Vöchting und Daniel, l. c. [Ueber *Cytisus Adami* C. Fuchs, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1899, Bd. 107, I, p. 1273; W. Beyerinck, Koninklyke Akad. d. Wetenschappen te Amsterdam 1900, p. 365.]

3) Vöchting 1894, l. c.; Daniel 1898, l. c. p. 147.

4) Vöchting, Transplantation 1892, p. 85. — Ueber Vereinigung von laubabwerfenden und immergrünen Pflanzen vgl. auch L. Daniel, Compt. rend. 1897, Bd. 125, p. 664.

5) T. A. Knight, Philosoph. transact. 1804, I, p. 189. Vgl. Vöchting 1892, c. p. 78.

6) Citirt nach de Vries, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 22, p. 49.

Pflanze transplantirt hatte. Denselben Erfolg wird voraussichtlich das Bepropfen eines Blütenstieles haben, der, wie es bei Pelargonium zutrifft, in Folge der Verwandlung der Blüthe in einen Laubspross in die Dicke wächst und ausdauernd wird<sup>1)</sup>.

Bereits durch Knight, Tschoudy, Thouin, Gärtner wurde, wie aus der historischen Behandlung des Themas bei Vöchting (1892, l. c. p. 4 ff.) zu ersehen ist, festgestellt, dass im allgemeinen nur näher verwandte Pflanzen eine Vereinigung eingehen. Während aber in manchen Fällen die Sprosse derselben Pflanze nur schwer zusammenheilen, gestattet z. B. die Kartoffel das Aufpropfen verschiedener Solaneen und sogar der Scrophularinee Schizanthus Grahami<sup>2)</sup>. An den geeigneten Pflanzen lassen sich Organe verschiedener morphologischer Dignität vereinen, und so lässt sich erreichen, dass ein Wurzelstück die Leitfunctionen des Stengelstückes zu übernehmen hat, an dessen Stelle es eingesetzt wurde. Wie Vöchting (1892, l. c. p. 132 ff.) ausserdem dargethan hat, gelingt die Vereinigung nur unvollständig oder gar nicht, wenn das Organstück in umgekehrter Stellung transplantirt wird. Es hängt dieses mit der II, § 44 besprochenen Polarität und der Eigenschaft der Sprosse, Wurzeln etc. zusammen, in umgekehrter Richtung nicht so gut den Austausch vermitteln zu können. Jedoch gelingt es z. B. bei dem Oculiren, durch entsprechende (krummläufige) Differencirung der anschliessenden Leitbahnen in dem Wundgewebe (Vereinigungsgewebe) das eingesetzte Rindenstück so einzuschalten, dass es in normaler Richtung der Stoffwanderung dienstbar gemacht ist.

## § 50. Näheres über die symbiotische Vereinigung und Wechselwirkung.

Ein Ueberblick über die Gesammtheit unserer Erfahrungen lehrt, dass eine symbiotische Vereinigung auf nahestehende Pflanzen beschränkt sein kann, aber auch zwischen ganz fremdartigen Organismen möglich ist. Letzteres trifft z. B. zu für die Flechten, für die Wurzelknöllchen der Leguminosen, für die Association zwischen Infusorien und Algen u. s. w. (vgl. I, § 65; II, § 48), während bei den Blütenpflanzen durch Transplantation nur eine erfolgreiche Vereinigung nahe verwandter Pflanzen gelingt (II, § 49). Jedoch sind *Viscum*, *Orobanche* u. s. w. Beispiele dafür, dass unter Umständen eine symbiotische Verkettung fernstehender Phanerogamen möglich ist (über den Anschluss der Leitbahnen vgl. I, p. 355). Jedenfalls besteht kein Parallelismus zwischen sexueller und symbiotischer Affinität, wie das auch schon von Gärtner<sup>3)</sup> in Bezug auf die Transplantationsfähigkeit der höheren Pflanzen ausgesprochen wurde.

Es lässt sich also nur empirisch entscheiden, ob zwei Pflanzen zu einer symbiotischen Vereinigung befähigt sind, und in jedem einzelnen Falle muss das Bestreben dahin gehen, die Ursachen aufzuhellen, durch welche das Zusammenleben ermöglicht oder verhindert wird. Diese Fragen sind ebenso für die Zellen und die Gewebe der einzelnen Pflanzenart aufzuwerfen. So bilden die

1) de Vries, l. c. p. 50.

2) Tschoudy 1819 u. a. vgl. Vöchting 1892, l. c. p. 48 u. 23; Strasburger, Ber. d. bot. Gesellsch. 1883, p. XXXIV; Lindemuth, Gartenflora 1897, p. 5; H. Molisch, Bot. Jahrb. 1897, p. 453.

3) C. F. v. Gärtner, Vers. u. Beobacht. ü. die Bastarderzeugung im Pflanzenreich 1849, p. 629; Vöchting, Transplantation 1892, p. 23.

Mycelfäden bestimmter Pilzarten ein Vereinigungsgewebe, während die Fäden anderer Pilze und der meisten Algen sich auch dann nicht vereinen, wenn sie in Berührung gebracht werden. Diese Verschiedenheiten sind für die ganze Gestaltung der Pflanze ebenso bedeutungsvoll, wie die Separirung von Zellen und Organen, die durch die Eigenthätigkeit des Organismus zur Erreichung bestimmter Ziele und Zwecke vollbracht wird (II, § 43).

Bei den Transplantationen wird die Annäherung der Symbionten, die stets eine Voraussetzung für die Vereinigung ist, durch Menschenhand ausgeführt. Durch den aus der Wundfläche hervorwachsenden Callus wird dann der innige Contact hergestellt, der das Verwachsen der Zellwände ermöglicht. Dieses wird aber, sowie die Differencirung und der Anschluss der Leitbahnen, nicht oder nur unvollständig bei denjenigen Pflanzen ausgeführt, die nicht zu einer harmonischen symbiotischen Vereinigung befähigt sind<sup>1)</sup>.

In der Natur werden die Symbionten theilweise zufällig, theilweise durch Richtungsreize, insbesondere durch chemische Reize (Chemotropismus, Chemotaxis) zusammengeführt (II, Kap. XIV). Derartige chemische Reize spielen u. a. eine Rolle bei der Lenkung des parasitischen Pilzes in die und innerhalb der Nährpflanze (I, p. 360) und vermuthlich auch bei der Zusammenführung der Pilzfäden, die zu einem Vereinigungsgewebe zusammenschliessen (II, § 13). Vielleicht wirkt der Chemotropismus auch mit bei der bestimmten Gruppierung der Zoosporen in den Netzen von *Hydrodictyon utriculatum*<sup>2)</sup> und in den Cönobien von *Pediastrum*<sup>3)</sup>. Ferner werden z. B. durch chemische Reize die Pollenschläuche und die Samen-fäden gewisser Pflanzen zu der Eizelle geführt (II, Kap. XIII, XIV).

Aber auch dann, wenn eine Anlockung besteht, ist durch das Zusammen-treffen noch nicht eine Vereinigung gesichert. Es ergibt sich dieses schon aus der Thatsache, dass in das Archegonium eines Farrenkrautes die Samen-fäden aller Farnspecies gelockt werden, während nur der Samen-faden derselben Art mit der Eizelle verschmilzt. Zudem geht aus dem Mitgetheilten zur Genüge hervor, dass zur Erzielung und zur Erhaltung der symbiotischen Vereinigung bestimmte Eigenschaften und Bedingungen (allgemein gesagt Affinitäten) nothwendig sind. Da wir die Factoren nicht genauer zu präcisiren vermögen (wir sehen von nicht wachsthumsfähigen Zellen ab), so muss dahin gestellt bleiben, in wie weit die Bedingungen schon durch die stationären Eigenschaften der Zelle gegeben sind, oder durch die functionellen Wechselwirkungen, oder durch besondere Reize geschaffen werden. Da alle diese Factoren variabel sind, so ist es z. B. begreiflich, dass zwar nicht der vegetative Faden, wohl aber die Copulations-schläuche von *Spirogyra* mit einander verschmelzen, und dass im Laufe der Entwicklung auch eine Trennung und Abstossung von Zellen ausgeführt wird. Natürlich ist eine Vereinigung ausgeschlossen, wenn der eine

1) Ueber Callus siehe II, § 38; über die Ursachen der Gewebedifferencirung II, § 44. — Näheres über den Vorgang der Vereinigung, über Wundholz etc. ist in den II, p. 244 citirten Schriften zu finden. — Ueber normale Verwachsungen siehe z. B. Hofmeister, Allgem. Morpholog. 1868, p. 548; Goebel, Organographie 1898, I, p. 43.

2) Vgl. Klebs, Bot. Ztg. 1891, p. 821.

3) Askenasy, Ber. d. bot. Ges. 1888, p. 127.

Symbiont durch die Stoffwechselproducte des anderen Symbionten zum Fliehen veranlasst oder geschädigt wird.

Bei der conjuncten Symbiose kann es sich im näheren um die einfache Aneinanderlagerung oder Verwachsung der Zellen, um die Aufnahme eines Symbionten in den Protoplasten oder um die sexuelle oder asexuelle Verschmelzung zweier Protoplasten handeln (II, § 48; über Plasmaverschmelzungen vgl. II, Kap. XV). Eine innige Verwachsung der Zellhaut tritt augenscheinlich nicht nur zwischen nahestehenden, sondern auch zwischen fremdartigen Symbionten ein, z. B. zwischen den Algen und Pilzen in vielen Flechten. Da ferner Pilzfäden, Amöben etc. ihren Weg in das Innere einer fremden Zelle finden, so wird sich auch ein zarter Plasmafortsatz den Weg durch die trennende Zellwand bahnen können. Dadurch wird dann, sofern, wie zumeist, der fremde Protoplast nicht verschmilzt (II, Kap. XV), ein inniger Contact, aber keine lebendige Continuität der beiden Protoplasten hergestellt<sup>1)</sup>, die aber entstehen kann, wenn verschmelzungsfähige Protoplasten auf einander treffen. Ob diese lebendige Continuität (die Plasmaverbindungen), wie es Vöchting<sup>2)</sup> vermuthet, bei dem erfolgreichen Pfropfen allgemein zu Stande kommt, ist noch nicht sichergestellt. Auf Grund des harmonischen Zusammenwirkens kann die Existenz der Plasmaverbindungen nicht schlechthin gefolgert werden, weil diese Harmonie z. B. auch in Flechten besteht, deren Symbionten aller Voraussicht nach keine Plasmaverschmelzung eingehen<sup>3)</sup>. Uebrigens sollen nach Kuhla<sup>4)</sup> zwischen den Zellen von *Viscum album* und der Wirthspflanze keine Plasmaverbindungen vorhanden sein.

Nach dem Gesagten ist eine nachträgliche Herstellung der sehr dünnen Plasmaverbindungen ebensogut möglich, wie die gröbere Verschmelzung der Protoplasten, die bei Zellfusionen durch Weglösen eines entsprechenden Wandstückes ermöglicht wird (vgl. auch II, § 13)<sup>5)</sup>. Dürfte nun die lebendige Continuität zunächst schon bei der Zelltheilung und der Einsetzung der Zellwand erhalten bleiben (I, p. 50), so werden doch vermuthlich Plasmaverbindungen, da, wo es nöthig ist, neugebildet. Das würde also der Fall sein, wenn die Plasmaverbindung

1) Dem entsprechend beobachtete Noll (Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. zu Bonn. 14. Juli 1897) beim Pfropfen verschiedenartiger Siphoneen nur eine Verwachsung der Zellhaut.

2) Vöchting, Transplantation 1892, p. 117. — Es wäre aber auch möglich, dass eine dauernde harmonische Vereinigung nur dann zu Stande kommt, wenn die lebendige Continuität durch Plasmaverbindungen hergestellt wird. — Die Bastardirung lehrt, dass auch die Protoplasten verschiedener Individuen und z. Th. verschiedener Arten verschmelzen können.

3) Nach G. J. Peirce (Proceed. of the California Acad. of Sciences 1899, III. ser., Bd. I, p. 236) senden die Pilze Haustorien in die Algenzellen. — Ueber die feinen Fortsätze, die *Piptocephalis Freseniana* in *Mucor mucedo* sendet, siehe Brefeld, Botan. Unters. über Schimmelpilze 1872, I, p. 45.

4) F. Kuhla, Bot. Ztg. 1900, p. 51. — Eine Plasmaverbindung fehlt auch zwischen Embryo und Endosperm und ist in diesem Falle auch nicht nothwendig. (Vgl. I, p. 612.)

5) Ueber das Vorkommen der Plasmaverbindungen u. ihre Entstehung vgl. das Referat von Zimmermann, Beiheft z. botan. Centralblatt 1893, Bd. 3, p. 328. Ferner A. Meyer, Bot. Ztg. 1896, p. 187; Ber. d. bot. Gesellsch. 1897, p. 166; Kohl, Bot. Centralbl. 1897, Bd. 72, p. 260; Kuhla, l. c. [Kohl, Bericht. d. bot. Gesellsch. 1900, p. 364; W. Gardiner, Proceed. of the Royal Soc. 1900, Bd. 77, p. 437.]

zwischen der Unterlage und dem transplantierten Stück oder etwa zwischen den Milchzellen und denjenigen Zellen hergestellt wird, zwischen die jene sich eindrängen (II, § 13). Vorläufig ist aber nicht bekannt, ob zwischen den Milchzellen (ebenso zwischen den sich durch gleitendes Wachsthum eindrängenden Bastzellen) und den anstossenden Zellen Plasmaverbindungen bestehen. Theoretisch kann man diese Continuität nicht fordern, da die Aufrechterhaltung der nothwendigen Correlation mit dem selbständig fortwachsenden Milchzellsystem auch ohne die Existenz von Plasmaverbindungen möglich erscheint.

Nicht genügend verfolgt ist ferner die Bedeutung und die Consequenz der Zerreissung der Plasmaverbindungen, die bei der Trennung von Zellen, vielfach auch schon bei der Bildung der Intercellularräume eintritt, die auch an Stellen entstehen, an welchen in der Zellwand Tüpfel und Plasmaverbindungen vorhanden sind. In einer gewissen Verbindung mit diesen Verhältnissen steht die Frage nach dem Vorhandensein eines extramembranösen Protoplasmaüberzuges, der wenigstens für die Intercellularräume noch nicht nachgewiesen ist<sup>1)</sup>. Uebrigens sind die Cilien, die Plasmamasse auf der Aussenseite der Schale der Diatomeen (II, Kap. XIV) u. s. w. Beispiele für extramembranöses Plasma, das sich in schönster Weise z. B. bei *Gromia oviformis* (Rhizopode)<sup>2)</sup> findet.

#### Abschnitt IV.

### Rückblick auf die determinirenden inneren Factoren.

#### § 51. Allgemeines.

Es ist schon wiederholt betont worden, dass eine völlige, causale Aufhellung der morphogenen Leistungen und Reactionen des Organismus unmöglich ist, weil wir keine genügende Einsicht in die maassgebenden Bauverhältnisse und Eigenschaften des Protoplasten besitzen. Thatsächlich sind nicht einmal im allgemeinen die Mittel und Vorgänge aufgehellt, durch die einmal das Wachsthum, überhaupt die mechanischen Leistungen erzielt (II, Kap. II u. Kap. XVII) und durch die ferner das nothwendige Zusammenwirken der Organe und Theile des Protoplasten regulatorisch gelenkt wird<sup>3)</sup>. Unter solchen Umständen sind wir auch nicht in der Lage, exact die Factoren (Ursachen) anzugeben, durch welche in der Ontogenese die specifische Differencirung, also die specifische Ausbildung der Zellen und Organe herbeigeführt wird. Denn wenn wir auch darthun können, dass diese Erfolge einerseits durch den jeweiligen Zustand (Eigenschaften,

1) Ueber extramembranöses Plasma vgl. Schütt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 594; Bot. Ztg., Referat 1900, p. 245; O. Müller, Ber. d. bot. Gesellsch. 1899, p. 423, 1900, p. 481; Kny, Ber. d. botan. Gesellsch. 1900, p. 43 u. die an diesen Stellen citirte Lit. — Siehe auch diesen Bd. § 9.

2) O. Hertwig, Die Zelle u. die Gewebe 1893, I, p. 26.

3) Es wird hier und in Folgendem die genaue Bekanntschaft mit dem Inhalt von Kap. VII und insbesondere mit der allgemeinen Orientirung (§ 39) vorausgesetzt.

Stimmung) der Zellen (der Gewebe, der Organe), andererseits durch die besonderen Combinationen und Angriffsweise der inneren und äusseren Einflüsse (Wechselwirkungen) bedingt sind, so vermögen wir doch schon die inneren (functionellen) Wechselwirkungen (Reize) nicht genügend zu präcisiren. Was wir in dieser Hinsicht in Wirklichkeit wissen, ist in diesem Kapitel im Anschluss an bestimmte Betrachtungen mitgetheilt oder angedeutet worden. Jedoch dürfte es geboten sein, nunmehr im Zusammenhang kurz und ganz allgemein einen Ausblick auf die dirigirenden inneren Factoren (autogenen Reize) anzustellen, mit deren Hilfe und Anwendung im Dienste des Organismus so Mannigfaltiges erzielt wird. Wir sehen also ab von allen besonderen Eigenheiten und Gestaltungen, müssen aber zunächst nochmals darauf aufmerksam machen, dass auch in einem völlig homogenen Medium orientirende Einflüsse (Reize) zu Stande kommen können.

Denn einmal wird auch bei einem radiär gebauten Protoplasten in einem völlig homogenen Medium (Wasser oder Luft) durch die Veränderungen und Reactionen an der Contactfläche eine bleibende Differenz zwischen der Oberfläche und dem Inneren geschaffen. Zudem werden im Inneren des Protoplasten durch die Aufnahme von Sauerstoff und die Ausgabe von Kohlensäure (oder durch andere Stoffwechselprocesse) bestimmt gerichtete Stoffbewegungen und Concentrationsgefälle hergestellt, durch die möglicherweise orientirende Reizwirkungen im Protoplasten in analoger Weise ausgeübt werden, wie durch die Concentrationsunterschiede (Diffusion) in den chemotropischen Reactionen (II, Kap. XIII, XIV).

Vermuthlich wird durch das physikalische Spannungshäutchen in Verbindung mit anderen Factoren der Reiz ausgelöst, durch den die Formation der Plasmahaut, dieses lebendigen und reizbaren Organes des Protoplasten, veranlasst wird (I, § 18). Ferner wird nur an der Aussenfläche des Protoplasten die Zellhaut gebildet und nach der Entfernung wieder erneuert (I, p. 482, 520). Da dieser Process auch dann vor sich geht, wenn sich der Protoplast in dem ausgepressten Saft derselben Pflanze befindet, so muss nicht durch die Qualität der anstossenden Flüssigkeit, sondern durch andere Factoren bewirkt werden, dass der Protoplast gegen die Vacuolen eine Zellhaut nicht zu formiren pflegt.

Weiter ist bekannt, dass die Transpiration bezw. die hiermit verknüpften Vorgänge die bessere Ausbildung der Cuticula veranlassen (I, § 24; II, § 34). Auch wird durch die Transpiration oder vielleicht in anderer Weise durch den Contact mit Luft der Reiz ausgelöst, der bei gewissen Pilzen die Production von Sporangien oder Conidien hervorruft (II, § 34). Die Vorgänge bei diesen Reizungen und Reactionen vermögen wir ebensowenig im näheren anzugeben, wie den Complex von Factoren, durch welchen bewirkt wird, dass sich die peripherisch gelegenen Meristemzellen zu der besonders gestalteten Epidermis ausbilden, und dass sich die Organe gewisser Pflanzen wesentlich verschieden gestalten, je nachdem sie sich in Luft oder in Wasser befinden.

Sofern übrigens der einzellige oder vielzellige Organismus selbstthätig durch die ausgeschiedenen Stoffwechselproducte, durch das Einwachsen in ein anderes Medium u. s. w. die Aussenbedingungen allgemein oder localisirt modificirt, liegt in dem so erzielten Erfolg (ebenso wie bei einem auf andere Weise herbeigeführten Wechsel der Aussenverhältnisse) eine aitiogene Reaction vor. Dagegen handelt es sich um einen autogenen Vorgang in allen Fällen, in welchen die

Aussenwelt (bei Constanz der Aussenbedingungen) durch eine selbstthätige Verschiebung der Eigenschaften und des Reactionsvermögens in irgend einer Weise im Dienste des Organismus nutzbar gemacht wird (vgl. II, p. 164). Das geschieht z. B., wenn durch eine Veränderung der Sensibilität bei Constanz der Aussenbedingungen eine geotropische oder anders geartete Reaction erzielt wird, aber ebenso auch, wenn z. B. die Oberflächenspannung durch eine localisirte Veränderung der Plasmahaut bezw. durch eine localisirte Secretion derart modificirt wird, dass hierdurch eine Formänderung oder eine Bewegung des nackten Protoplasten zu Stande kommt (II, Kap. XV). Thatsächlich wird die Thätigkeit, also auch die specifische Ontogenese nur dadurch ermöglicht, dass es der Organismus versteht, die aus der Aussenwelt stammenden Bau- und Betriebsmittel in specifischer Weise in seine Dienste zu ziehen und nutzbar zu machen. Selbstverständlich kann auch schon an der einzelnen Zelle eine primär vorhandene Polarität (vgl. II, p. 187) oder eine localisirte Veränderung der Eigenschaften und Thätigkeiten die Veranlassung werden, dass durch die constanten Aussenbedingungen eine localisirte Reaction hervorgerufen und modificirt wird.

Ob und in wie weit die Aussenwelt in der besagten Weise speciell zu Orientierungsreizen nutzbar gemacht wird, kann nur von Fall zu Fall entschieden werden<sup>1)</sup>. Voraussichtlich geschieht dieses in der Ontogenese vielfach aber nicht immer in leicht erkennbarer Weise, und es ist wohl möglich, dass zuweilen durch die localen Verschiedenheiten besondere Reizwirkungen erzielt werden, die durch eine Unterschiedsempfindung ausgelöst werden (II, Kap. XIII). Jedoch ist eine solche Ausnutzung der Aussenwelt zu directiven Zwecken nicht allgemein nothwendig. Denn thatsächlich werden durch die selbstthätigen Veränderungen und Verschiebungen im Inneren fortwährend neue Constellationen in gesetzmässiger Folge geschaffen, und vermuthlich wird in den meisten Fällen die Ontogenese ganz oder doch der Hauptsache nach durch die so gewonnenen Directionsmittel (Reize) in bestimmter Weise gelenkt.

Jedenfalls ist aber bei Constanz der Aussenbedingungen eine jede Veränderung im Geschehen, ist also die specifische Ontogenese des einzelligen und des vielzelligen Organismus durch eine selbstregulatorische Lenkung und Verschiebung der inneren Ursachen bedingt. In dieser Weise wird also die Wiederverkehr der Zelltheilung veranlasst, wenn wir auch zur Zeit nicht näher angeben können, wie es kommt, dass die Zelltheilung (auch die Kerntheilung) jedesmal nach einer gewissen Vergrösserung der Zelle und des Protoplasten eintritt (II, § 12). Die Thatsache, dass die cylindrische Zelle in dem Faden einer Spirogyra etc. sich ebenso verhält, obgleich sich während des Wachsens der Querdurchmesser nicht ändert, lehrt nur, dass in diesem Falle zur Auslösung der Theilung eine Veränderung des Verhältnisses zwischen aufnehmender Oberfläche und Körpervolumen nicht nothwendig ist. Wahrscheinlich werden aber vielfach auch aus der Veränderung dieses Verhältnisses Verschiebungen des Gleichgewichtes im Organismus und dirigirende Reize entspringen<sup>2)</sup>. Thatsächlich

1) Ueber die Ursachen des Generationswechsels von Pilzen, Algen u. s. w. vgl. II, § 57.

2) Bergmann sowie Leuckart haben mit Recht betont, dass durch eine dauernde dichte Auflagerung von Zellen schliesslich den Binnenzellen die Lebensbedingungen geraubt werden müssen. Vgl. O. Hertwig, Die Zelle u. die Gewebe 1898, II, p. 134.



wird im Organismus, wie es nothwendig sein muss, bei grösserer Massenzunahme durch die besondere Gestaltung, durch die Schaffung von Leitbahnen u. s. w. dafür gesorgt, dass auch zu den innersten Zellen in genügendem Maasse Sauerstoff und andere Körper gelangen.

Dass aber die Zelltheilung ein physiologischer Vorgang, also nicht etwa die rein physikalische Folge der Vergrösserung und der Oberflächenspannung ist, wurde schon früher (II, p. 46) hervorgehoben und erwiesen. Bei dieser Gelegenheit ist dargethan, dass der an die Zellwand gepresste Protoplast der turgescenzen Zelle gar nicht der durch die Oberflächenspannung bewirkten Zerschneidung unterworfen ist, die sich allerdings an einem freien Flüssigkeitsfaden einstellt. Diesen physikalischen Bestrebungen widerstehen schon die dünnen Stränge eines Plasmodiums, und voraussichtlich ist auch die Theilung (Furchung) einer kugeligen oder ellipsoiden zellhautfreien Eizelle nie ein rein physikalischer Vorgang. Wird aber etwa die Oberflächenenergie in der oben angedeuteten Weise durch die Thätigkeit des Organismus zur Zertheilung eines Protoplasten nutzbar gemacht, dann liegt ebenfalls eine physiologische Operation vor.

Die obigen Betrachtungen und Erwägungen gelten nicht nur für die isolirte Zelle, sondern auch für die ganze Pflanze, für ein jedes Organ und für eine jede Zelle in diesem. Jedoch ist zu beachten, dass sich schon mit der Verkettung von zwei oder einigen Zellen (also mit der Zelltheilung) und in steigendem Maasse mit der Gewebedifferencirung und Arbeitstheilung in der besprochenen Weise (II, § 45, 46) die mannigfachsten Wechselwirkungen einstellen. Eine jede Zelle ist nunmehr jederzeit verschiedenen, local differenten Einflüssen ausgesetzt, die sowohl durch die Eigenthätigkeit der Zelle, als auch durch die Veränderung der äusseren und inneren Factoren (direct und indirect) modificirt werden. So lange die Plasmaverbindungen nicht mitwirken, handelt es sich bei aller Mannigfaltigkeit doch nur um Eingriffe, wie sie auch durch eine entsprechend gelenkte Angriffsweise der äusseren Factoren erzielbar sein würden, während bei dem Vorhandensein der lebendigen Continuität, ebenso wie im Inneren eines lebendigen Protoplasten, besondere Constellationen und Reizwirkungen in Betracht zu ziehen sind.

Wenn wir zunächst von der lebendigen Continuität (den plasmatischen Reizen) absehen, so kann man auf Grund der Erfahrungen über die äusseren Bedingungen (Kap. VI), sowie über die correlativen Beeinflussungen diejenigen Factoren bezeichnen, welche bei den inneren (den mutualistischen) Wechselwirkungen hauptsächlich in Betracht kommen werden. Es sind dieses insbesondere chemische, mechanische und durch die Wasserversorgung (Aufnahme, Leitung, Transpiration) bedingte Einflüsse. Vielleicht spielen auch electriche Ströme (II, § 28, Kap. XVI) eine gewisse Rolle, während für die direct durch die Eigenthätigkeit der Pflanze erzielten Reize Schwerkraft und Licht gar nicht, und Wärme kaum in Betracht kommen.

**Chemische Einflüsse.** Ganz allgemein und in sehr verschiedener Weise sind chemische Wechselwirkungen für die regulatorische Lenkung nutzbar gemacht. Es wurde auch bereits hervorgehoben (I, § 93; II, § 46), dass schon durch die Stoffwechselthätigkeit und die hierdurch erzielte Stoffvertheilung (durch Mangel und Ueberfluss) Reizwirkungen hervorgerufen werden, durch die nicht nur die Stoffwechselthätigkeit, sondern auch die Wachsthumsthatigkeit regulirt

wird. Ob freilich nur in dieser Weise z. B. die allgemeine Correlation zwischen Spross- und Wurzelsystem u. s. w. aufrecht erhalten wird, ist noch nicht entschieden, aber nicht wahrscheinlich. Denn es können ausserdem specifische Stoffwechselproducte mitwirken, und vielleicht spielen die durch die Plasmaverbindungen übermittelten Reize eine hervorragende Rolle (über Symbionten vgl. II, § 48, 50). Auch in der Technik kann man u. a. bei Zuhilfenahme von electricischen Uebertragungen und Auslösungen leichter und vollständiger bis auf grosse Entfernungen ein harmonisches Zusammenwirken erzielen, als bei alleiniger Anwendung von mechanischen Rückwirkungen und den hierdurch bewirkten Auslösungen.

Dass die Wachsthumsthätigkeit auch durch specifische Stoffe in verschiedener Weise regulirt und modificirt werden kann, ergiebt sich zur Genüge aus den Erfahrungen über die Ausseneinflüsse (II, § 30—32) und über die mutualistischen Wechselwirkungen (Gallen etc. II, § 48—50). Vermuthlich werden gerade einseitige (tropistische) und localisirte chemische Reizwirkungen vielfach zur Erzielung bestimmter Erfolge in der inneren und äusseren Ausgestaltung verwandt (II, § 50, Kap. XIII, XIV). Die Gesammt Erfahrungen lehren aber mit aller Sicherheit, dass nicht, wie es einige Autoren annahmen (II, § 54), jedesmal ein besonderer Reizstoff nothwendig ist, um die Bildung eines Blattes, eines Sprosses u. s. w. anzuregen (vgl. auch I, p. 524).

**Mechanische Einflüsse.** Dass diese nicht nur rein mechanisch, sondern auch als Reiz in Frage kommen, ist aus II, § 35—38 zu ersehen. So gut wie durch eine äussere wird aber auch durch eine innere Inanspruchnahme die Festigung regulirt werden. Ferner ist es möglich, dass bei der Selbstregulation eigenthümliche Sensibilitäten für besondere Zug-, Druck- und Bewegungsverhältnisse nutzbar gemacht sind (über Contactreize vgl. auch II, Kap. XII).

**Von der Wasserversorgung** hängt die Turgorhöhe ab, die wiederum (direct oder indirect) mechanische oder auslösende Wirkungen ausüben kann. Ausserdem ist schon in diesem Paragraphen und an anderer Stelle (II, § 33, 34) darauf hingewiesen, dass auch durch die Wasserbewegung, durch die Transpiration und durch die mit dieser verketteten Factoren, ferner durch den Wasser- oder Luftcontact u. s. w. besondere Reize ausgelöst werden können.

## § 52. Fortsetzung.

Zwar lehren die symbiotischen Vereinigungen, dass unter Umständen zu reichende Wechselwirkungen und auffallende formative Erfolge ohne die Existenz von Plasmaverbindungen möglich sind (II, § 48—50). Da aber bei einer Einheitspflanze eine lebendige Verbindung zwischen allen oder doch den meisten Protoplasten hergestellt ist<sup>1)</sup>, so kommt dieser lebendigen Continuität jedenfalls eine sehr hohe Bedeutung zu, und zwar dürfte diese weniger in dem Transport von Nährstoffen, als in der Uebermittlung von correlativ regulirenden Wechselwirkungen bestehen (I, p. 50, 602). In der That lässt sich zeigen, dass ein kernfreies Cytoplasma zur Zellhautbildung angeregt wird, wenn es durch einen

1) Vgl. I, p. 50 u. II, p. 249, wo auch die Lit. citirt ist.

sehr dünnen Plasmafäden mit einem kernhaltigen Protoplasten organisch verbunden ist, während der innigste Contact einen solchen Erfolg nicht hervorruft (I, p. 45; II, p. 36). Ausserdem ist aber nicht sicher ermittelt, in wie weit die lebendige Verbindung zwischen den kernhaltigen Protoplasten für die Herstellung und die Erhaltung der Correlationsharmonie in der sich entwickelnden und in der ausgewachsenen Pflanze nothwendig oder doch von wesentlicher Bedeutung ist. Jedenfalls können in einem Plasmafaden, der ja selbst lebendiges Cytoplasma ist, neben den schon besprochenen Reizen (§ 51), auch diejenigen Wechselwirkungen übertragen werden, die nur innerhalb des Protoplasten möglich sind. Fehlt uns auch eine genügende Einsicht in diese und andere Vorgänge, so dürfte die Reizleitung durch die Plasmafäden dem Wesen nach erzielt werden: 1) durch die Uebermittlung eines bestimmten Reizstoffes, 2) durch die Uebermittlung von lebendigen Plasmatheilen, oder 3) durch die Fortpflanzung irgend eines physikalischen oder chemischen Processes.

Ein Uebertritt lebendiger Plasmamasse, der auch schon ohne die Präexistenz von Plasmaverbindungen möglich ist, kommt vielleicht häufig vor<sup>1)</sup>, und es ist wohl möglich, dass auf diese Weise (durch Zuführung bis dahin fehlender Organe oder Organelemente etc.) besondere Erfolge erzielt werden. Ob und in wie weit dieses freilich in dem vegetativen Leben zutrifft, ist nach den bisherigen Erfahrungen nicht zu entscheiden, denn die Zuführung von lebendigen Elementen kann man dann nicht fordern, wenn Reactionen erweckt werden, zu denen der Protoplast schon für sich potentiell befähigt ist<sup>2)</sup>.

Ferner können in einem Plasmafaden mit Hilfe von Massenströmung oder durch Diffusion Stoffe (bestimmte Reizstoffe oder Nährstoffe) übergeführt werden, die ohne die lebendige Continuität nicht aus dem einen in den anderen Protoplasten gelangen<sup>3)</sup>. Ausserdem ist es möglich, dass (wie übrigens auch ohne Plasmaverbindungen) durch die Stoffbewegung und die hierdurch hergestellte Potentialdifferenz, also durch die Fortpflanzung bestimmter physikalischer oder chemischer Actionen und Reactionen spezifische Reizimpulse übermittelt werden. Da es sich aber in letzter Instanz bei allem Geschehen um Bewegungen handelt, so kann man schliesslich ganz generell und ohne irgend eine bestimmte Voraussetzung von Reizübertragungen durch bestimmte Bewegungs- und Schwingungszustände<sup>4)</sup> reden.

Das Zucken einer Cilie nach einer localisirten Reizung zeigt, dass eine physiologische Reaction in einem dünnen Hyaloplasmafaden schnell fortgepflanzt wird (II, Kap. XIV). Ueberhaupt kann durch Bewegung oder die Vorgänge, durch welche die Reaction veranlasst oder ausgeführt wird, ein bestimmter Reiz auf einen anderen, in lebendiger Verbindung stehenden Protoplasten übertragen werden. Dieses ist aber auch ohne eine sichtbare Bewegung z. B. durch irgend eine chemische Reaction möglich,

1) Vgl. II, p. 249, wo zugleich auf die Verschmelzungen bei Sexualvorgängen sowie auf die symbiotische Aufnahme von fremden Organismen hingewiesen ist. Eine Ueberwanderung von Zellkernen in vegetativen Zellen hat W. Arnoldi (Flora 1900, p. 494) beschrieben. [Siehe, Flora 1904, p. 115.]

2) Deshalb sind auch die bisherigen Erscheinungen über die sog. Pfropfhybriden nicht entscheidend. Vgl. II, p. 246.

3) Vgl. I, p. 602 u. Pfeffer, Energetik 1892, p. 272.

4) Vgl. z. B. Nägeli, Theorie d. Abstammungslehre 1854, p. 58.

die sich, wie es in vielen Fällen zutrifft, von dem Erregungspuncte aus schnell oder langsam ausbreitet. Sehr schnell, nämlich mit 1300 m in 1 Sec., pflanzt sich z. B. nach Berthelot die Explosion in Nitroglycerin fort, während man bequem mit dem Auge der immerhin noch schnell fortschreitenden Umwandlung (Farbenänderung) folgen kann, die sich vollzieht, wenn man das gelbe Quecksilberjodid an einem Puncte mit rothem Quecksilberjodid berührt. Ferner tritt ein Fortschreiten des Auskrystallisirens ein, wenn man in eine übersättigte Lösung eine Spur des festen Körpers bringt<sup>1)</sup>. Da dieser Process auch in der dünnsten Capillare von statten geht, so lässt sich diese Reaction durch einen sehr dünnen Lösungsfaden auf eine grosse Distanz übertragen.

Die Fortpflanzung einer Reaction, die mit einer Stoffbewegung verknüpft ist, tritt z. B. dann ein, wenn an dem einen Ende eines Plasmafadens (oder irgend eines Flüssigkeitsfadens) das eine Ion eines dissociirten Körpers verarbeitet wird<sup>2)</sup>. Jedoch wird auch durch die einseitige Verarbeitung eines nicht dissociirten Körpers eine Potentialdifferenz und dadurch eine sich langsamer ausbreitende Diffusionsbewegung bewirkt. In beiden Fällen kann aber (mit oder ohne Plasmafaden) eine Störung und somit eine bestimmte Reizung auf eine andere Zelle ausgeübt werden. Uebrigens wurde schon betont, dass vielfach durch die Stoffwechselthätigkeit die regulatorisch wirksamen Reize ausgelöst werden (I, § 93; II, § 46). Wie das im näheren geschieht, ist freilich dem erzielten Erfolge nicht anzusehen, und es wurde schon darauf hingewiesen, dass vielleicht in vielen Fällen die Reizübermittlung durch Plasmafaden eine Rolle spielt (II, p. 224).

Jedenfalls kommen bei der Herstellung und Erhaltung der mannigfachen Wechselwirkungen und correlativen Regulationen verschiedene Mittel und Combinationen und demgemäss auch differente Reizwirkungen und Reizübertragungen in Anwendung. Aus dem Gesagten ergibt sich zudem ohne weiteres, dass sich, so gut wie innerhalb eines Protoplasten, auch in einem verbindenden Plasmafaden gleichzeitig verschiedenartige Prozesse und Reizleitungen abspielen können und sicher abspielen werden. Da aber die Eigenschaften (Reactionsfähigkeiten u. s. w.) des Protoplasten erfahrungsgemäss je nach den obwaltenden Bedingungen modificirt werden, so wird sicherlich auch die Leit- und Functionsfähigkeit der Plasmaverbindungen, überhaupt der Leitbahnen, je nach der Inanspruchnahme und der anderweitigen Beeinflussung (labile Induction etc.) Verschiebungen erfahren, die wiederum ungleich für die von derselben Zelle ausstrahlenden Plasmaverbindungen ausfallen können. Ferner bringt es die Wechselwirkung mit ungleichwerthigen Zellen und Organen mit sich, dass gegen die einzelne Zelle verschiedenartige Reize gerichtet sind, die local angreifen und sich mannigfach durchkreuzen und beeinflussen. Zur richtigen Würdigung dieses verwickelten Verhältnisses ist wohl zu beachten, dass der Erfolg nicht nur von dem Reize, sondern in erster Linie von den Eigenschaften der reagirenden Zelle (oder des Organes) abhängt, dass aber schon in dem einzelnen Protoplasten durch die verschiedenartige Combination der zur Verfügung stehenden Mittel die mannigfachsten Resultate erzielbar sind (I, § 7—9). Mit Rücksicht auf die Reizübermittlungen darf man immerhin, um ein Bild zu gebrauchen, an

<sup>1)</sup> Vgl. Ostwald, Grundriss d. allgem. Chemie 3. Aufl., 1899, p. 328.

<sup>2)</sup> Demgemäss wird auch durch einen electricischen Strom eine Separirung der Ionen und damit eine Reizursache hergestellt werden können.

das Telephon erinnern, das gestattet, mit Hilfe der verschiedenartigen Schwingungen auf demselben oder auf verschiedenen Wegen in die Nähe und in die Ferne die mannigfachsten Befehle zu übermitteln, deren Erfolg aber wiederum von den jeweiligen Eigenschaften des Empfängers und des Empfangsortes abhängt (I, p. 26).

Durch die Gegenreaction, die eine jede Störung des Gleichgewichtszustandes hervorruft, wird in dem höchsten wie in dem niedersten Organismus stets die Wiederherstellung der früheren Reiz- und Reactionsfähigkeit (auch in den Leitbahnen) angestrebt. Es ist dieses auch dann der Fall, wenn eine (permanente) Reizung unterbrochen wird, die darauf berechnet ist (z. B. bei Tropismen, labilen Inductionen), bei continuirlichem Wirken den neugeschaffenen Gleichgewichtszustand zu erhalten (I, § 3).

Die Erfahrungen an Pflanzen lehren, dass eine allseitige und innige Reizverkettung möglich ist, ohne dass zu diesem Zwecke, wie bei den Thieren, als Product der höheren Differencirung und Arbeittheilung distincte Nerven in Anwendung kommen, durch die naturgemäss, weil sie als eine specificirte Verbindungsbahn zwischen bestimmten Sinnesorganen und Centren functioniren, jedesmal nur bestimmte Reizerfolge ausgelöst werden. Obgleich es nun im allgemeinen leichter ist, eine in den Vordergrund tretende Hauptfunction zu erforschen, so ist doch bis dahin auch nicht bekannt, durch welche Vorgänge der Reiz im Nerven fortgepflanzt wird<sup>1)</sup>. Sollte aber die Aufklärung gelingen, so würde damit doch nur eine Specialfunction, nicht aber die Gesamtheit der Reizverkettungen im Organismus, auch nicht die Gesamtheit der mannigfachen Reizleitungen in dem Protoplasma oder speciell in den Plasmafäden erkannt sein, die man als den ersten Schritt zur Differencirung von Nervenbahnen ansehen kann.

Aus den vorliegenden anatomischen Erfahrungen lassen sich keine sicheren Schlüsse in Bezug auf die Function der Plasmaverbindungen ableiten. Die auf meine Veranlassung von Townsend<sup>2)</sup> ausgeführten Untersuchungen zeigen aber, dass sich durch zielbewusste Untersuchungen sehr wohl gewisse Aufschlüsse gewinnen lassen. Denn wie sich darthun lässt, dass durch die Plasmaverbindungen in der Zellwand und ebenso durch die dünnen Plasmafäden, die den plasmolytisch zerfallenen Protoplast verbinden, gewisse vom Zellkern abhängige Wechselwirkungen übertragen werden, wird ohne Frage auch der Verfolg noch anderweitigen Reizleitungen gelingen. Es ist auch sicher zu erwarten, dass eingehendere Studien in dieser Richtung nicht nur interessante Aufschlüsse über die Fortpflanzungsschnelligkeit, die Ausbreitungsdistanz u. s. w., sondern auch einen gewissen Einblick in den Leitungsprocess zu Tage fördern werden.

Da die Plasmaverbindungen in der Zellhaut, ebenso die plasmolytischen Verbindungsfäden aus Hyaloplasma bestehen, so folgt daraus, dass dieses für die Fortpflanzung der bezüglichen Reizleitungen genügt. Doch geht schon aus der Aufrechterhaltung der functionellen Harmonie in den einzelnen Protoplasten hervor, dass die von den verschiedenen Plasmaorganen ausgehenden Wechselwirkungen (Reize) auch durch das übrige Protoplasma übermittelt werden. Damit ist nicht gesagt, dass ein jeder Reiz

1) Vgl. die Lehrbücher der Thierphysiologie. — Die electriche Spannungsänderung, die mit der Inanspruchnahme des Nerven sich einstellt, kann ebensogut nur secundär, doch als eine Folge des (vermuthlich chemischen) Nervenprocesses auftreten.

2) Townsend, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 484. Vgl. I, p. 43; II, p. 225.

gleich gut in allen Theilen des Protoplasmas fortgepflanzt wird. Vielmehr ist bei der physiologischen Ungleichwerthigkeit (bei der chemischen und physikalischen Verschiedenheit) eher ein Unterschied zu erwarten, und es ist sogar nicht ausgeschlossen, dass einzelne Reize nur in bestimmten Theilen des Protoplasten fortgepflanzt werden. Zudem wird ohne Frage die Leitfähigkeit mit der jeweiligen Gruppierung der Theile und der Inanspruchnahme (Stimmung) modificirt. Man muss desshalb die Möglichkeit zugeben, dass z. B. die von einer Zelle ausgehenden Plasmaverbindungen unter den obwaltenden Bedingungen eine verschiedene Leitfähigkeit besitzen, wenn sie auch von Haus aus gleichwerthig und potentiell gleich befähigt sind.

Für die Schnelligkeit der Reizleitung können ferner sehr wohl die Gesamtgestaltung des Protoplasten, sowie die Gruppierungen im Inneren des Protoplasmas von Bedeutung sein. Zum Beispiel werden schon dann, wenn sich der Kern an einem Ende der Zelle befindet, die von ihm ausstrahlenden Wechselwirkungen nicht gleich schnell zu allen Theilen des Cytoplasmas gelangen, gleichviel ob die Transmission im ruhenden Protoplasma oder durch das strömende Protoplasma vermittelt wird. Auch mag die Schnelligkeit und Intensität, mit welcher ein Reiz z. B. in der Längsrichtung einer Zelle transmittirt wird, schon durch eine geeignete Anordnung der Plasmastränge selbst dann gefördert werden, wenn der Wandbelag ebenfalls den Reiz leitet. Weiter kann durch die Spärlichkeit oder das gänzliche Fehlen der Plasmaverbindungen in den Seitenwänden der Zelle erreicht werden, dass in einem Gewebe ein Reiz energischer oder allein in der Längsrichtung der Zellen fortschreitet. Uebrigens wird auch in anderer Weise eine mehr oder weniger weitgehende Einengung der Stoffwanderung und somit der durch diese vermittelten Reizverkettungen (Reizleitungen) auf bestimmte Gewebebahnen erzielt (I, Kap. X).

Näheres ist freilich nicht bekannt, und so konnte ich in Bezug auf diese verwickelten Probleme nur auf einige Möglichkeiten hinweisen. Da nachweislich im Protoplasma gewisse Gruppierungen, auch faserige Structures, in Verbindung mit anderen Aufgaben und Functionen auftreten, so kann nur durch kritische Untersuchungen entschieden werden, ob Systeme von Fibrillen, die Némec<sup>1)</sup> in gewissen Fällen fand, speciell auf die Leitung von Reizen berechnet sind. Sicherlich handelt es sich aber bei diesen Fibrillen nur um transitorische und reversible Gruppierungen im Protoplasma, durch welche die Reizleitung in der Zelle nicht erst geschaffen, aber möglicherweise gefördert wird. Wie dem aber auch sei, so lehrt doch schon der noch unaufgeklärte Leitprocess in den differencirten Nervenfasern, dass mit der besten formalen Kenntniss der Leitbahnen keine Einsicht in die Prozesse gewonnen ist, durch welche die Leitung vermittelt wird.

Wenigstens eine gewisse Einsicht in die Reizfortpflanzung liegt dann vor, wenn die Reizung durch die Störungen verursacht wird, welche die Stoffwechselthätigkeit und die von dieser regulatorisch gelenkte Stoffzufuhr in benachbarten oder fernen Zellen und Organen hervorrufen<sup>2)</sup>. Denn dann sind, so weit wir diese Prozesse kennen, die Mittel gekennzeichnet, durch welche diese Potentialdifferenzen geschaffen und demgemäss die Reize bis in die reagirenden Zellen und Organe in denselben Bahnen fortgepflanzt werden, die den Stofftransport vermitteln. In anderen Fällen mag die reizauslösende Störung umgekehrt durch die Zufuhr von Stoffen bewirkt werden. Ausserdem dürften öfters bestimmte Stoffwechselproducte

1) Némec, Biol. Centralbl. 1900, Bd. 20, p. 369. — Vgl. auch Hörmann, Studien über Protoplasmaströmung bei d. Characeen 1898, p. 76. [Némec, Die Reizleitung und die reizleitenden Structures 1904.]

2) Bd. I, § 93 u. Kap. X. — Wir sehen ab von der mechanischen Reizfortpflanzung bei Mimosa. Vgl. II, § 33.

(Reizstoffe) zur Uebertragung von Reizwirkungen benutzt werden. So ist es wahrscheinlich, dass derartige Vorgänge bei der Auslösung der formativen Reactionen in den symbiotischen Vereinigungen eine Rolle spielen (II, § 48—50), und zudem ist bekannt, dass von der Zelle vielfach bestimmte Secretionen benutzt werden, um bestimmte Wirkungen auf die Umgebung auszuüben (I, § 65, 94).

Ob in anderen Fällen zur Reizübermittlung die Fortpflanzung einer chemischen oder physikalischen Reaction in einem (labilen) System benutzt wird, ist zwar nicht erwiesen, jedoch wahrscheinlich. Dass eine derartige Fortpflanzung auf verschiedene Weise möglich ist, ist schon aus den p. 226 erwähnten Beispielen (Explosion, Zustandsänderung im Quecksilberjodid, Ausrystallisiren einer übersättigten Lösung) zu ersehen. Da eine jede dieser Reactionen nur durch einen bestimmten Anstoss ausgelöst wird (das Ausrystallisiren aus der übersättigten Lösung z. B. durch die Berührung mit einem Krystallsplitter derselben Substanz), so leuchtet ein, dass in derselben Bahn je nach dem Anstoss eine besondere Reaction ausgelöst und demgemäss verschiedene Reizwirkungen übermittelt werden können.

Nach den angedeuteten Principien können Reize mit und ohne lebendige Continuität befördert werden, jedoch ist die Leitung auf die Plasmabahnen beschränkt, wenn die bezüglichen Stoffe und Systeme nur in dem Protoplasma vorhanden sind. In diesem, also auch in den Plasmaverbindungen, ist aber eine Reizfortpflanzung ausserdem auf verschiedene Weise, so auch durch bestimmte physiologische Reactionen denkbar. Eine solche physiologische Fortpflanzung würde z. B. vorliegen, wenn (analog wie etwa in einer Kette von Lebewesen) bei einer localisirten Reizung die unter einander verketteten Organe und Bauelemente des Protoplasmas ebenfalls in einen Erregungszustand versetzt werden. Ausserdem ist es nicht unmöglich, dass ein localisirter Orientirungsreiz bestimmte Verschiebungen und Orientirungen nicht nur in den direct betroffenen Theilen, sondern durch Vermittlung dieser auch in den sich anreihenden Bausteinen des Protoplasmas veranlasst. Ferner ist schon darauf hingewiesen, dass besondere Erfolge durch die Einwanderung von lebendigen Theilen erzielbar sind. Begreiflicher Weise kann die Fortpflanzung einer physiologischen Reaction mit chemischen Processen und electricischen Schwankungen verknüpft sein, die vielfach durch chemische Vorgänge verursacht werden (II, Kap. XVI). Auch in den Nerven der Thiere dürften die electricischen Schwankungen nur die Begleiterscheinungen und Folgen des noch nicht aufgeklärten Leitungsprocesses sein.

Da die Reizleitungen nur ein Bindeglied in den Reizungsvorgängen sind, so lassen sich aus den allgemeinen Erwägungen über diese auch die allgemeinen Gesichtspuncte über jene ableiten (vgl. I, § 3). Wird also z. B. in der Reizreaction ein neuer Gleichgewichtszustand herbeigeführt, so muss der die Reizleitung vermittelnde Process so lange in gleichem Sinne thätig sein, als die Reaction anhält. Wenn dann das Organ nach der Beseitigung des (inneren oder äusseren) Reizanstosses in die frühere Gleichgewichtslage zurückkehrt, so ist damit zugleich gesagt, dass die auslösenden Impulse aufhörten, die durch die Leitbahn übermittelt und ausgeübt wurden. Durch die Erweckung der ausgleichenden Gegenreactionen, sowie durch die Gesammtheit der Widerstände und der Verhältnisse, welche die Ausbreitung des Reizes beeinflussen, wird es auch bewirkt, dass sich ein Reiz mit nachlassender Intensität und nur auf eine gewisse Distanz fortpflanzt. Durch die ausgleichende Thätigkeit wird ferner erzielt, dass die Leitfähigkeit erhalten und auch dann wieder hergestellt wird, wenn etwa die für den Leitungsprocess zur Verfügung stehende Spannkraft plötzlich activirt und aufgebraucht wird. Als Resultate aus der angestrebten Reaction und der mit der Entfernung die Oberhand gewinnenden Gegenreaction würde sich übrigens ein Leitungsprocess auch dann nur auf eine gewisse Entfernung erstrecken, wenn er

durch Vorgänge vermittelt wird, wie sie in der Fortpflanzung einer Explosion oder des Auskrystallisirens aus einer übersättigten Lösung vorliegen.

Sofern ein von aussen wirkender oder ein zugeleiteter Reiz nicht einfach den Anstoss zu einer ein für allemal festbestimmten Reaction giebt, sondern in bestimmter Weise orientirend wirkt, muss dieses durch die Art und Weise des Angriffes, in Verbindung mit der Gesammtheit der obwaltenden Verhältnisse bedingt sein. Wir wissen aber heute nicht zu sagen, durch welche speciellen Einrichtungen und Mittel es z. B. erreicht wird, dass durch die von der geotropisch oder traumatisch gereizten Wurzelspitze ausstrahlenden Reize in der Actionszone der Wurzel eine ganz bestimmt gerichtete Krümmung veranlasst (Kap. XIII), oder dass, je nach der Natur der correlativen Reizwirkung, an derselben Stelle eine formativ verschieden wirkende Thätigkeit erweckt wird.

### § 53. Allgemeiner Ausblick auf die Reizleitungen.

Die Betrachtung des correlativen Waltens hat uns gezeigt, dass mit der regulatorischen Lenkung des vitalen Getriebes in jeder Pflanze (auch schon in dem einzelnen Protoplasten) mannigfache und auch reflectorische Reizverkettungen und Reizleitungen verknüpft sind (II, § 45, 46). Hieraus folgt zugleich, dass ein jeder äusserer Eingriff, ein jeder Reiz, der zunächst nur eine locale Reaction hervorruft, ebenso wie eine jede locale Störung, die correlativ verketteten Organe in Mitleidenschaft ziehen und somit auch eine gewisse Reizausbreitung veranlassen muss (vgl. II, § 45, 46 etc.). Wenn diese ganz allgemeine Verbreitung und Nothwendigkeit der Reizverkettung und Reizleitung bisher zumeist übersehen wurde, so hat dieses seinen Grund wesentlich darin, dass die Causalität des correlativen Waltens nicht gebührend berücksichtigt wurde, und dass bei der Beurtheilung dieser Fragen das Augenmerk zumeist nur auf die durch einen äusseren Anstoss veranlassten Bewegungsvorgänge gerichtet war<sup>1)</sup>. Diese, die allerdings bei der Pflanze in den meisten Fällen annähernd localisirt bleiben, bilden aber nicht den ganzen Inhalt der Reizreactionen, welche immer mit Stoffwechselprocessen und mit den durch diese regulatorisch gelenkten Stoffwanderungsvorgängen verknüpft sind, die nahe und ferne Organe in Mitleidenschaft ziehen. In manchen Fällen wird aber der Bewegungsreiz von der reagirenden oder der percipirenden Stelle in so augenscheinlicher Weise weiter verbreitet, dass die Reizleitung ohne weiteres in die Augen springt.

Am längsten bekannt ist die Reizleitung in *Mimosa pudica*, die dadurch erzielt wird, dass sich von einem Einschnitt in den Stengel oder von dem gereizten Gelenk aus die Veränderungen des Wasserdruckes und der Wasserbewegung ausbreiten, und dass durch diese Störung (also rein mechanisch) zuerst das nächstgelegene, allmählich aber auch die ferneren Gelenke gereizt werden (II, Kap. XII). Auf eine rein mechanische Weise, nämlich durch die Zerrungen, welche die sich contrahirende Zelle ausübt, wird auch der Reiz in dem Staubfaden der Cynareen, Berberideen etc. fortgepflanzt, in welchem die durch die Reizcontraction bewirkte Wasserbewegung nicht ausreicht, um in dem benachbarten Staubfaden eine Bewegung auszulösen (II, Kap. XII).

1) Vgl. übrigens Pfeffer, Die Reizbarkeit der Pflanzen 1893 (Sep. a. Verh. d. Gesellsch. deutsch. Naturf. u. Aerzte).



Wichtiger als diese rein mechanischen Reizübermittlungen und von allgemeiner Bedeutung sind die übrigen (physiologischen) Reizleitungen, die allein für die regulatorischen Wechselwirkungen in Betracht kommen. Zu diesen physiologischen Transmissionen zählen auch die Reizleitungen, die von der geotropisch, hydrotropisch oder traumatropisch empfindlichen Wurzelspitze oder von der heliotropisch sensiblen Spitze des Scheidenblattes gewisser Gramineenkeimlinge ausgehen und in der Actionszone der betreffenden Organe eine bestimmt gerichtete Krümmungsbewegung veranlassen (II, Kap. XIII; vgl. auch II, p. 228). Ferner gehören hierher die von dem sensiblen Köpfchen der Blatttentakeln von *Drosera* ausgehenden Impulse, welche in dem Tentakelstiele sowohl eine Reflexbewegung, als auch eine mit der Secretionsthätigkeit zusammenhängende chemische Reaction auslösen (II, Kap. XII). Dem Wesen der Sache nach liegt auch in diesen und ähnlichen Fällen eine Bewegungsreaction vor, die in einer correlativen Beziehung zu dem in einen bestimmten Reizzustand versetzten sensiblen Organ steht und die demgemäss mit dem Reizzustand in der sensiblen Zone modificirt wird.

Da gewöhnlich eine merkliche und oft eine längere Zeit verstreicht, bevor die Pflanze auf die Reizung mit einem sichtbaren Erfolge antwortet (vgl. II, Kap. XII, XIII), so stösst eine exacte Ermittlung der Schnelligkeit der Reizleitung oft auf Schwierigkeiten. Jedoch ist soviel gewiss, dass in der Pflanze der Regel nach die physiologischen Reize nur langsam fortgeleitet werden. So rückt z. B. die von der Wurzelspitze ausgehende geotropische, sowie die von der Spitze des Scheidenblattes des Keimlings von *Avena* ausgehende heliotropische Reizung, sogar unter günstigen Bedingungen, in 5 Min. nur um 1—2 mm vor (II, Kap. XIII), und ohne Frage werden correlative Reize oft noch langsamer fortgepflanzt<sup>1)</sup>. Dagegen erreicht die mechanische Reizleitung in *Mimosa pudica* eine Schnelligkeit bis zu 45 mm in 4 Sec. (II, Kap. XII), und in dem Blatte von *Dionaea muscipula* pflanzt sich die electricische Schwankung in 4 Sec. bis zu 200 mm fort (II, Kap. XVI). Das ist freilich immer noch eine geringe Schnelligkeit gegenüber der Reizleitung in den Nerven, die über 30 m in 4 Sec. beträgt, jedoch in gewissen Nerven viel langsamer verläuft (vgl. die Lehrbücher der Thierphysiologie). Offenbar ist die Leitschnelligkeit, den verschiedenen Aufgaben entsprechend, in einem sehr ungleichen Maasse ausgebildet. Es ist auch einleuchtend, dass die Nerven der höheren Thiere, um ihren Zweck erfüllen zu können, mit einer schnellen Leitfähigkeit ausgestattet sein müssen. Dagegen reicht eine langsame Reizleitung vollständig aus, um in der Pflanze das harmonische Zusammenwirken zu erzielen, und es ist bekannt, dass auch in den Thieren, da wo es angeht, vielfach träge Reizleitungen benutzt werden. Andererseits ist zu erwarten, dass z. B. in einer Colonie von *Volvox* durch eine verhältnissmässig schnelle Reizleitung das harmonische Zusammenarbeiten der Cilien der einzelnen Zellen erzielt wird (II, Kap. XIV).

Dieser kurze Ausblick auf Reizleitungen, unter Berücksichtigung von Reactionen, die erst weiterhin behandelt werden, schien geboten, um im Anschluss an die

<sup>1)</sup> Es ist das aus der Zeit zu entnehmen, die verstreicht, bis auf locale Eingriffe eine Reaction erfolgt. — Einige Messungen bei Townsend, *Annals of Bot.* 1897, Bd. 11. p. 509. Vgl. auch II, p. 138.

internen Wechselwirkungen auf die Allgemeinheit, sowie auf die verschiedene Bedeutung und Ausführung der Reiztransmissionen aufmerksam zu machen. Eine nähere Einsicht in den physiologischen Leitungsprocess ist auch in den oben erwähnten Reactionen nicht gewonnen (vgl. II, § 52; über die Reizperceptionen siehe I, § 3; II, Kap. XII—XV). Die Erfahrung, dass die heliotropische Reizleitung in dem Cotyledon von Avena (Kap. XIII), die Stossreizleitung in der Narbe von *Mimulus luteus* (II, Kap. XII) nach Durchschneidung der Gefässbündel nicht unterbrochen ist<sup>1)</sup>, vermag die Leitbahnen, aber nicht den Leitungsprocess zu präcisiren (II, § 52). Die geringe Schnelligkeit der Reizfortpflanzung bestätigt nur, dass die Transmission nicht durch electriche Ströme vermittelt wird. (Ueber langsame und schnelle Fortpflanzung chemischer Reactionen vgl. II, p. 226.)

## Abschnitt V.

### § 54. Theoretisches.

Gelingt es einen dirigirenden und determinirenden Factor zu präcisiren, auf welchen der Organismus (die Zelle oder ein Organ) in bestimmter Weise reagirt, so ist damit, wie bei jedem Reizvorgang, nur der äussere Anstoss festgestellt. Die Reactionsfähigkeit, sowie die specifische Thätigkeit und Gestaltung sind aber durch die Gesammtheit der inneren Eigenschaften (durch Bau und Structur) bedingt, die bei der besten Kenntniss des veranlassenden Reizes unbekannt bleiben, gleichviel ob es sich um einen äusseren oder inneren (functionellen) Reiz handelt. Wenn nun auch die nähere Feststellung einer veranlassenden Ursache (eines Reizes) einen wesentlichen Fortschritt bedeutet, so ist es doch jedenfalls irrig, wenn, wie es öfters geschieht, die Erkenntniss eines einzelnen Factors als eine allseitig zureichende Causalerklärung des complexen vitalen Phänomens angesehen wird.

Der specifische Character der Art und somit die specifische Ontogenese ist, wie schon an anderer Stelle hervorgehoben wurde, in den uns unbekanntem Eigenschaften des Protoplasten begründet<sup>2)</sup>. Dieser ist aber ein gegliederter Organismus, dessen Leistungen wiederum durch das selbstregulatorisch gelenkte Zusammengreifen der aufbauenden Theile erzielt und bestimmt werden. Von diesen Bauelementen treten uns z. B. Zellkern und Chromatophoren als differencirte Organe entgegen, die (wie alles Lebendige) von ihresgleichen abstammen, die sich also durch Theilung vermehren. Durch die vitale Thätigkeit des Keimplasmas werden dann sachgemäss Producte und auch Organe (Zellhaut, Vacuolen) neu gebildet, die im Dienste des Organismus wichtige und zum Theil unentbehrliche Functionen zu vollbringen haben. Andererseits lehren z. B. die

1) Aehnliches fand J. Massart (La cicatrisation 1898, p. 38) für die Leitung des Wundreizes. — Ueber die Ausbreitung der Wärmeproduction vgl. II, Kap. XVI.

2) Vgl. für dieses und das Folgende Bd. I, § 7—10, sowie § 1—3.

Chromatophoren, dass Organe, die sich nur durch Descendenz erhalten, verschieden ausgebildet, also zu verschiedenen Zielen und Zwecken nutzbar gemacht werden. Uebrigens erfährt auch der ganze Protoplast, und mit ihm das Keimplasma bestimmter Zellen, verschiedenartige reparable und irreparable Verschiebungen (II, § 40—42).

Alle direct und indirect wahrnehmbaren Modificationen des bisherigen Baues und der bisherigen Thätigkeit der Pflanze sind zugleich Belege für Veränderungen in den inneren Bedingungen und Wechselwirkungen, die wir zur Zeit nicht befriedigend in die maassgebenden Factoren zu zergliedern vermögen, auch dann nicht, wenn wir z. B. summarisch die Wechselwirkungen zwischen Zellkern und Cytoplasma in das Auge fassen. Man begiebt sich also immer auf hypothetisches Gebiet, wenn man versucht, im näheren die Eigenschaften und Leistungen des Protoplasten aus Bau und Structur zu erklären. Für uns ist es aber nicht geboten, den diesbezüglichen verschiedenen, speculativen Betrachtungen zu folgen, und ich beschränke mich deshalb darauf, die Grundideen der hauptsächlichen Theorien anzudeuten<sup>1)</sup>.

Wie schon erwähnt (I, p. 41) stimmen die verschiedenen Hypothesen, gleichviel ob sie wesentlich im Anschluss an Fragen über den Aufbau oder über die Ontogenese und die Erbllichkeit aufgestellt wurden, insofern überein, als allgemein eine Zusammensetzung des Protoplasmas aus kleinsten organisirten Theilchen<sup>2)</sup> angenommen wird, die sich durch selbstthätiges Wachsen und Theilen erhalten und vermehren, und die sich direct oder nach Gruppierung zu höheren Einheiten zu einem einheitlichen Ganzen, dem Protoplasma, vereinen. Sehen wir von den besonderen Ausmalungen im Lichte einer bestimmten Theorie ab, so differiren die Auffassungen dem Wesen nach hauptsächlich darin, dass von Darwin, de Vries, Weismann u. a. ebensoviele specificirte Pangene (Biophoren, physiologische Einheiten, Keimchen, Determinanten) angenommen werden, als es besondere Organe und Eigenschaften des Organismus giebt, während Nägeli, O. Hertwig u. a. mit einer begrenzteren Zahl von Pangenem auskommen, durch deren verschiedenartige Vereinigung (direct oder nach Formirung von Systemen höherer Ordnung) die mannigfachen Constellationen und Leistungen erzielt werden. Auf diese Weise kann in der That ebenso gut eine ungeheure Mannigfaltigkeit zu Tage gefördert werden, wie durch die Composition der 24 Buchstaben des Alphabetes zu Worten und Sätzen oder durch die verschiedene Vereinigung von 3 oder 4 Elementen zu organischen Verbindungen. Jedenfalls sind mit einer solchen Auffassung alle Erfahrungen über die spezifische Ontogenese, über Erbllichkeit und Variation ebenso gut vereinbar, wie mit den Ansichten von Darwin und Weismann, nach denen sich nur solche Organe und Eigenschaften entwickeln können, für welche sich ein besonderes Pangen (Determinante) findet, das nach seiner Activirung den spezifischen formativen Erfolg veranlasst und dirigirt. Uebrigens wird die Kluft zwischen den beiden Theorien theilweise oder auch gänzlich überbrückt, wenn man die specificirten Determinanten als ein nicht unbedingt stabiles und vielleicht nur bedingungsweise entstehendes Compositum aus Pangenem ansieht.

1) Näheres über die verschiedenen Theorien sowie über die einschlägige Lit. ist u. a. zu finden bei Delage, *La structure du protoplasme et l'hérédité* 1895; Wiesner, *Elementarstructur* 1892; O. Hertwig, *Zelle u. Gewebe* 1895, I, p. 267; 1898, II, p. 280.

2) Ich schlug vor (I, p. 41) diese lebenden Theilchen ohne jede anderweitige theoretische Voraussetzung im Anschluss an Ch. Darwin Pangene zu nennen. Ueber andere Bezeichnungen vgl. I, p. 41.

Da die specificirten Pangene nur den Anstoss geben, in einer jeden Reizung aber der Verlauf der Reaction von den reagirenden Theilen abhängt, so muss eine bestimmte Determinante, wenn sie auf verschieden gestimmte (labil inducirte oder anderweitig veränderte) Protoplasten anregend wirkt, nothwendig einen verschiedenen Erfolg hervorrufen, oder wenn das vermieden werden soll, muss dafür gesorgt sein, dass die Determinante nur dann wirksam wird, wenn sich der Protoplast in einer ganz bestimmten Stimmung befindet. Damit ist zugleich angedeutet, dass man, wie immer, mit den nöthigen Hilfhypothesen den Werth der soeben erwähnten physiologischen Forderung problematisch machen kann. Jedenfalls muss aber bei der Annahme von nur auslösenden Determinanten der Reactionserfolg immer von den Eigenschaften und Fähigkeiten der reagirenden Theile und der Gesamtheit der Wechselwirkungen in diesen abhängen.

Während in den Hypothesen von Darwin und Weismann die Reizwirkung von lebendigen Theilchen (den specificirten Pangenem) ausgeht, die unter besonderen Bedingungen in der Zelle aus ihrer Ruhe erweckt werden oder die von einem anderen Protoplasten aus zuwandern, nimmt Sachs<sup>1)</sup> für Wurzel, Blatt, überhaupt für eine jede besondere formative Production einen specifischen Reizstoff, d. h. ein Stoffwechselproduct an, das nicht, wie die specificirten Pangene, in der Eizelle präformirt sein muss. Obgleich eine jede vitale Thätigkeit auf chemischen Processen basirt, und obgleich chemische Reize eine besonders hervorragende Rolle spielen (II, § 30—32, 51), liegt in dieser Forderung specifischer Reizstoffe ein Verkennen des selbstregulatorischen Getriebes, in dem sich der Erfolg stets als Resultante aus dem Zusammenwirken verschiedener Factoren ergibt und in dem somit durch verschiedene Combination derselben Factoren ein anderer Erfolg erzielt wird<sup>2)</sup>. Es ist aber gewiss kein Fortschritt, wenn man, wie es Sachs thut, um für einen jeden unbekanntem Complex einen anschaulichen Ausdruck zu finden, unter ungerechtfertigter Generalisirung einiger Fälle von auffallender chemischer Reizung, einen besonderen Reizstoff annimmt, ohne wirkliche Wahrscheinlichkeitsgründe für die Existenz dieser specifischen Reizstoffe beizubringen. Denn, wie auch schon von anderer Seite<sup>3)</sup> dargethan wurde, verlangt keines der von Sachs herbeigezogenen Beispiele die ihm von diesem Forscher beigelegte Deutung. Ich gehe desshalb nicht auf Einzelheiten, auch nicht auf die mechanistische, ebenfalls nicht zutreffende Ansicht ein, dass durch die Schwerkraft eine Trennung gewisser Reizstoffe und dadurch die differente Productionsthätigkeit an Spitze und Basis eines Sprosses u. s. w. verursacht werde (II, p. 194).

Die obigen Auseinandersetzungen sind (wie die Keimchentheorie von Ch. Darwin und ebenso die Idioplasmatheorie von Nägeli) so allgemein gehalten, dass sie sich ohne weiteres dem sichtbaren und dem hypothetischen Bau des Protoplasten accommodiren lassen. Eine solche Accommodation an eine bestimmte

1) Da Sachs späterhin (Flora 1893, p. 236) nur specifische Reizstoffe angenommen hat, so gehe ich nicht auf dessen frühere Ansicht ein (Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1880, Bd. 2, p. 452; 1882, Bd. 2, p. 689), in der, allerdings nicht immer in bestimmter Weise, die specifische formative Wirkung der Qualität der Nährstoffe zugeschrieben wurde. Es bedarf aber keiner besonderen Betonung, dass zuerst die Qualität des Organismus, nicht aber die der verarbeiteten Nahrung entscheidend ist.

2) Vgl. II, § 45 ff. und Bd. I, p. 520, wo auch ausgesprochen ist, dass für die Selbststeuerung nicht besondere Ermüdungsstoffe nothwendig sind.

3) Siehe z. B. Vöchting, Organbildung 1884, II, p. 194; Jahrb. f. wiss. Bot. 1883, Bd. 16, p. 390; 1900, Bd. 34, p. 83, 107; Reinke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 31, p. 262. — Ueber die ultravioletten Strahlen als Producenten blüthenbildender Stoffe vgl. II, p. 421.

Theorie ist z. B. sowohl von Weismann, als auch von O. Hertwig durchgeführt, die beide den Zellkern in den Vordergrund stellen und als alleinigen Träger der Erbmasse ansehen. Es ist aber schon früher (I, § 9) betont, dass der Protoplast nur in der Vereinigung und dem Zusammenwirken des Zellkerns und des Cytoplasmas (resp. der Organelemente in diesem) besteht, und dass unter allen Umständen das Cytoplasma einen gewissen, in manchen Fällen aber voraussichtlich den überwiegenden Antheil an einer bestimmten vitalen Thätigkeit haben wird. Uebrigens sind in der letzten Zeit mehr und mehr Stimmen<sup>1)</sup> gegen die supponirte Alleinherrschaft des Zellkerns laut geworden.

Auch dann, wenn wir von einer besonderen Theorie absehen, also die Gesammtheit der formativen Prozesse (oder auch der Stoffwechselprozesse) unter Zugrundelegung der realen Erfahrungen überblicken, so ist klar, dass die mannigfachen Leistungen durch das selbstregulatorisch gelenkte Zusammenwirken der verschiedenen Theile des Protoplasten zu Stande kommen, die theilweise immer nur von ihresgleichen abstammen (sich durch Descendenz erhalten), theilweise durch den lebensthätigen Protoplasten als Neuformationen gebildet werden. Somit kann man wohl sagen, dass Präformation (Evolution) und Epigenesis zusammengreifen, dass also die Ontogenese, um mit Driesch<sup>2)</sup> zu reden, eine epigenetische Evolution vorstellt. Wenn man sich freilich nicht von den engherzigen Definitionen frei machen kann, die vielfach beiden Ausdrücken beigelegt wurden und werden, so ist es besser, den Gebrauch dieser Worte zu vermeiden und daran zu denken, dass der Organismus und die Natur sich nicht um die vom Menschengestalt zurechtgelegte Schablone kümmern.

---

## Kapitel VIII.

### Variation und Erbllichkeit<sup>3)</sup>.

---

#### § 55. Die inneren Bedingungen für eine erbliche Variation.

Die derzeit lebenden Arten sind derart stabilisirt, dass ihr wesentlicher Character selbst durch aussergewöhnliche Culturbedingungen und Reactionen nicht modificirt wird, dass sie also nach Wiederherstellung der früheren Bedingungen die Ontogenese in derselben Weise durchlaufen wie ihre Ahnen. Von dieser Regel gibt es jedoch Ausnahmen. Denn es ist lange bekannt, dass unter Umständen bei dieser oder jener Art eine Abänderung eintritt, die sich

---

1) Y. Delage, *L'hérédité* 1895, p. 743; Driesch, *Archiv f. Entwicklungsmechanik* 1897, p. 282; 1898, VII, p. 96; Verworn, *Physiologie* 1897, II. Aufl., p. 540.

2) H. Driesch, *Analyt. Theorie d. Entwicklung* 1894, p. 29.

3) Nach Abschluss dieses Kapitels erschien die I. Lieferung von H. de Vries, *Die Mutationstheorie* 1901, in der das Thema mit specieller Berücksichtigung der Arten-

in den folgenden Generationen erhält. Damit ist dann die Gewinnung einer erblichen Eigenschaft gekennzeichnet, gleichviel ob eine morphogene Abweichung oder eine Differenz in Bezug auf Stoffwechselproducte (Farbstoffe, Gifte etc.), physiologisches Reactionsvermögen u. s. w. vorliegt. Allerdings werden durch die Variationen, die sich unter unseren Augen abspielen, nur kleinere Modificationen, also keine so weitgehenden Abweichungen erzielt, dass eine durchaus fremdartige Pflanze in das Leben tritt. Dessenungeachtet hat das empirisch zugängliche Studium dieser actualen Variationen den Schlüssel für das physiologische Verständniss der Variationen zu liefern, durch die im Laufe der Entwicklungsgeschichte unserer Erde das Heer der Arten geschaffen wurde, die theilweise wieder untergingen, theilweise noch heute unsere Erde bevölkern. Da wir, unserem Plane gemäss, auf die Frage nach der Entstehung der Arten nicht eingehen, andererseits aber die Bedeutung und die Tragweite der Variation nur in Verbindung mit Betrachtungen über den Ursprung der Arten darlegbar sind, so müssen wir uns auf eine gedrängte physiologische Beleuchtung der empirischen Variation beschränken. In dieser Betrachtung soll im Anschluss an die bereits behandelten Principien und Probleme nur im allgemeinen dargelegt werden, unter welchen Umständen und Bedingungen das Auftreten und die Erhaltung einer erblichen Variation möglich ist. Zu diesem Zweck ist es nicht nöthig, die zahlreichen Einzelerfahrungen über die Variation mitzutheilen oder auf Erfahrungen und Probleme einzugehen, die zur Zeit eine nähere physiologische Einsicht und Aufhellung nicht gestatten. Im wesentlichen wird also das Folgende nur eine etwas präcisere Ausmalung der allgemeinen Grundzüge bringen, die in der Einleitung dieses Buches (I, § 5) entwickelt wurden, und es sind unter diesen Umständen Wiederholungen nicht zu vermeiden. Auch an dieser Stelle gehen wir nicht auf die theoretischen Vorstellungen und Speculationen ein, die im wesentlichen darauf hinauslaufen, die Erfahrungen über Variation und Erbllichkeit mit bestimmten Vorstellungen über den Bau des Protoplasten und über die Bedeutung der Organe dieses Elementarorganismus zu verknüpfen (vgl. II, § 54).

Wie immer eine Variation veranlasst und zu Stande gekommen sein mag, jedenfalls müssen wir voraussetzen, dass in der maassgebenden Constellation im Protoplasten irgend eine Verschiebung eintrat, die sich durch Vermittlung der Keimzellen in den successiven Generationen erhält<sup>1)</sup>. Denn ohne eine stabilisirte Veränderung in der Keimzelle würde unter denselben Aussenbedingungen die Ontogenese ebenso

bildung, also von einem anderen Standpunct aus, behandelt wird. Demgemäss ist eine weitergehende Gliederung der verschiedenwerthigen Variationen und ihre Bedeutung für die Bildung von Arten, Formen etc. vorgenommen, als es für unseren allgemeinen physiologischen Zweck nöthig war. In dieser I. Lieferung sind die Erfahrungen an Mikroorganismen nicht berücksichtigt und so kann ich nicht wissen, ob vielleicht de Vries »Erblichkeit« und »erworbene Eigenschaften« so definirt, dass die in § 56 besprochene bleibende Fixirung von Eigenschaften bei Bacterien und Hefearten nicht als eine erbliche Erhaltung erworbener (reactioneller) Eigenschaften erscheint. Es ist übrigens zu beachten, dass de Vries »Variabilität« nicht in dem von mir benutzten, ganz generellen Sinne anwendet, und dass er die sprungweise Variation als »Mutation« (Mutabilität) bezeichnet.

<sup>1)</sup> Aus obigem sind auch leicht die Forderungen für den Fall abzuleiten, dass die Constellation in der Keimzelle selbst sich nicht änderte. Vgl. II, p. 224.

wie bei den Ahnen verlaufen, würde also eine erbliche Abänderung nicht vorliegen. Da aber die Leistungen des Protoplasten aus dem wechselseitigen Zusammenwirken und Zusammengreifen der aufbauenden Theile resultiren (I, § 9), so genügt eine erbliche Verschiebung in einem der zahlreichen Bauelemente, um eine immer wiederkehrende Abweichung in der Ontogenese zu bewirken. Aus dem Erfolge ist desshalb nicht zu ersehen, welcher Art die innere Verschiebung ist, und ob diese etwa im Zellkern oder in irgend einem Theile des Cytoplasmas stattfand. Auch ist es selbstverständlich, dass es sich in der Keimzelle nicht um eine makroskopisch nachweisbare Veränderung handeln muss (vgl. II, § 40). In der That ist es bis dahin in keinem Falle gelungen, auch nur annähernd den Ort und die Art der Modification in der Keimzelle zu präcisiren, abgesehen von den Fällen, in welchen die neue Constellation durch den Eintritt und die Aufnahme lebendiger Substanz erzielt wird (symbiogene Variation).

Die Bastardirung lehrt ja, dass durch die innige Vereinigung mit lebendiger Substanz anderer Abstammung eine neue Form entstehen kann, und nach der Ansicht verschiedener Forscher spielt und spielte die Bastardirung sogar eine hervorragende Rolle bei der Entstehung neuer Arten<sup>1)</sup>. Es bedarf aber nicht gerade einer so innigen Vereinigung der Protoplasten, um eine Pflanze mit neuen Eigenschaften zu erzielen. Denn eine Form, die sich bei ungeschlechtlicher Vermehrung durch alle Generationen erhält, wird in den Flechten durch die symbiotische Aneinanderlagerung von Algen und Pilzen gebildet (II, § 48; I, p. 357). Es ist also wohl möglich, dass auch durch intracellulare Symbiose ansehnlichere formative oder anderweitige Abweichungen zu Stande kommen, als es z. B. bei der Aufnahme von gewissen Algen in bestimmte animalische Organismen (Infusorien etc.) der Fall zu sein pflegt. Thatsächlich gehen aber bei der Vermehrung dieser Organismen die sich gleichzeitig vermehrenden Algen, analog wie die Chloroplasten, auf die Nachkommen über und es sind demgemäss die Bedingungen für die Erhaltung einer symbiotischen Form vorhanden. Es ist also durchaus nicht unmöglich, dass irgend eine Form, die wir als Art ansehen, entstand, indem ein Bacterium, eine Amöbe etc. eine bleibende symbiotische Vereinigung mit dem Protoplast einging. Falls dann der Symbiont mit der Zeit die Fähigkeit zu einer anderen Lebensweise verlor, so dass er nicht mehr isolirt cultivirbar ist, so würde er uns (analog wie z. B. die Chloroplasten) als ein sich selbstthätig erhaltendes Organ des Protoplasten erscheinen (I, § 8)<sup>2)</sup>. Uebrigens ist schon früher (I, § 9) darauf hingewiesen, dass man die Entstehung einer neuen Art erwarten darf, wenn es gelingen sollte, in einer Keimzelle den

1) Nach den empirischen Erfahrungen können sich wohl gewisse, aber nicht alle Bastarde als constante Formen erhalten. Eine constante Erhaltung geht auch den in jüngster Zeit viel besprochenen Bastarden ab, die in den successiven Generationen die von Mendel entdeckte Spaltung erfahren (vgl. z. B. die Sammelreferate in Bot. Ztg. 1900, Ref. p. 231 u. 304; ferner Correns, Bot. Centralbl. 1900, Bd. 84, p. 97; de Vries, Bot. Ztg. 1900, p. 435). An dieser Stelle habe ich indess nicht auf diese Probleme einzugehen und somit auch nicht zu discutiren, was in Bezug auf die Verschmelzung der Protoplasten empirisch beobachtet ist und was aus anderweitigen Erfahrungen theoretisch gefolgert werden kann.

2) Augenscheinlich werden gewisse Krankheiten durch Uebergang der Bacterien in die neugebildeten Keimzellen übertragen.

Nucleus durch den Zellkern einer anderen Pflanzenart zu ersetzen und auf diese Weise ein erhaltungsfähiges, einheitliches Ganze herzustellen.

Alle Variationen aber, die nicht auf symbiogene Weise zu Stande kommen, müssen durch eine selbstthätige Verstellung im Organismus geschaffen werden. Denn alles vitale Geschehen ist und bleibt eine Leistung des Organismus, auch dann, wenn die äusseren Bedingungen veranlassend und modificirend wirken (I, Kap. I; II, § 4, 21, 39). In dem früher (II, § 21, 39) gekennzeichneten Sinne kann man also von autogener oder, um die Bethheiligung besonderer Aussenbedingungen zu markiren, von aitiogener Variation reden. In diesem Falle lässt sich, wie schon bemerkt, aus dem äusseren Erfolge nicht der Ort und die Art der inneren Verschiebung erkennen, und man kann nicht einmal unbedingt fordern, dass in der Substanz des eigentlichen Keimplasmas<sup>1)</sup> eine Veränderung eingetreten sein muss. Denn es ist denkbar, dass schon durch das Hinzukommen eines Plasmaproductes, vielleicht sogar eines bestimmten Stoffwechselproductes, die Bedingungen für eine Variation und für Erhaltung dieser Variation in den Nachkommen geschaffen werden. Denn das würde u. a. der Fall sein, wenn der Protoplast durch das fragliche Product zu regulatorischer Nachbildung dieses Stoffes in der Art veranlasst würde, dass dauernd in eine jede Keimzelle eine gewisse Menge dieses Stoffes übergeht, der durch seine Reizwirkung eine bestimmte formative oder anderweitige Abweichung von den Ahnen bedingt und in den consecutiven Generationen aufrecht erhält.

Uebrigens lehren auch die symbiogenen Formbildungen, dass eine erhaltbare Variation ohne eine bleibende Verschiebung im eigentlichen Keimplasma zu Stande kommen kann<sup>2)</sup>. Denn nach der Trennung der Symbionten wird von dem isolirten Organismus sogleich wieder die Ontogenese seiner Ahnen aufgenommen. Allerdings erscheint es ebenso möglich, dass auch bei einer Verschiebung im Keimplasma ein Rückschlag eintritt. Denn es kann nicht Wunder nehmen, wenn der Organismus eine selbstgeschaffene Veränderung unter bestimmten Umständen wieder rückgängig macht, gleichviel ob es sich um die Schaffung resp. Wegschaffung eines Stoffwechselproductes, einer Plasmaaggregation oder auch z. B. um die Wiederaufhebung einer chemischen Substitution handelt, durch welche z. B. ein bestimmter Eiweisskörper und damit die Eigenschaften derjenigen Plasmatheile modificirt wurden, an deren Aufbau dieser Proteinstoff theilhaftig ist.

Thatsächlich sind manche Formen zu Rückschlägen geneigt, während sich andere Variationen constant erhalten. In diesem Falle ist es jedoch nicht ausgeschlossen, dass, so gut wie bei typischen Arten, unter besonderen Bedingungen eine weitere Variation oder ein Rückschlag eintritt. Ueberhaupt müssen in jedem Einzelfalle die besonderen Verhältnisse berücksichtigt werden, unter denen die erbliche Erhaltung stattfindet und möglich ist. Zu diesen Besonderheiten zählt die bekannte Erfahrung, dass sich gewisse Culturrasen (Apfel, Birne etc.) durch ungeschlechtliche Vermehrung erhalten lassen, während bei geschlechtlicher Vermehrung ein mehr oder weniger weitgehender Rückschlag zur Stamm-

1) Es ist selbstverständlich, dass eine jede Keimzelle das Keimplasma enthalten muss, daneben aber noch anderweitige Beigaben enthalten kann. Vgl. u. a. Bd. I, p. 49.

2) Vgl. u. a. A. E. Ortmann, Biol. Centralbl. 1898, Bd. 18, p. 142.



form einzutreten pflegt. Zur näheren Aufhellung dieses Verhaltens würde zunächst zu entscheiden sein, ob schon die Zellen des Urmeristems (also die embryonalen Zellen) durch die Fortbildung und Neubildung vermittelt werden (II, § 2), den Character der Rasse in sich tragen, oder ob dieser Character erst den Descendenten des Urmeristems während ihrer Fortbildung durch die schon characterisirten Zellen inducirt wird. Denn auch auf diese Weise kann, wie schon früher (II, § 40—44) erörtert wurde, dem Zuwachs fort und fort ein bestimmter Character aufgedrängt werden (stabile Induction).

Eine endgiltige Entscheidung ist nicht so leicht, da es bis dahin nicht gelungen ist, aus einer isolirten, also dem inducirenden Einfluss entzogenen Urmeristemzelle eine ganze Pflanze zu erziehen (II, § 42). Jedoch sprechen gewisse Erfahrungen, die ich hier nicht erörtern will, dafür, dass das Urmeristem, wenigstens in gewissen Fällen, den Character der Rasse (bezw. Varietät etc.) in sich trägt. Sofern dieses zutrifft, muss also bei der Bildung der Eizelle die innere Constellation, durch welche die Entwicklung der Rasse eigenthümlichkeit bedingt wird, modificirt werden, während dann, wenn der Rassencharacter erst dem Descendenten der embryonalen Zellen durch Induction aufgeprägt wird, die Eizelle während ihrer Bildung und Fortbildung dem inducirenden Einfluss der characterisirten Zellen und Gewebe in genügendem Maasse entzogen sein muss.

Vermuthlich werden durch fernere Studien auch Fälle bekannt werden, in denen je nach den besonderen Bedingungen und also auch je nach der Art der Fortpflanzung Differenzen in Bezug auf die Erblichkeit bestehen<sup>1)</sup>. Denn mit diesem Worte wird zunächst nur die Thatsache gekennzeichnet, dass derselbe Character in den successiven Generationen sich wiederholt, aber ganz unbestimmt gelassen, wie diese Wiederholung erreicht und ob sie unter allen Umständen ausgeführt wird. Jedenfalls ist es nicht practisch und im allgemeinen auch nicht üblich, »Erblichkeit« für die Erhaltung auf sexuellem Wege zu reserviren, wie es vereinzelt versucht wurde. Denn dann könnte man bei den Organismen, die nur zu ungeschlechtlicher Vermehrung befähigt sind, gar nicht von Erblichkeit reden. Thut man das aber, so liegt consequenterweise ein Fall von Erblichkeit auch dann vor, wenn sich nur auf ungeschlechtlichem Wege die Form (Rasse, Varietät) einer Pflanze erhalten lässt, die ausserdem zu sexueller Vermehrung befähigt ist. Es ist übrigens nicht meine Absicht, dieses Thema näher zu discutiren, und ebenso ist es nicht geboten, auf den Begriff Species, Varietät, Rasse etc.<sup>2)</sup> einzugehen, eine Frage, die eng mit dem Erblichkeitsproblem verknüpft ist. Uebrigens ist anerkannt, dass es sich in Bezug auf Species u. s. w. nicht um absolute Schranken handeln kann. Auch sei nur kurz darauf hingewiesen, dass durch die Aufklärung der Entstehung einer Form das Artenrecht nicht aufgehoben wird. Man wird deshalb keinen Anstand nehmen, einen sich constant erhaltenden Bastard eine gute

1) Möglicherweise giebt es auch Pflanzen, bei denen der Rassencharacter nicht durch eine jede Art von ungeschlechtlicher Vermehrung erhalten wird.

2) Vgl. z. B. Nägeli, Theorie der Abstammungslehre 1884, p. 235; Y. Delage, L'hérédité 1895, p. 627. Ueber sog. ökologische (biologische) Species siehe z. B. Klebahn, Bot. Ztg. 1898, p. 148; Migula, System d. Bacterien 1897, I, p. 222. Eine jede Art besitzt einen gewissen Abänderungsspielraum und ist nur eine Abstraction für einen bestimmten Formenkreis.

Art zu nennen. Dagegen scheint es nicht zweckmässig und geboten, auch einer Flechte, die nur durch lockere Symbiose zu Stande kommt, dasselbe Artenrecht beizulegen, wie einer einheitlichen Pflanze, die sich durch eine einzelne Keimzelle vermehren und erhalten lässt.

### § 56. Thatsachen über die Variation.

Mit Rücksicht auf die Entstehungsbedingungen und die Art des Zustandekommens einer aitiogenen oder autogenen Variation kann man, unbekümmert um die maassgebende innere Verschiebung, 1) eine unbestimmt gerichtete, sprungweise, spontan auftretende (single variation) und 2. eine bestimmter gerichtete, allmähliche, individuelle, adaptive Variation unterscheiden. Während es sich im zweiten Falle auch um eine allmähliche erbliche Fixirung einer bestimmten Reaction des Organismus handeln kann, besteht bei der Sprungvariation keine derartige Beziehung zu dem normalen Reactionsvermögen. In der unbestimmten Variation tritt vielmehr plötzlich und unvermittelt eine Eigenschaft auf, die sich nur an einem oder an einzelnen Individuen einstellt. Natürlich ergibt sich auch diese Variation als eine nothwendige Folge (Reaction) aus den obwaltenden Bedingungen, und es ist begreiflich, dass, wie es die Erfahrung lehrt, durch ungewöhnliche Bedingungen das Auftreten einer Sprungvariation, also der entsprechenden inneren Veränderungen begünstigt zu werden scheint. Denn schliesslich werden durch eine Inanspruchnahme über die erlaubte Grenze auch in einem Mechanismus bleibende Verbiegungen und Verstellungen erzielt, durch die der Gang dauernd modificirt und durch die z. B. an einer Spieldose bewirkt wird, dass nunmehr dauernd eine veränderte Melodie ertönt. So wie aber je nach dem Zustand eines Mechanismus derselbe Eingriff einen verschiedenen Erfolg haben kann, ist es auch verständlich, dass von den nebeneinander wachsenden Individuen derselben Art viele gar nicht und einzelne vielleicht in einer verschiedenen Weise variiren. Jedoch kann es auch nicht auffallen, wenn in einem anderen Falle die Neigung zu einer gleichsinnigen Variation besteht.

Es ist nicht geboten, einzelne Beispiele der unbestimmten Variation anzuführen, die seit langer Zeit als Ausgangspunct für die Züchtung von Cultur-rassen benutzt wird<sup>1)</sup>. Auch erinnere ich nur daran, dass auf diese Weise sowohl zum Rückschlag geneigte, als auch stabilisirte Variationen entstehen, die sich entweder durch ungeschlechtliche oder auch durch geschlechtliche Vermehrung erhalten lassen.

Während kein Zweifel darüber besteht, dass unbestimmte Abänderungen erblich sein können, wird von verschiedenen Autoren die Erbllichkeit einer

1) Thatsachen finden sich z. B. in den Schriften von Darwin, ferner bei Hofmeister, *Allgem. Morpholog.* 1867, p. 557 u. s. w. Bezügliche Mittheilungen aus jüngster Zeit z. B. bei de Vries, *Bot. Centralbl.* 1899, Bd. 77, p. 327; *Biolog. Centralbl.* 1900, Bd. 20, p. 193; *Compt. rend.* 1900, Bd. 131, p. 124; Solms-Laubach, *Bot. Ztg.* 1900, p. 175. [R. v. Wettstein, *Ber. d. bot. Gesellsch.* 1901, Generalvers. p. 1484; für Bacterien vgl. u. a. auch M. W. Beyerinck, *On different forms of hereditary variation of microbes* 1900, *Sep. a. Koninklyke Akad. v. Wetenschappen te Amsterdam.*]

adaptiven Variation angezweifelt. In diesen Discussionen sind aber vielfach nur die höheren (somatischen) Organismen in das Auge gefasst, bei welchen die Sachlage dadurch verwickelter wird, dass eine erbliche Erhaltung der somatischen Variation durch die Keinzelle nur dann möglich ist, wenn auf diese die (erworbenen) Eigenschaften des Somas übertragen werden. Diese Complication fällt bei den Asomatophyten fort, an die wir uns zunächst halten. In den Asomatophyten kann in der That durch die fortgesetzte Züchtung unter Umständen die erbliche Fixirung einer Reaction erzielt werden, die bei Herstellung bestimmter Aussenbedingungen gesetzmässig eintritt und die, wie üblich, zunächst nach der Aufhebung der veranlassenden Aussenbedingungen wieder schwindet.

So ist es gelungen, durch eine fortgesetzte Cultur unter bestimmten Bedingungen eine asporogene Rasse (Form) einzelner Arten von *Saccharomyces* und von Bacterien zu gewinnen. In analoger Weise wurde bei bestimmten Bacterien die Production von Farbstoffen oder Giften dauernd eliminiert. In diesen Fällen ist also eine erbliche Verschiebung in der Stoffwechselthätigkeit erzielt, während durch den Verlust der Sporen eine morphogene Fähigkeit und Thätigkeit aufgehoben ist, die vielfach als ein wichtiges Merkmal der Bacterienarten angesehen wird. Uebrigens lassen sich nach den unten mitzutheilenden Erfahrungen offenbar noch andere formative Eigenschaften in erblicher Weise fixiren.

Aus den Versuchen geht zugleich hervor, dass es sich bei der Züchtung der Rassen um die allmähliche Fixirung einer zunächst labilen inneren Verstellung (Reaction) handelt. Denn wenn die Organismen nach kürzerer Versuchsdauer in die früheren Bedingungen zurückversetzt werden, so kehrt die Fähigkeit zur Bildung der Sporen, der Gifte, der Farbstoffe entweder sogleich oder erst im Verlaufe von einigen oder vielen Generationen zurück. Am besten ist natürlich die Wiederkehr der Farbstoffbildung geeignet, um den Verlauf der Regeneration in anschaulicher und übersichtlicher Weise zu demonstrieren. Uebrigens ist es, auch ohne nähere Kenntniss der inneren Verstellungen und Vorgänge, verständlich, dass die Wiederherstellung des früheren Zustandes, je nach dem Grade der Induction, längere oder kürzere Zeit erfordert, oder dass, wie man auch sagen kann, eine transitorische Nachwirkung stattfindet, die zu einer permanenten Nachwirkung wird, sofern die labile Reaction stabil fixirt ist. Zur Erreichung dieses Zieles ist bei derselben Pflanze, je nach der Art und der Intensität des Eingriffes, sowie nach der Gesamtheit der Bedingungen eine verschiedene Zeitdauer nothwendig.

Da die farblosen und giftfreien Rassen der Bacterien, sowie die asporogenen Heferassen unter normalen Bedingungen bei jahrelang fortgesetzter Cultur die angezüchteten Eigenschaften bewahrten, so sind sie auf Grund dieser Erfahrung als stabilisirte Formen anzusprechen. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass vielleicht in sehr langer Zeit oder unter aussergewöhnlichen Culturbedingungen ein Rückschlag zur Stammform oder eine anderweitige Variation eintritt. Denn Analoges ist für die durch unbestimmte Variation entstandenen Formen bekannt, und schliesslich kann man nicht behaupten, dass es irgend eine Species giebt, die unbedingt stabilisirt ist, die sich also in allen Bedingungen und in beliebig langen Zeiträumen constant erhält.

Uebrigens erstreckt sich bei den genannten Asomatophyten die Controle

über eine grössere Anzahl von Generationen, als bei höheren Pflanzen. Denn eine Bacteriumzelle, die sich in jeder Stunde einmal theilt, wiederholt die Fortpflanzung in 40 Tagen ebenso oft, als eine einjährige Pflanze im Laufe von 240 Jahren. Deshalb besitzen diese schnelllebigen Organismen den unschätzbaren Vortheil, dass man den Versuch über Neubildung und Constanz von Formen in kurzer Zeit über eine grössere Zahl von Generationen ausdehnen kann, als es z. B. bei einer einjährigen Pflanze im Verlaufe eines Menschenalters möglich ist.

Von E. Ch. Hansen<sup>1)</sup> wurde gezeigt, dass verschiedene Arten von *Saccharomyces* (*cerevisiae*, *elipsoideus*, *Pastorianus* etc.) allmählich die Fähigkeit zur Bildung von Sporen verlieren, wenn sie genügend lange in einer höheren Temperatur gezüchtet werden, in welcher noch Wachsthum stattfindet, die Sporenbildung aber sogleich unterbleibt (II, p. 92). Diese permanente Fixirung ist bei einigen Arten leichter, bei anderen Arten schwieriger zu erzielen, und z. B. bei *Saccharomyces Pastorianus* gelang es nicht, eine erblich asporogene Rasse zu gewinnen. Bei anderen Arten hat sich dagegen die fixirte asporogene Rasse bei fortgesetzter Züchtung während 8 Jahren constant erwiesen. Beachtenswerth ist, dass durch das dauernde Unterbleiben der Sporenbildung in gährthätiger Hefe die Fähigkeit zur Sporenbildung nicht eliminirt wird. Uebrigens lassen sich nach Hansen unter bestimmten Bedingungen auch fixirte Hefeformen züchten, die in Bezug auf Gestaltung, Gährvermögen u. s. w. von der Stammform abweichen. Da Hansen eine Reincultur benutzte, die von einer isolirten Zelle abstammte, so ist damit erwiesen, dass das Resultat nicht dadurch zu Stande kam, dass das angewandte Material ein Gemenge von verschiedenen Heferassen war, von denen in der Cultur die asporogene Form die Oberhand gewann und schliesslich allein übrig blieb<sup>2)</sup>. Analoges gilt auch für das aus einer Zelle erzogene Bacterienmaterial.

Eine asporogene Rasse von *Bacillus anthracis* wurde von E. Roux<sup>3)</sup> durch Zusatz von etwas Carbolsäure, von *Phisalix*<sup>4)</sup> bei 42 C., also durch fortgesetzte Züchtung unter verschiedenartigen Bedingungen erzielt, in denen die Sporenbildung unterbleibt. *Phisalix* beobachtete ferner, dass die Sporenbildung sogleich oder nach einer Anzahl von Generationen wiederkehrt, wenn dieser *Bacillus* in normale Bedingungen zurückversetzt wird, nachdem er nur kurze Zeit bei 42 C. oder längere Zeit bei 30 C. cultivirt worden ist. Die fixirte asporogene Rasse dagegen gewann die Fähigkeit zur Sporenbildung auch dann nicht zurück, als durch geeignete Bedingungen (Passage durch den Thierkörper) die Virulenz restaurirt wurde, die in den genannten Experimenten zugleich mit der Fähigkeit zur Sporenbildung

1) E. Ch. Hansen, Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet 1896, IV, Heft 2, Resumé p. 67; Centralbl. f. Bacteriolog. II. Abth., 1895, I, p. 338; 1898, IV, p. 89; 1899, V, p. 5. — Vgl. auch A. Klöcker und H. Schönning, ebenda 1898, IV, p. 460 und Klöcker, ebenda 1900, VI, p. 241. [E. Ch. Hansen (Compt. rend. d. Laboratoire d. Carlsberg 1900, Bd. 5, p. 4) hat asporogene Rassen nunmehr während 12 Jahren constant gefunden.]

2) Vgl. M. W. Beyerinck, Centralbl. f. Bact. II. Abth., 1898, IV, p. 657; 1897, III, p. 449.

3) E. Roux, Annal. d. l'Institut Pasteur 1890, Bd. 4, p. 25. Siehe auch Behring, Zeitschr. f. Hygiene 1889, Bd. 6.

4) M. C. Phisalix, Compt. rend. 1892, Bd. 114, p. 684; Bd. 115, p. 253. Vgl. ferner H. Surmont u. E. Arnould, Annal. d. l'Institut Pasteur 1894, Bd. 8, p. 817, sowie die bei *Migula*, System d. Bacter. 1897, I, p. 179 citirte Lit.

unterdrückt worden war. Von Migula<sup>1)</sup> wurde durch fortgesetzte Cultur unter Zugabe von Carbolsäure auch eine asporogene Rasse von *Bacterium ramosum* erhalten, während es diesem Forscher bei einigen anderen Arten nicht gelang, eine asporogene Rasse zu gewinnen.

Schon früher (Bd. I, p. 498, 500) ist mitgetheilt, dass in gewissen *Bacterien* durch geeignete Züchtung die Production von Farbstoffen oder Giften in erblicher Weise unterdrückt werden kann. Für einige Arten ist auch nachgewiesen, dass diese angezüchtete Eigenschaft bei der Fortpflanzung durch Sporen erhalten bleibt. Es ist also wohl möglich, dass in bestimmten Fällen die Befähigung zur Production eines Enzyms eliminirbar ist<sup>2)</sup>. Nach Hansen ist die Züchtung von gähr-tüchtigeren Heferasen möglich<sup>3)</sup>.

Ferner wurde schon mitgetheilt, dass Hansen die erbliche Fixirung gewisser Wuchsformen von *Saccharomyces* beobachtete und Analoges wird für einige *Bacterienarten* (*Cholera*bakterien, *Pneumonie*coccen) angegeben<sup>4)</sup>. Nach Villinger<sup>5)</sup> lässt sich aus dem schwärmenden *Bact. coli* eine constant unbewegliche Form züchten, während Wasserzug<sup>6)</sup> aus dem unbeweglichen *Bacillus prodigiosus* eine sich erblich erhaltende schwärmende Rasse erhielt.

Ob sich eine gesteigerte Resistenz gegen Gifte, Concentration, Temperatur, Sauerstoff etc. in einer dauernd erblichen Weise anzüchten lässt, ist noch nicht entschieden, da in den vorliegenden Untersuchungen über Accommodation nur eine allmählich ausklingende Nachwirkung beobachtet wurde (vgl. II, § 72). Derartige Erfahrungen liegen auch für höhere Pflanzen und ebenso für solche Schimmelpilze vor, in denen bereits die Differencirung eines somatischen Theiles eingetreten ist. So beobachtete M. J. Ray<sup>7)</sup>, dass bei der Fortpflanzung des *Sterigmatocystis alba* in der ersten oder auch in den nächstfolgenden Generationen Einiges von den Reactionseigenthümlichkeiten zu erkennen war, die durch die Cultur in einem besonderen Medium veranlasst worden waren. Die Angabe Elfving's<sup>8)</sup>, dass sich aus *Eurotium herbariorum* leicht eine constante Rasse züchten lässt, die sich durch Hefespaltung vermehrt, bedarf wohl der Nachprüfung.

Bei einem Somatophyten gestalten sich die Verhältnisse verwickelter, da die embryonalen Zellen nicht nur durch die Aussenbedingungen, sondern auch durch die Wechselwirkung mit den determinirten Zellen und Organen der Pflanze in eine bestimmte Stimmung versetzt werden. Während nun wohl allgemein zugegeben wird, dass unter Umständen durch die aus diesen Beeinflussungen resultirende Stimmung ein sprunghaftes Variiren begünstigt wird, bestehen Zweifel darüber, ob auf diese Weise auch eine bestimmt gerichtete Abänderung zu Stande kommt und ob insbesondere die auf irgend eine Weise im Soma

1) Migula, l. c. p. 479.

2) Vgl. die widersprechenden Angaben von Dubourg, *Compt. rend.* 1899, Bd. 128, p. 440 u. A. Klöcker, *Centralbl. f. Bacteriol.* II. Abth., 1900, VI, p. 241. — Ueber regulatorische Enzyymbildung siehe Bd. I, § 94.

3) Eine Accommodation und Nachwirkung in Bezug auf die Gährfähigkeit beobachtete F. Dienert, *Annal. d. l'Institut Pasteur* 1900, Bd. 14, p. 139.

4) Lit. bei Flügge, *Mikroorganismen* III. Aufl., 1896, p. 479.

5) Siehe Flügge, l. c. p. 489.

6) Wasserzug, *Annal. d. l'Institut Pasteur* 1888, II, p. 82.

7) M. J. Ray, *Rev. général d. Botan.* 1897, Bd. 9, p. 283. — Nach L. Errera (*Bullet. d. l'Academ. royale d. Belgique* 1899, p. 99) tritt eine solche Nachwirkung bei *Aspergillus niger* nach der Cultur auf concentrirten Lösungen ein.

8) F. Elfving, *Einwirkung d. Lichtes auf Pilze* 1890, p. 134.

gewonnenen (erworbenen) Eigenschaften durch die Keimzellen erblich erhalten werden<sup>1)</sup>. Sprechen auch verschiedene Beobachtungen auf botanischem Gebiete für das Vorkommen einer solchen Erbllichkeit, so ist doch zuzugeben, dass die derzeitigen Erfahrungen nicht absolut entscheidend sind. Um dieses darzuthun, wäre indess eine weitläufige kritische Beleuchtung der Beobachtungen nöthig, die an dieser Stelle nicht geboten ist. Jedoch will ich kurz andeuten, dass eine solche Erbllichkeit auf Grund anderweitiger Erfahrungen möglich erscheint.

Denn wie früher (II, § 40 ff.) dargethan ist, wird an den fortwachsenden Organen die Ontogenese der embryonalen Zellen in dem Vegetationspunct fort und fort durch den Einfluss der schon determinirten Zellen und Organe in spezifischer Weise gelenkt. Somit befinden sich schon diese embryonalen Zellen dauernd in einer bestimmten Stimmung (vgl. u. a. II, p. 493), und es sind deshalb die Bedingungen für eine allmähliche erbliche Fixirung eines bestimmten Reactionszustandes ebensogut gegeben, wie bei einem Asomatophyten, dessen embryonale Zellen durch die Constanz der Aussenbedingungen continuirlich in einer bestimmten Weise gerichtet und in Anspruch genommen sind. Ausserdem ist daran zu denken, dass die Uebertragung somatischer Eigenschaften auch ohne eine allmähliche Fixirung möglich ist, wenn sie durch den Uebertritt lebendiger Elemente in die Keimzelle, also auf symbiogene Weise vermittelt wird (vgl. II, § 52, 49). Alle diese Erwägungen gelten auch für die Eizelle, die von den embryonalen Zellen der Vegetationspuncte abstammt. Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass die aufgedrängte (inducirte) Constellation unter Umständen in der Eizelle abgestreift wird oder, dass diese in einem anderen Falle allein eine Variation erfährt (vgl. II, p. 239).

Diese Erwägungen fordern keine näheren Voraussetzungen über das Zustandekommen der Abänderung und über die Art der inneren Verschiebungen. Uebrigens ist einleuchtend, dass die Grenze zwischen bestimmter und unbestimmter Variation verwischt sein kann. Denn wird z. B. durch eine transitorische, hohe Erwärmung die Farbstoffproduction in einem Bacterium sogleich unterdrückt, so ist plötzlich eine Variation herbeigeführt, die bei etwas geringerer Temperatur erst durch eine längere Reihe von Generationen erzielt wird. Ausserdem sei nur darauf hingewiesen, dass eine Abänderung auch wohl durch eine Combination von unbestimmter und bestimmter Variation zu Stande kommen kann, die beide eine innere Verstellung durch die Eigenthätigkeit des Protoplasten erfordern (II, § 55).

Natürlich sind die Pflanzenarten nicht in gleichem Maasse zu einer Variation befähigt. Es geht dieses nicht nur aus den Erfahrungen über unbestimmte Variation, sondern auch aus den Versuchen über bestimmte Variation hervor. Ferner wird auch bei den Asomatophyten nicht eine jede Reactionsform durch fortgesetzte Cultur zu einer erblichen Eigenschaft, und da wo dieses möglich ist, tritt die Fixirung nur unter bestimmten Bedingungen ein. So geht in den gährthätigen *Saccharomyces* die Fähigkeit zur Bildung der Sporen nicht verloren, obgleich Sporen während ungezählter Generationen nicht gebildet werden.

1) Vgl. z. B. O. Hertwig, *Die Zelle u. d. Gewebe* 1898, II, p. 237; Y. Delage, *L'hérédité* 1893, p. 796; W. Waldeyer, *Verhandl. d. Gesellsch. deutsch. Naturf. und Aerzte Braunschweig* 1897, p. 81 und die in diesen Arbeiten cit. Lit.

Dagegen wird in der nicht gährthätigen Hefe durch die Unterdrückung der Sporenbildung in hoher Temperatur eine asporogene Form erzielt. Wiederum verhindert die lange Zeit fortgesetzte Cultur eines Mucor in Hefeform (II, § 32) nicht, dass dieser Pilz nach Herstellung der geeigneten Bedingungen sogleich in die sporangienbildende Form zurückkehrt<sup>1)</sup>.

Aus der Erfahrung, dass eine erblich anzüchtbare Eigenschaft allmählich erlischt, so lange sie nicht genügend fixirt ist, folgt natürlich nicht, dass immer da, wo Nachwirkung eintritt, durch fortgesetzte Züchtung eine erbliche Fixirung zu erreichen ist. So verschwindet, soweit aus den vorliegenden Studien zu ersehen ist, die Accommodation an Gifte, concentrirte Lösungen, hohe Temperatur in den nachfolgenden Generationen (vgl. auch II, Kap. X). Es gilt dieses ebenso für die Asomatophyten, wie für die somatischen Schimmelpilze, bei denen auch in Bezug auf die formativen Reactionen nur eine gewisse Nachwirkung beobachtet ist (II, p. 243). Ferner hören die täglichen Bewegungen der Blätter etc. nach Sistirung des Beleuchtungswechsels allmählich auf, obgleich sie in der Natur seit unabsehbarer Zeit in einem ähnlichen Rhythmus ausgeführt wurden (II, § 58). Dagegen ist vielleicht in manchen Fällen die jährliche Periodicität durch eine erbliche Fixirung zu Stande gekommen (II, § 64). Diese Jahresperiodicität wird aber durch die geschlechtliche Fortpflanzung erhalten, durch welche aber auch auf die nächsten Generationen die transitorische Nachwirkung übergeht, die sich z. B. in der verkürzten Reifezeit des aus dem Norden stammenden Getreides kund giebt (II, § 60). Dagegen zeigen die aus Samen erzogenen Pflanzen keine Nachwirkung der täglichen Bewegungen, die in den somatischen Blattorganen ausgeführt wurden.

Die Nachwirkungen lehren, dass sich die Pflanze unter Umständen nur allmählich und unter Ueberwindung gewisser Widerstände auf die den neuen Bedingungen entsprechende Gleichgewichtslage einstellt, eine Einstellung, die in anderen Fällen von den Bildungszellen schnell erreicht wird. Eine derartige Plasticität ist aber auch nothwendig, wenn, wie es die Regel ist, der Character der Art in allen den mannigfachen Reactionen erhalten werden soll. In der That wird dieser Character auch in den Zellen gewahrt, die in der Ontogenese, in Anpassung an bestimmte Ziele und Zwecke eine weitgehende Modification erfahren (II, Kap. VII). Wenigstens wird in den Fällen, in denen die modificirte Zelle noch reproductionsfähig ist, eine Pflanze mit unveränderten Eigenschaften erhalten. Ob dieses auch dann immer der Fall sein würde, wenn sich eine jede somatische Zelle zur Fortbildung bringen liesse, lässt sich nicht sagen. Sollte es aber z. B. möglich sein, den aus dem Pollenkorn hervorwachsenden Pollenschlauch in dieser Gestaltung in dauerndem Wachsen und Fortbilden zu erhalten, so würde damit allerdings ein lebendiges Wesen vorliegen, das durch eine irreparable Verschiebung im Keimplasma (in der inneren Constellation) zu Stande kam<sup>2)</sup>.

1) Eine solche continuirliche Cultur in Hefeform erreichte ich, indem ich die Gährflüssigkeit mit einer dünnen Oelschicht bedeckte und hierdurch im Verband mit weiteren geeigneten Maassregeln das Hervorwachsen des Mucor aus der Flüssigkeit verhinderte. Nach einiger Zeit wurde dann immer wieder in eine gleiche Gährflüssigkeit umgeimpft.

2) In einigen Versuchen konnte ich durch Cultur auf einem geeigneten sterilisirten

Während die sprungweise Variation über den Rahmen der gesetzmässig eintretenden Reactionen hinausgehen kann und hinausgeht, ist dieses nicht in der bestimmten Variation der Fall, in der allerdings die Möglichkeit vorliegt, dass auch eine Reaction fixirt wird, die nur unter ungewöhnlichen Bedingungen veranlasst wird. In diesem Sinne kann also auch eine Eigenschaft erblich festgehalten werden, die uns bis dahin nicht entgegentrat, wie das der Fall ist, wenn einer Rasse, die wir bisher nur sporenlos oder farblos kannten, die Sporen- oder Farbstoffbildung als eine erbliche Eigenschaft angezüchtet wird. Dadurch würde dann der Kreis der erblichen Eigenschaften erweitert, also nicht reducirt, wie das u. a. bei der Unterdrückung der Sporen- oder Farbstoffbildung der Fall ist. Beachtet man ferner, dass, analog wie in der Ontogenese, mit einem Entwicklungsschritt zugleich der Boden für eine weitere Thätigkeit und Progression gewonnen ist, so erscheint es möglich, dass mit der Zeit auf diese Weise das Reactions- und Variationsvermögen eines Organismus erweitert wird. Eine solche Erweiterung ist freilich bis dahin auf experimentellem Wege noch nicht mit Sicherheit festgestellt. Auch die allmähliche Steigerung der Widerstandsfähigkeit gegen Gifte, Concentrationsgrade, Temperaturgrade, mechanische Inanspruchnahme u. s. w. hält sich nur in den Grenzen des actualen Reactionsvermögens, und es wurde bereits darauf hingewiesen, dass z. B. die Fähigkeit zum Ertragen von Temperaturgraden über ein gewisses, specifisch sehr verschiedenes Maass auch bei solchen Organismen nicht gestiegen ist, die in der Natur immer und immer wieder bis an oder über die Grenzwerte in Anspruch genommen wurden (II, § 22).

Ebenso wie durch eine bestimmte Inanspruchnahme nur eine gewisse Seite des actualen Reactionsvermögens erweckt wird, tritt im allgemeinen eine einseitig gerichtete Variation ein. Belege hierfür bieten auch die mitgetheilten Variationen der Asomatophyten, und es sei noch speciell darauf hingewiesen, dass der erbliche Verlust der Sporenbildung bei *Saccharomyces*<sup>1)</sup> nicht von einer Verminderung der Wachstums- und der Gährthätigkeit, bei *Bacillus anthracis* (II, p. 242) nicht von einer Verminderung der Virulenz begleitet zu sein braucht. Jedoch ist es aus verschiedenen Gründen sehr wohl verständlich, dass in gewissen Fällen z. B. mit dem Verlust der Farbstoff- oder Giftproduction zugleich eine Verminderung der Wachstumsfähigkeit angezüchtet wird. Ohnehin kann die Variation zu Formen führen, die in der Natur benachtheiligt oder gar nicht existenzfähig sind. Auch lehrt z. B. der erbliche Verlust der Sporenbildung bei Asomatophyten, dass durch die Variation eine Eigenschaft verloren gehen kann, die für den Organismus von entschiedenem Nutzen ist.

Wie schon bemerkt gehen wir auf phylogenetische Betrachtungen nicht ein, und so kann nicht näher dargethan werden, dass mit der besten Kenntniss der unter unseren Augen sich vollziehenden Variationen nicht die Gesammtheit aller der Factoren aufgedeckt wird, durch deren mannigfaches und wechselvolles Zusammengreifen im Laufe einer langen Geschichte die noch lebenden und die wieder untergegangenen Arten ihren Ursprung nahmen, einer Geschichte, die so alt ist wie das Leben auf unserer Erde.

Nährboden ein ziemlich ansehnliches, jedoch nur begrenztes Wachstum des endlich absterbenden Pollenschlauches erzielen.

1) E. Ch. Hansen, Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth., 1895, Bd. I, p. 839.



## Kapitel IX.

### Rhythmik der Vegetationsprocesse.

#### § 57. Allgemeines.

Der ganze Lebenslauf eines Organismus ist eine rhythmische Wiederholung der Thätigkeit und der Ontogenese der Ahnen, in der durch das selbstregulatorische Walten ebensowohl die Theilung einer wachsenden Bacteriumzelle, als auch die specifische Ausgestaltung einer höheren Pflanze veranlasst und vollbracht wird (I, Kap. I; II, § 39). Im Verlauf dieser grossen Periode (II, § 2)<sup>1)</sup> spielen sich zugleich in den wachsenden und ausgewachsenen Organen verschiedenartige periodische Bewegungen ab. Ich erinnere nur an die Wachstumsoscillationen (II, § 5) und an die mannigfachen autonomen Krümmungsbewegungen (II, Kap. XII), an die Schwingungen der Cilien, an die amöboiden und strömenden Protoplasmabewegungen, an die pulsirenden Vacuolen (II, Kap. XV). Auch die dauernde Zerstörung und Wiederbildung in der Stoffwechselthätigkeit (I, Kap. VIII u. IX) ist ein rhythmischer Process.

Ausser diesem autogenen Rhythmus, dessen Verlauf natürlich von dem Ausmaass der (constant gehaltenen) Aussenbedingungen abhängt, wird ein aitiogener Rhythmus (II, p. 82) durch die periodische Variation eines oder einiger derjenigen äusseren Factoren bewirkt, die in irgend einer Weise die Thätigkeit des Organismus beeinflussen. Aus dem Zusammengreifen dieser autogenen und aitiogenen Vorgänge resultirt das reale Geschehen in der Natur, dessen Aufklärung somit eine Zergliederung in die maassgebenden Factoren erfordert (I, § 1).

Zu den äusseren Bedingungen gehören nicht nur die klimatischen Verhältnisse, sondern auch alle diejenigen äusseren Beeinflussungen, die durch die Eigenthätigkeit des<sup>2)</sup> Organismus und durch die Wechselwirkungen im stetigen Kreislauf geschaffen werden (I, § 51, 76). Eine solche Beziehung tritt uns z. B. sehr auffällig darin entgegen, dass ein Schimmelpilz, ein Bacterium u. s. w. durch die Aufzehrung der Nahrung, sowie durch die Erzeugung von Stoffwechselproducten zugleich seine Thätigkeit und seine Ontogenese in verschiedener Weise beeinflusst. Diese Modification der Aussenbedingungen durch die Eigenthätigkeit bringt es auch mit sich, dass sich in der Natur bei der

1) Ueber die Verlängerung der Lebensdauer durch die Aussenbedingungen vgl. Kerner, Pflanzenleben I. Aufl., Bd. II, p. 448; Fr. Hildebrand, Botan. Jahrb. f. Systemat. etc. 4882. Bd. II, p. 63, 91, 116.

2) Dahin gehört z. B. auch der Fall, dass Hyphen, Sprosse etc. durch die Wachstumsthätigkeit aus dem Substrat in Luft u. s. w., also allgemein in ein anderes Medium und in andere Aussenbedingungen gebracht werden.

Zersetzung einer organischen Masse verschiedene Organismen verdrängen und auflösen (I, § 92). Während in diesen und ähnlichen Fällen der Erfolg durch die Veränderung der Aussenbedingungen veranlasst wird, liegt eine autogene Reaction vor, wenn durch eine selbstthätige Verschiebung der Eigenschaften des Organismus ein Factor der (constanten) Aussenbedingungen zur Hervorrufung irgend einer Reaction im Dienste des Organismus nutzbar gemacht wird (II, p. 161, 221).

Aus den Erfahrungen über die Bedeutung der Aussenbedingungen (II, Kap. VI, VII u. s. w.) ergibt sich ohne weiteres, dass durch den periodischen Wechsel irgend eines der wirksamen Factoren in rhythmischer Weise nicht nur eine Beschleunigung und Verlangsamung einer Thätigkeit, sondern auch eine formative Reaction veranlasst werden kann. Es ist ferner klar, dass durch die intermittirende Reizung der *Mimosa pudica* eine periodische Bewegung erzielt wird, die bei anderen Pflanzen zu Stande kommt, wenn durch eine zeitweise Lichtwirkung eine heliotropische Krümmung verursacht wird, die bis zur nächsten heliotropischen Reizung immer wieder durch die geotropische und autotropische Gegenwirkung ausgeglichen wird (II, Kap. XIII). Weiter ist es selbstverständlich, dass jede Pflanze in spezifischer Weise reagirt und dass durch dasselbe Agens verschiedene Functionen in einem ungleichen Maasse beeinflusst werden. So wird z. B. durch eine Verdunkelung jedesmal die Zuwachsbewegung beschleunigt, die Kohlensäureassimilation ganz sistirt und die Protoplasmaströmung, je nach den anderweitigen Bedingungen, nicht alterirt oder zum Stillstand gebracht.

Die in Kap. VI u. VII mitgetheilten Thatsachen lehren ferner, dass durch den Wechsel der Aussenbedingungen auch sehr auffällige formative Erfolge hervorgerufen werden. Ich erinnere nur daran, dass amphibische Pflanzen, je nachdem sie im Wasser oder auf dem Lande leben, ein ganz fremdartiges Aussehen gewinnen (II, § 34), dass bestimmte Pflanzen bei mangelnder Beleuchtung oder unter gewissen anderen Bedingungen nicht zum Blühen kommen (II, § 24, 34). Ferner kommt bei vielen Pilzen und Algen der in der Natur übliche Rhythmus nur zu Stande, wenn der Organismus durch den Wechsel der Aussenbedingungen zu veränderter Thätigkeit, also zur Production der verschiedenen Fortpflanzungsorgane u. s. w. veranlasst wird<sup>1)</sup>.

**Pilze.** Aus den in Kap. VI mitgetheilten Erfahrungen geht hervor, dass Pilze und Algen durch verschiedene Bedingungen zur Production von Fortpflanzungsorganen veranlasst werden. Oefters wirkt bei Pilzen die Abnahme der Nahrung als Bildungsreiz (II, § 30, 32). Es gilt dieses z. B. für die Entstehung der Sporen bei *Bacterien* und bei *Saccharomyces*, für die Bildung der Fruchtkörper aus dem Plasmodium der *Myxomyceten*. Ferner bedarf es eines derartigen Reizes, damit die Zoosporen und Oogonien von *Saprolegnia*, die Zygoten von *Basidiobolus ranarum*, die Fruchtkörper von *Coprinus stercorarius* formirt werden. Offenbar ist es durchaus vorthellhaft, dass durch den Mangel an Nahrung zugleich der Anstoss zur Bildung der erhaltenden Fortpflanzungsorgane gegeben wird. Sollen aber bestimmte Fortpflanzungsorgane bei Ueberfluss von Nahrung entstehen, so müssen andere Anstösse wirksam sein. Diese werden bei den Pilzen (*Mucor*,

1) Vgl. Klebs, Biol. Centralbl. 1899, Bd. 19, p. 209; Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 80; Ber. d. bot. Gesellsch. Generalvers. 1900, p. 201.

Penicillium u. s. w.), die ihre Sporangien, Conidien u. s. w. in der Luft produciren, in zweckentsprechender Weise durch den Uebergang der Hyphen aus dem Substrat in die Luft, d. h. durch die hiermit verknüpften Bedingungen und Reizwirkungen herbeigeführt (II, § 34). Durch geeignete Culturbedingungen kann ferner bewirkt werden, dass sich Mucor dauernd in Gestalt von Hefesprossungen vermehrt (II, § 32).

Vermuthlich bestehen ähnliche Beziehungen bei den parasitischen Pilzen. Es ist also wahrscheinlich, dass es bei Herstellung der richtigen Bedingungen möglich sein wird, den parasitischen Pilz in einem rein vegetativen Zustande zu erhalten oder in einer veränderten Reihenfolge zur Production der verschiedenartigen Fortpflanzungsorgane zu bringen<sup>1)</sup>. Gleiches ist sogar für diejenigen Pilze wahrscheinlich, die unter den in der Natur gebotenen Bedingungen ihren Formenkreis auf zwei verschiedenen Nährpflanzen zu durchlaufen pflegen<sup>2)</sup>.

**Algen.** Für verschiedene Algen (Vaucheria, Spirogyra, Hydrodictyon, Protosiphon u. s. w.) hat Klebs<sup>3)</sup> nachgewiesen, dass es, wie bei den Pilzen, einen von den äusseren Einflüssen unabhängigen Generationswechsel nicht giebt. Vielmehr lässt sich durch die Herstellung der entsprechenden Aussenbedingungen bewirken, dass die genannten Algen rein vegetativ weiter wachsen oder zur Bildung von asexuellen oder sexuellen Fortpflanzungsorganen schreiten. Auch die Algen reagiren specifisch verschieden, und da sehr häufig besondere Combinationen in Frage kommen, der einzelne Factor also nur bedingungsweise einen bestimmten Erfolg erzielt, so konnten die Erfahrungen über Algen bei der Betrachtung der Wirkung einzelner Agentien nur in begrenztem Maasse mitgetheilt werden (II, Kap. VI, z. B. p. 103. 143). Vielfach (Vaucheria, Spirogyra) ist zur Bildung der Sexualorgane eine stärkere Beleuchtung nöthig, als zur Production der Zoosporen (Vaucheria) oder zum vegetativen Leben. Jedoch wird in Protosiphon gerade durch die Verdunkelung die Formirung von Geschlechtsorganen angeregt. Ueberhaupt scheint bei den Algen öfters der Wechsel der Bedingungen als ein Reiz (Uebergangsreiz) zu wirken. So wird z. B. in Vaucheria die Bildung von Zoosporen angeregt, wenn die Alge von feuchter Erde in Wasser übergeführt wird (II, p. 143). Wie sehr es auf die jeweiligen Combinationen (Stimmungen) ankommt, geht u. a. daraus hervor, dass in einer 0,2 proc. Lösung organischer Nährsalze, trotz der im übrigen günstigen Bedingungen, bei Spirogyra, Oedogonium u. s. w. die Entstehung der Geschlechtszellen so lange unterbleibt, bis durch die Ueberführung in Wasser der Complex der Bildungsbedingungen hergestellt wird. Befindet sich aber das Wasser in lebhafter Strömung, so wird wiederum die Formation der Sexualzellen unterdrückt. Wenn in diesem Falle die Unterdrückung mit einem lebhaften vegetativen Wachsen zusammenfällt, so lehren doch anderweitige Erfahrungen, dass durchaus nicht eine jede beliebige Wachsthumshemmung die Bildung der Sexualzellen anregt.

**Höhere Pflanzen.** Es ist auch schon mitgetheilt, dass bei gewissen Pflanzen die Bildung der Blüthen durch Lichtmangel, hohe Temperatur und andere Bedingungen verhindert werden kann. Auch liegen derartige Erfahrungen in Bezug auf die Fortpflanzungsorgane von Farnen und Moosen vor (vgl. II, p. 140). Hervorgehoben ist ferner schon (II, § 22, 32 etc.), dass im allgemeinen das vegetative Wachsthum noch bei Temperaturgraden, in Concentrationen, in sehr

1) Vgl. Klebs, Biol. Centralbl. 1899, Bd. 19, p. 214.

2) Siehe auch Klebahn, Bot. Ztg. 1898, Ref. p. 156 und die hier citirte Literatur.

3) Klebs, Biol. Centralbl. 1899, Bd. 19, p. 209; Bedingung. d. Fortpflanzung 1896; Ueber einige Probleme d. Physiol. d. Fortpflanzung 1895.

verdünnten Nährlösungen, in giftigen Lösungen etc. stattfindet, in welchen die Bildung der Fortpflanzungsorgane unterbleibt, dass also zumeist Maximum und Minimum für das vegetative Wachsen weiter hinausgeschoben sind, als für die Production von Fortpflanzungsorganen.

Alle die besprochenen und angedeuteten Beziehungen sind natürlich bei der Beurtheilung des Verlaufes der Vegetationsprocesse in der Natur in Betracht zu ziehen, in welcher insbesondere (abgesehen von der Concurrrenz etc.) Temperaturverhältnisse, Wasserversorgung und Transpiration, Nahrungsaufnahme und Beleuchtung je nach dem Ausmaass und dem Wechsel in verschiedener Weise und in mannigfachen Combinationen bestimmend und regulirend wirken. Eine nähere Betrachtung der natürlichen Rhythmik ist indess Sache der Pflanzengeographie und der speciellen physiologischen Morphologie. Wir gehen desshalb in § 58 und 59—61 auf die tägliche und jährliche Periodicität nur soweit ein, als es für das allgemeine causale Verständniß dieser etwas verwickelten Vorgänge nothwendig ist. Den Generationswechsel aber und die hiermit zusammenhängenden Fragen können wir an dieser Stelle nicht näher discutiren.

Da bei Pilzen und Algen eine Veränderung in den Aussenbedingungen nothwendig ist, um die Entstehung von Fortpflanzungsorganen anzuregen, so werden auch in der Natur die Fortpflanzungsorgane dieser Organismen nur dann producirt, wenn die Bedingungen für die Bildung durch die Verschiebung der Aussenverhältnisse hergestellt werden. Wie wir hörten (p. 248) geschieht dieses bei den Pilzen vielfach durch die eigene Thätigkeit, indem z. B. durch den Consum der Nahrung oder durch das Eindringen der Hyphen in die Luft die nöthigen Reizbedingungen geschaffen werden. Bei den autotrophen Algen (p. 249) scheint dagegen die Bildung der Fortpflanzungsorgane vorwiegend durch die Licht-, Temperatur- und Wasserverhältnisse veranlasst zu werden, und es ist einleuchtend, dass uns in der Natur immer wieder eine ähnliche Rhythmik (Generationswechsel) entgegentreten wird, wenn sich die maasgebenden Combinationen der klimatischen und anderer Factoren in jedem Jahre in einer ähnlichen Reihenfolge wiederholen<sup>1)</sup>.

Die Erfahrungen an Blütenpflanzen, Farnen, Moosen lassen indess keinen Zweifel, dass auch bei voller Constanz der äusseren Verhältnisse eine spezifische Ontogenese durchlaufen wird, die endlich zur Formirung von asexuellen oder sexuellen oder von beiderlei Fortpflanzungsmitteln führt. In diesem Falle werden also die veränderten Bedingungen, durch welche die Ontogenese der äquipotentiellen Zellen in eine neue Bahn gelenkt wird (II, § 40), in selbstregulatorischer Weise durch die inneren Wechselwirkungen erzielt, während bei den besagten Algen und Pilzen zur Erreichung des analogen Zieles eine Modification der Aussenbedingungen nothwendig ist. Jedenfalls giebt es also Organismen, in denen eine bestimmte Rhythmik (Generationswechsel), die jedesmal mit der Bildung von irgend einem Fortpflanzungsorgan abschliesst, ohne Veränderung in den Aussenverhältnissen zu Stande kommt, und vermuthlich wird Derartiges bis zu einem gewissen Grade auch bei bestimmten Algen und Pilzen,

1) Ueber Saisondimorphismus bei Thieren vgl. O. Hertwig, Zelle und Gewebe 1898, Bd. II, p. 120; M. Standfuss, Biol. Centralbl. 1899, Bd. 19, p. 75. — Ueber Blütenpflanzen vgl. Wettstein, Ber. d. bot. Gesellsch. 1893, p. 303; Abhandlg. d. Wien. Akad. 1900, Bd. 70, p. 303.

insbesondere bei höher organisirten, vorkommen. Ja es ist nicht ausgeschlossen, dass in einer bestimmten (constanten) Constellation der Aussenbedingungen eine *Vaucheria* (oder ein anderer einfacher Organismus) in selbstregulatorischer Weise einen bestimmten Cyklus wiederholt, also z. B. nach einer gewissen Entwicklung Zoosporen oder Sexualorgane bildet. Gegen eine solche Möglichkeit spricht keineswegs die Erfahrung, dass unter Umständen nur vegetatives Wachsen von statten geht. Denn ein solches Verhalten wird unter bestimmten Aussenbedingungen auch an Blütenpflanzen beobachtet, in denen dann erst nach der Modification der äusseren Factoren die auf die Production von Blüten abzielende Thätigkeit beginnt (vgl. II, p. 249).

Zwar wird in keiner Pflanze ohne eine Verschiebung der Aussenbedingungen die Gesammtheit der potentiellen Befähigungen in Anspruch genommen. Jedoch wird bei Constanz der äusseren Factoren die Ontogenese nicht immer, wie bei Bacterien, Pilzen, Algen auf das rein vegetative Wachsen und Vermehren eingeschränkt. Aber auch dann, wenn die Bildung der Fortpflanzungsorgane vollständig ausgeschaltet ist, vermögen diese Organismen auf das beste zu gedeihen. Es lehren dieses das Verhalten der Hefearten, die sich während der Gährthätigkeit auf das lebhafteste vermehren, aber niemals Sporen bilden, und ebenso die Versuche mit Bacterien und Schimmelpilzen, von denen z. B. *Saprolegnia* von Klebs<sup>1)</sup> während 2½ Jahren in rein vegetativer Vermehrung erhalten wurde. Auch ist eine Anzahl von Moosen und Blütenpflanzen bekannt, die sich in der Natur und in der Cultur seit langer Zeit nur auf vegetativem Wege vermehren<sup>2)</sup>.

Nach allen diesen Erfahrungen hat also eine continuirliche vegetative Vermehrung in keiner Weise eine Abschwächung der Pflanze zur Folge. Unter geeigneten Bedingungen würden also die genannten und vielleicht alle Pflanzenarten unbegrenzt ohne die Production von besonderen Fortpflanzungsorganen gedeihen können<sup>3)</sup>, die deshalb nicht minder bedeutungsvoll sind, um die Pflanze unter den in der Natur gebotenen Verhältnissen zu verbreiten und zu erhalten. Es ist indess nicht unsere Aufgabe, diese Verhältnisse und die specielle Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung zu discutiren<sup>4)</sup>. Natürlich wird bei

1) Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 33, p. 454, 458. — Aus diesen und anderen Erfahrungen ist auch zu ersehen, dass ein Organismus bei voller Constanz der äusseren Factoren dauernd gedeihen kann. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass der Wechsel der äusseren Bedingungen von Vortheil ist. Es ist u. a. schon früher (z. B. II, p. 78, 90) hervorgehoben, dass unter Umständen das ökologische Optimum nur erreicht wird, wenn mit der fortschreitenden Ontogenese einer oder einige der Aussenfactoren in entsprechendem Maasse modificirt werden.

2) Vgl. M. Möbius, Beiträge zur Lehre v. d. Fortpflanzung 1897, p. 23.

3) Vgl. z. B. Klebs, l. c. p. 479. — Aus der Kritik bei Klebs (l. c. p. 460) ist auch zu ersehen, dass die Experimente von M a u p a s nicht die Nothwendigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung für Infusorien erweisen.

4) Siehe Klebs, l. c. p. 479; M. Möbius, Beiträge z. Lehre v. d. Fortpflanzung 1897 und die in diesen Arbeiten citirte Lit. — Es sei auch nur beiläufig darauf hingewiesen, dass, wenn eine Pflanze unter bestimmten Bedingungen entweder nur männliche oder nur weibliche Fortpflanzungsorgane ausbildet, dieses Resultat durch Unterdrückung bzw. Activirung potentieller Fähigkeiten erreicht wird. Dagegen lässt sich bei einer typisch diöcischen Blütenpflanze das Geschlecht nicht modificiren; es ist bereits in den Samen fest bestimmt. Ob die Pflanze durch bestimmte Bedingungen veranlasst werden kann, vorwiegend Samen männlichen oder weiblichen Geschlechts

Ausfall aller besonderen Fortpflanzungsorgane die rein vegetative Vermehrung durch stetige Wiederholung der Theilung und Verjüngung der embryonalen Zellen vermittelt. Es ist also nicht unwahrscheinlich, dass die embryonale Zelle (analog wie eine ausgewachsene somatische Zelle) endlich absterben würde, wenn die Verjüngung durch mechanische Hemmung des angestrebten Wachstums unmöglich gemacht ist (II, § 64).

Wie schon früher (II, p. 84) betont wurde, ist ein zunächst befriedigendes Causalverständnis der rhythmischen Vorgänge in der Natur schon dann gewonnen, wenn man dieselben aus den empirisch gefundenen reactionellen Eigenschaften des Organismus erklären kann. Jedoch ist nicht zu vergessen, dass, wie ebenfalls (II, p. 84) nachdrücklich hervorgehoben wurde, mit der besten Kenntniss derartiger Beziehungen noch keine tiefere Einsicht in das maassgebende Innengetriebe zur Verfügung steht. Nach dem früher Gesagten ist es indess selbstverständlich, dass auch in den hier behandelten Fällen verschiedene und verwickelte Verhältnisse in Betracht kommen. Wenn man also dahin strebt, das näheren zu bestimmen, ob etwa eine directe Reizung oder eine Umstimmung oder eine correlative Wirkung vorliegt, so ist damit nur eine gewisse Präcision erzielt, und die Mannigfaltigkeit der Reactionsmodalitäten und der Combinationen nicht erschöpft (vgl. II, p. 85). Bei richtiger Würdigung der allgemeinen Erörterungen über die Beziehungen zwischen der physiologischen Thätigkeit und den Aussenbedingungen ist es übrigens ohne weiteres klar, dass z. B. die Ausbildung der Vegetationsorgane ebensowohl durch zu mangelhafte, als durch zu üppige Ernährung verursacht sein kann, dass ferner die Unterdrückung der Fortpflanzungsorgane correlativ durch das üppige vegetative Wachstum veranlasst sein kann (II, p. 199), aber nicht veranlasst sein muss, und dass schon desshalb nicht eine jede Hemmung des vegetativen Wachstums die Erzeugung von Fortpflanzungsorganen begünstigen muss.

## § 58. Die tägliche Periodicität der Zuwachsbewegung.

Durch den täglichen Beleuchtungswechsel wird eine tägliche periodische Aenderung in allen den Functionen veranlasst, die in irgend einer Weise, direct oder indirect, vom Licht beeinflusst werden. So wird die Zuwachsbewegung durch die Abnahme der Beleuchtung beschleunigt, also durch die Erhellung verlangsamt (II, § 25). Sofern die antagonistischen Flanken in einem ungleichen Grade reagieren, werden somit durch den Beleuchtungswechsel die täglichen (photonastischen) Nutationsbewegungen verursacht, während die täglichen Bewegungen in den ausgewachsenen Bewegungsgelenken dadurch zu Stande kommen, dass die Lichtabnahme in den antagonistischen Gelenkhälften eine ungleiche Steigerung des Expansionsbestrebens hervorruft (II, Kap. XII). Demgemäss wird in den Bewegungsgelenken der Blätter von *Phaseolus*, *Mimosa* etc. die Spannungsintensität (und die Biegefestigkeit) während der Nacht gesteigert (II, § 48, Kap. XII). Aber auch in

---

zu produciren, ist noch nicht sicher entschieden. Siehe z. B. Heyer, Berichte a. d. physiol. Laborat. u. der Versuchsanstalt des landw. Inst. zu Halle 1884, Bd. I, p. 43; C. Fisch, Ber. d. bot. Gesellsch. 1887, p. 436; Molliard, Rev. général. d. Botan. 1898, Bd. 40, p. 324. [Strasburger, Biolog. Centralbl. 1900, Bd. 20, p. 722.]

den wachsenden Organen nimmt nach G. Kraus<sup>1)</sup> die (nach den Dimensionsänderungen bemessene) Längs- und Querspannung im Dunkeln zu (vgl. II, § 48), so dass in Folge des täglichen Beleuchtungswechsels die Gewebespannung gegen Sonnenaufgang ein Maximum, gegen Abend ein Minimum zu erreichen pflegt. Ferner ist u. a. schon auf die tägliche Periodicität des Blutens (I, p. 248), der Transpiration (I, § 40), des Oeffnens und Schliessens der Spaltöffnungen<sup>2)</sup> hingewiesen, und weiterhin werden wir z. B. noch von den täglichen Bewegungen der Blätter (II, Kap. XII) und der Chlorophyllkörper (II, Kap. XV) u. s. w. zu reden haben.

Die Abhängigkeit der Kohlensäureassimilation vom Licht bringt es mit sich, dass die grünen Pflanzen nur am Tage organische Nahrung produciren (einführen). Auch während dieser Productionsthätigkeit steht keinen Augenblick der Bau- und Betriebsstoffwechsel still, der, nach der Athmung (I, p. 573) und der Wachstumsbeschleunigung zu urtheilen, während der Nacht vielleicht der Regel nach eine geringe Beschleunigung erfährt. Jedoch besteht in der Pflanze im allgemeinen keine ausgesprochene Tendenz, die Wachstums- und Neubildungsprozesse vorwiegend in der Nachtzeit zu vollführen (vgl. II, p. 441). Indess ist aus den früher (II, p. 442) dargelegten Gründen zu verstehen, dass unter normalen Verhältnissen z. B. bei *Spirogyra* die Zelltheilung, bei *Pilobolus* die Bildung der Sporangien, bei *Coprinus* die Streckung des Hutstieles in die Nachtstunden zu fallen pflegt.

In der Natur wird die in Folge des Beleuchtungswechsels angestrebte Periodicität durch die gleichzeitige und verschiedenartige Variation anderer Factoren, insbesondere der Temperatur und des Turgescenzzustandes, mehr oder weniger modificirt. Zuneist wird die abendliche Senkung der Temperatur die Wachstumsthätigkeit beeinträchtigen, während andererseits am Tage die verstärkte Transpiration häufig eine Verminderung des Turgors und dadurch eine Verlangsamung oder sogar zeitweise einen Stillstand des Wachstums bewirkt (II, § 33). Je nach der Combination dieser Factoren mit der Lichtwirkung wird also der ansehnlichste Gesamttzuwachs entweder in den Tages- oder in den Nachtstunden ausgeführt. Letzteres scheint an schönen Sommertagen in unserem Klima sehr gewöhnlich der Fall zu sein, indem die Beschleunigung des Wachstums durch die abendliche Zunahme des Turgors und durch die Lichtabnahme (die Lichtperiode) den retardirenden Einfluss der Temperatursenkung überwiegt. Findet aber am Abend eine zu starke Abkühlung statt, dann wird der Gesamttzuwachs in den Nachtstunden geringer ausfallen.

Thatsächlich wurde von Duchartre<sup>3)</sup> an verschiedenen Sprossen (Längenwachstum), von J. Friedrich<sup>4)</sup> an Bäumen (Dickenwachstum), von G. Kraus<sup>5)</sup>

1) G. Kraus, Bot. Ztg. 1867, p. 422; 1874, p. 374. — Ueber Gewebespannung in etiolirten Pflanzen vgl. II, p. 401.

2) Vgl. Bd. I, p. 175; Fr. Darwin, Philosoph. transact. 1898, Bd. 190, p. 587, 649.

3) Duchartre, Compt. rend. 1866, 6. April, p. 845. — Gleiches beobachtete G. Kraus (Annal. d. jardin bot. d. Buitenzorg 1895, Bd. 12, p. 203) für *Dendrocalamus* auf Java. — Vgl. auch Kirchner, Bot. Ztg. 1878, p. 28 u. die II. § 25 citirte Literatur.

4) J. Friedrich, Bot. Ztg. 1897, p. 369.

5) G. Kraus, Sitzungsber. d. Naturf. Gesellsch. z. Halle 1880, p. 94. — Einige Beobachtungen an grösseren Pilzen auch bei J. Schmitz, Linnaea 1843, Bd. 17, p. 464.

an Früchten und Hutzpilzen während der Tageszeit zumeist eine geringere Zuwachsbewegung beobachtet, als in einer gleichen Anzahl von Nachtstunden, in welchen der Zuwachs in den Versuchen von Duchartre zuweilen sogar 2—3 mal ansehnlicher ausfiel, als am Tage. Dagegen fiel in den Messungen Rauwenhoff's<sup>1)</sup>, die zwischen Juni und October ausgeführt wurden, die mittlere Zuwachsbewegung in den 12 Tagesstunden um ca.  $\frac{1}{3}$  höher aus, als in den 12 Nachtstunden (6 Uhr Abends bis 6 Uhr Morgens). Auch ist schon früher (II, p. 113) erwähnt,

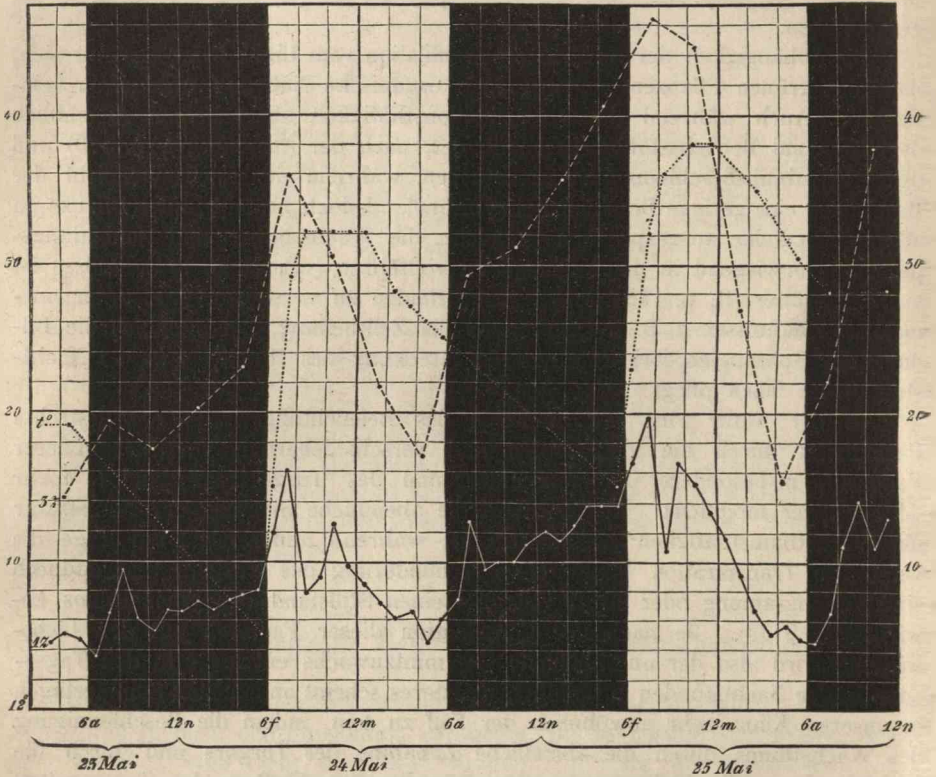


Fig. 30. Zuwachsbewegung des Stengels einer im täglichen Beleuchtungswechsel gehaltenen Pflanze von *Dahlia variabilis* nach Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 145. Die Zuwächse wurden mit Hilfe des Zeigers am Bogen (Fig. 7, II, p. 23) registrirt, und zwar entspricht das Fortrücken der den Zuwachs 12 fach vergrößernden Zeigerspitze um 1 mm in dieser graphischen Darstellung einer Ordinate von 2 mm Höhe. (Die Koordinatenquadrate haben 4 mm Seite.) Die Curve 1z ist nach den stündlichen, 1e nach den dreistündigen Mittelwerthen construiert. Die Curve 10 giebt den Gang der Temperatur an. Die Temperatur 12° R. fällt mit der Abscissenachse zusammen und die Ordinate für  $\frac{1}{10}^{\circ}$  R. misst 2 mm, so dass die Curve 10 mit 13,90 R. beginnt. Die Zeit zwischen 6 Uhr Abends und 6 Uhr Morgens ist dunkel gehalten.

dass in den Hochalpen durch die zumeist ansehnliche nächtliche Abkühlung das Wachstum während der Dunkelzeit stark reducirt und dadurch der gedrungene Habitus der Alpenpflanzen veranlasst wird. Hinwiederum dürfte bei submersen Pflanzen häufig das Wachstum während der Nachtstunden überwiegen, da am Tage der volle Turgescenzzustand fortbesteht und da ferner (sowie auch für die im Boden steckenden Pflanzentheile) die nächtliche Abkühlung im allgemeinen geringer ausfällt. Aus dem Gesagten folgt ohne weiteres, dass schon die

1) Vgl. J. Sachs, Arbeit. d. Bot. Inst. zu Würzburg 1878, Bd. I, p. 190.



verschiedenen Organe derselben Pflanze ein ungleiches Resultat ergeben können. Ausserdem ist aus der graphischen Darstellung in Fig. 30 (p. 254) zu ersehen, dass eine geringere abendliche Temperatursenkung nicht die Wachsthumbschleunigung aufzuheben vermag, welche in der turgescenenten Pflanze durch die Abnahme des Lichtes und durch die abendliche Nachwirkungsbewegung hervorgerufen wird.

Der nähere Verlauf der Periodicität wird natürlich nicht allein durch die äusseren Factoren, sondern auch durch das spezifische Reactionsvermögen der Pflanze, durch die Nachwirkung der vorausgegangenen Inductionen, sowie durch die autonomen Oscillationen bestimmt und modificirt. Diese Factoren sind also ebenfalls zu berücksichtigen, wenn man, wie es in Folgendem geschieht, den täglichen periodischen Gang der Zuwachsbewegung (der Gesamtverlängerung) einer Pflanze in das Auge fasst, die dem täglichen Beleuchtungswechsel ausgesetzt ist, während die übrigen Aussenbedingungen (Temperatur, Feuchtigkeit etc.) thunlichst constant gehalten sind. Unter diesen Umständen ergaben die Studien von Sachs<sup>1)</sup>, Baranetzky<sup>2)</sup> u. A. für das Längenwachsthum zwar übereinstimmend ein allmähliches Steigen und Fallen der Zuwachsbewegung, jedoch spezifische Eigenheiten in dem näheren Verlauf der Curve. Denn während bei vielen Pflanzen, z. B. bei *Dahlia variabilis* (Fig. 30, Curven *3x* u. *1x*), das Maximum in die frühen Morgenstunden, das Minimum in die Abendstunden fällt, wurde bei anderen Pflanzen eine Verschiebung dieser Wendepuncte beobachtet, die in einzelnen Fällen so weit ging, dass das Maximum erst am Nachmittag, das Minimum erst nach Mitternacht eintrat.

Die secundären Maxima und Minima (vgl. Fig. 30) sind bei voller Constanz der Aussenbedingungen durch die autonomen Oscillationen bedingt, die niemals fehlen, bei einigen Pflanzen aber gering, bei anderen dagegen sehr ansehnlich sind (II, § 5). Dementsprechend beobachtete Baranetzky (l. c.) bei einigen Pflanzen geringere, bei anderen Pflanzen aber ansehnlichere secundäre Oscillationen als bei *Dahlia variabilis* (Fig. 30, Curve *1x*)<sup>3)</sup>. Die Oscillationen in dieser Curve (Fig. 30) dürften allerdings zum Theil durch die Aussenbedingungen verursacht sein, die in den Versuchen von Sachs nicht so constant erhalten wurden, wie in den Experimenten Baranetzky's. Uebrigens ist einleuchtend, dass diese secundären Oscillationen in der Curve *3x* zurücktreten, die nach den dreistündigen Mittelwerthen construirt ist.

Diese Tagesperiode der Zuwachsbewegung kommt offenbar in analoger Weise zu Stande wie die nyctitropischen Bewegungen, die wir deshalb schon hier berücksichtigen müssen (vgl. II, Kap. XII). Für diese nyctitropischen Bewegungen, die theilweise durch eine entsprechende Verlangsamung oder Beschleunigung des Wachsthums, theilweise durch eine Turgorvariation vermittelt werden, habe ich nachgewiesen, dass es sich nicht etwa um die Regulation einer erblich überkommenen periodischen Bewegungsthätigkeit handelt. Denn in continuirlicher Beleuchtung hören die täglichen Bewegungen allmählich auf,

1) Sachs, Arbeit. d. Bot. Institut. in Würzburg 1872, I, p. 99.

2) Baranetzky, Die tägl. Periodicität im Längenwachsthum 1879 (Sep. aus Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg, VII. sér., Bd. 27).

3) Vgl. auch G. Kraus, Annal. d. jardin. botan. d. Buitenzorg 1895, Bd. 12, p. 203.

während die autonomen Bewegungen fort dauern, die bei manchen Pflanzen sehr gering, bei anderen ansehnlich sind, und die einen Rhythmus zum Theil in weniger als einer Stunde, zum Theil erst in einigen Stunden ausführen. Wird die Pflanze, die in continuirlicher Beleuchtung die Tagesbewegungen eingestellt hat, verdunkelt, so ruft der Beleuchtungswechsel eine Bewegung hervor, auf die in constanter Finsterniss (oder Beleuchtung) in einem ähnlichen Zeitmaass, aber mit nachlassender Amplitude, eine oder einige Schwingungen folgen. Durch das gleichsinnige Zusammengreifen dieser Nachwirkungsbewegungen und der stetig wiederholten Reizwirkung des täglichen Beleuchtungswechsels kommt allmählich die volle Amplitude der Tagesbewegungen zu Stande, sowie ja auch die Schwingungsamplitude eines Pendels durch die fort dauernde Summation der Nachschwingung und eines neuen Impulses allmählich vergrössert wird. Sowie aber das Pendel nach Sistirung der Anstösse noch einige Zeit nachschwingt, so klingt in constanter Finsterniss (oder in continuirlicher Beleuchtung) die accumulirte Tagesbewegung allmählich aus, die bei einigen Pflanzen nur wenige Tage, bei anderen Pflanzen bis zu 14 Tagen verfolgbar ist.

Nach den vorliegenden Untersuchungen ist es im hohen Grade wahrscheinlich, dass in Bezug auf die Tagesperiode der Zuwachsbewegung ähnliche Verhältnisse obwalten. Denn Sachs<sup>1)</sup> und besonders Baranetzky (l. c. p. 5) beobachteten an den in das Dunkle gebrachten Pflanzen eine Nachwirkung der täglichen Periodicität der Zuwachsbewegung, die nach Baranetzky z. B. in den Sprossen von *Gesneria tubiflora* schon in einigen Tagen verwischt, in den Sprossen von *Helianthus tuberosus* aber nach 14 Tagen noch nicht ganz ausgeklungen war. Ferner konnten Baranetzky (l. c. p. 17) an den Trieben, die im Dunkeln aus den Knollen von *Helianthus tuberosus* und *Gesneria tubiflora* entstanden waren, Godlewski<sup>2)</sup> an den im Dunkeln erwachsenen Keimpflanzen eine der täglichen Rhythmik entsprechende Wachstumsschwankung nicht beobachten. Im Dunkeln werden aber (ebenso bei Blättern) die autonomen Bewegungen fortgesetzt, die bei kurzer Zeitdauer des Rhythmus leicht, bei genügend langer Dauer des Rhythmus schwierig oder gar nicht von den Nachwirkungen der Tagesperiode zu unterscheiden sind. In diesem Falle wird zudem das Auseinanderhalten durch die Verschiebungen des Zeitmaasses eines Rhythmus erschwert, eine Verschiebung, welche sowohl die Nachwirkungen der täglichen Zuwachsperiode, als auch der nyctitropischen Bewegungen erfahren. Wenn also Baranetzky (l. c. p. 17) an einigen, aber nicht an allen Trieben, die im Dunkeln aus der Rübe (*Brassica rapa*) producirt wurden, eine annähernd mit dem täglichen Rhythmus übereinstimmende Periodicität des Wachstums beobachtete, so dürfte es sich um eine autonome Periodicität, aber nicht um eine Nachwirkung der Tagesperiode gehandelt haben, die von der Rübe auf die Triebe übergang.

Somit entspringt die tägliche Periode der Zuwachsbewegung und der nyctitropischen Bewegungen nicht aus einem erblich überkommenen Rhythmus, der

1) Sachs (l. c. p. 167) war geneigt, diese Nachwirkungen einer unzureichenden Abhaltung des Lichtes zuzuschreiben. Baranetzky (l. c.) zeigte dann, dass die Nachwirkung auch dann fortschreitet, wenn eine gewisse Zunahme der Helligkeit der Beschleunigung der Zuwachsbewegung entgegenwirkt.

2) E. Godlewski, Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. zu Krakau 6. Juni 1889.

durch den Tageswechsel nur zeitlich verschoben wird, sondern ist das Product der sich täglich wiederholenden Beeinflussung der reactionsfähigen Pflanze durch die äusseren Factoren. Die mehr oder minder ausgiebigen Nachwirkungen werden sich vermuthlich bis zu einem gewissen Grade auf alle diejenigen Vorgänge erstrecken, die mit dem Wachstum und den hierbei betheiligten Factoren zusammenhängen, also z. B. auf die Gewebespannung und vielleicht auf das Oeffnen und Schliessen der Spaltöffnungen. Uebrigens wurde bereits an anderer Stelle (II, p. 245) hervorgehoben, dass in dem Organismus auf sehr verschiedenartige Reactionen eine gewisse und zum Theil eine sehr ansehnliche Nachwirkung folgt.

Im näheren sind indess in Bezug auf das Zustandekommen der Tagesperiode verschiedene, der experimentellen Behandlung zugängliche Fragen noch nicht erledigt. So ist noch unentschieden, ob nicht nur die durch den Beleuchtungswechsel, sondern auch die durch die rhythmische Veränderung der Temperatur (bei constanter Beleuchtung) und des Turgors verursachte Reaction eine Nachwirkung zur Folge hat und ob der Gang der Nachwirkung nur durch die reale, als Resultante erzielte Bewegung bestimmt wird. Sollte Letzteres zutreffen, so würde z. B. in der Nachwirkungcurve (vgl. Fig. 30 p. 254) das Minimum nicht auf die Tages-, sondern auf die Nachtzeit fallen, wenn die Pflanze zuvor, in Folge der besonderen Combination der Factoren, während der Nachtzeit die geringste Wachstumsthätigkeit entfaltete (II, p. 253). Der verschiedenartige Verlauf der Zuwachscurve unter den in der Natur gebotenen Bedingungen ist vielleicht eine der Ursachen, dass in den Studien über die Nachwirkung (an im Freien erwachsenen Pflanzen) ein verschiedenartiger Verlauf der Curve sogar für verschiedene Individuen derselben Art gefunden wurde und dass das Minimum der Curve zuweilen in die Nachtzeit fällt. Eine bestimmte Entscheidung ist nur auf empirischem Wege möglich, da man theoretisch nicht voraussagen kann, ob die Nachwirkung wesentlich durch die resultirende Bewegung oder vorwiegend durch die besonderen Reactionen verursacht wird, die speciell durch den Beleuchtungswechsel hervorgerufen werden. Eine bindende Schlussfolgerung kann auch nicht auf Grund der Erfahrung gezogen werden, dass die Nachwirkung der nyctitropischen Bewegung in gewissen Fällen durch die zuvor ausgeführte resultirende Bewegung bestimmt wird (II, Kap. XII).

**Historisches.** Der tägliche Gang der Zuwachsbewegung, wie er sich bei Constanz der übrigen Factoren und auch im Dunkeln abspielt, wurde zuerst von Sachs<sup>1)</sup> genauer verfolgt. Bei Sachs sind auch die früheren Versuche von Meyer, Mulder, Harting, Caspary, Rauwenhoff u. A. kritisch behandelt, in denen für Constanz von Temperatur, Feuchtigkeit u. s. w. gar nicht oder doch nicht genügend gesorgt war. Weiterhin hat dann besonders Baranetzky<sup>2)</sup>, der, wie auch Sachs mit einem selbstregistrirenden Apparat (II, § 6) arbeitete, unsere

1) J. Sachs, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. I, p. 99. — Ueber das Verhalten im Freien vgl. II, p. 253. Ueber die Reaction auf Lichtwechsel II, p. 108.

2) Baranetzky, Die tägl. Periodicität im Längenwachstum 1879, Sep. a. Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg, Bd. 27. — Vorläuf. Mittheil. Bot. Ztg. 1877, p. 639. — Beobachtungen an *Monotropa* wurden angestellt von Drude, Die Biologie von *Monotropa* 1873, p. 58.

Kenntnisse über die tägliche Periodicität erweitert. Sachs und Baranetzky verfolgten das Längenwachsthum von Stengeln. Indess ist von vornherein, sowie nach den Versuchen von Reinke<sup>1)</sup> und von J. Friedrich<sup>2)</sup>, nicht daran zu zweifeln, dass sich das Dickenwachsthum analog verhält. Für die Blätter verschiedener Pflanzen haben die Untersuchungen von Prantl<sup>3)</sup> und von Stebler<sup>4)</sup> einen ähnlichen Verlauf der Wachstumsperiodicität wie für die Stengel ergeben. Nach Strehl<sup>5)</sup> kommt auch den Wurzeln von *Lupinus albus*, nach C. Macmillan<sup>6)</sup> und C. Golden<sup>7)</sup> den Knollen der Kartoffel u. s. w. eine tägliche Wachstumsperiodicität zu, die da, wo sich diese Organe im Dunkeln und in einer constant temperirten und angefeuchteten Erde befanden, durch die Wechselwirkung mit den oberirdischen Organen veranlasst sein muss. Dass die Pilze wie die höheren Pflanzen reagiren, ist aus II, p. 110 und II, p. 254 zu ersehen, jedoch ist bei den Pilzen die Nachwirkung der Tagesperiode noch nicht empirisch verfolgt worden.

**Der nähere Verlauf der täglichen Wachsthumscurve** fällt natürlich je nach den specifischen Eigenschaften des Organismus auch dann verschieden aus, wenn nur die Beleuchtung variiert. Denn wir haben gehört (II, p. 108), dass durch Verdunkelung das Wachsthum mancher Pflanzen nur wenig, das anderer Pflanzen aber erheblich beschleunigt wird. Ferner wird bei einem Beleuchtungswechsel die Reaction entweder ziemlich bald oder erst nach einem längeren Latenzstadium bemerklich, und es dauert dann oft lange, bevor der neue Gleichgewichtszustand hergestellt ist. Da somit bei einer langsam reagirenden Pflanze die durch die nächtliche Verdunkelung inducirte Wachsthumbeschleunigung zur Zeit des Sonnenaufgangs öfters noch nicht den maximalen Werth erreicht hat, und da ebenso durch die Tagesbeleuchtung erst allmählich eine Retardirung des Wachsthum bewirkt wird, so ist es verständlich, dass unter Umständen das Maximum der Zuwachscurve erst am Nachmittag, das Minimum erst nach Mitternacht eintritt. Aehnlich wie diese primäre Reactionscurve fällt wiederum die Nachwirkungscurve aus, und so ist im allgemeinen für ein Zusammenwirken selbst dann gesorgt, wenn der Rhythmus der Nachwirkungsbewegung bei continuirlicher Beleuchtung oder Verfinsterung allmählich etwas modificirt wird. Es ist auch einleuchtend, dass zu der Zeit, in welcher die Nachwirkungsbewegung im Zunehmen begriffen ist, die Verdunkelung einen ansehnlicheren Effect hervorrufft, als wenn sie des Morgens vorgenommen wird, weil dann Nachwirkungsbewegung und Reactionsbewegung entgegengesetzt gerichtet sind. Ein solcher Antagonismus kommt auch dann zu Stande, wenn die bisherige Beleuchtungs- und Verdunkelungszeit um 12 Stunden verschoben werden. Dass unter solchen Umständen der Erfolg den Erwartungen entspricht, werden wir noch bei der Besprechung der nyctitropischen Bewegungen erfahren. Auf die Verwickelungen, die durch die gleichzeitige Variation anderer Factoren entstehen, ist schon (II, p. 253)

1) Reinke, Bot. Ztg. 1876, p. 148.

2) J. Friedrich, Bot. Ztg. 1897, p. 369.

3) Prantl, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 374.

4) Stebler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1878, Bd. 11, p. 47. Vgl. die Kritik dieser Arbeit durch Vines in Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1878, Bd. I, p. 128. Ueber Beobachtungen an dem Blatte von *Victoria regia* siehe Caspary (Sachs, l. c. p. 187) und O. Drude, Nova Acta d. Leopoldin. Academ. 1881, Bd. 43, p. 247.

5) Strehl, Unters. ü. d. Längenwachsthum d. Wurzel u. d. hypocotylen Gliedes 1874, p. 49. — Vgl. auch Bd. II, p. 110.

6) C. Macmillan, American Naturalist 1891, p. 462.

7) C. Golden, Botan. Centralbl. 1894, Bd. 59, p. 169.

hingewiesen und es sei nur noch daran erinnert, dass die Pflanze schnell diejenige Wachstumsschnelligkeit annimmt, die der veränderten Temperatur entspricht (II, § 22).

Nachdem schon früher (II, § 26) gezeigt ist, dass der wachstumshemmende Einfluss auf einer zur Zeit nicht näher aufgeklärten Reizwirkung des Lichtes beruht, ist es fast selbstverständlich, dass uns auch die inneren Vorgänge unbekannt sind, durch welche die Nachwirkung zu Stande kommt.

## § 59. Die jährliche Periodicität.

In dem Wechsel von sommerlicher Thätigkeit und winterlicher Ruhe wird uns in der gemässigten Zone in sehr auffälliger Weise eine von dem Klima abhängige jährliche Periodicität des Pflanzenlebens vorgeführt. Diese Periodicität wird einmal schon dadurch verursacht, dass das Wachstum durch die Erniedrigung der Temperatur während der Winterzeit verlangsamt oder auch ganz sistirt wird. Ausserdem wird aber in vielen Pflanzen in selbstregulatorischer Weise dafür gesorgt, dass auf die Thätigkeit eine Ruhezeit folgt. Damit ist also in zweckentsprechender Weise erreicht, dass die Pflanze nicht zu frühzeitig austreibt, wenn an warmen Wintertagen zureichende Aussenbedingungen geboten sind. Nun ist es zwar die Aufgabe der Pflanzengeographie, im näheren die Beziehungen zwischen dem jährlichen Rhythmus der klimatischen Factoren und der Vegetationsthätigkeit zu studiren, jedoch erfordert das Thema mit Rücksicht auf die erwähnte selbstregulatorische Periodicität eine freilich nur allgemeine physiologische Behandlung. Wir werden uns hierbei an die Jahresperiode in der gemässigten Zone halten, also z. B. nicht näher auf die Periodicität eingehen, die in warmen Ländern durch den Wechsel einer feuchten und trockenen Jahreszeit hervorgerufen wird.

Wie wir früher erfuhren (II, § 2, 3), tritt bei vielen Pflanzen in einer gewissen Phase der grossen Periode eine partielle oder totale Hemmung der Wachstumsthätigkeit ein. Das ist nun auch bei denjenigen Pflanzen der Fall, in welchen während der sommerlichen Thätigkeit selbstregulatorisch die Bedingungen für eine längere Ruhezeit vorbereitet und geschaffen werden, bei denen also (unter constanten Aussenbedingungen) die graphische Darstellung der grossen Periode des Wachsens eine Curve liefert, die längere Zeit (d. h. bis zu dem selbstregulatorischen Wiedererwachen) der Abscissenachse parallel oder doch nahezu parallel läuft. Ein derartiges Verhalten kommt den Bäumen, Sträuchern, Stauden, überhaupt denjenigen Pflanzen zu, die eine typische Winterruhe einhalten, ist aber keine Eigenthümlichkeit aller Pflanzen, auch nicht aller Pflanzen unserer Heimath. Denn eine inhärente jährliche Periodicität kommt für Bacterien, Schimmelpilze und alle die Pflanzen nicht in Frage, die ihre Ontogenese in kurzer Zeit durchlaufen. Wie in diesen Organismen, so fällt bei geeigneten Aussenbedingungen eine Ruhezeit auch bei zahlreichen tropischen Pflanzen aus, die zum Theil sogar in unseren Gewächshäusern während der Winterzeit wachstumsthätig sind. Aber auch gewisse einheimische Pflanzen, wie *Stellaria media*, *Senecio vulgaris* u. a., deren Samen sogleich nach der Reife keimen, findet man in einem besonders milden Winter im Freien in allen Phasen der Entwicklung.

Allen diesen und den sich ähnlich verhaltenden Pflanzen wird also eine Winterruhe nur durch die klimatischen Verhältnisse, also in erster Linie durch die Erniedrigung der Temperatur aufgedrängt. (Ueber Ruhezeit in Folge zu hoher Temperatur vgl. II, § 22.)

Dass aber anderen Pflanzen eine autogene Ruheperiode zukommt, lehrt schon die Erfahrung, dass die sich entlaubenden und immergrünen Holzgewächse unserer Heimath nach dem Abschluss der sommerlichen Vegetationsperiode auch dann in die Winterruhe übergehen, wenn sie bei guter Beleuchtung in einem warmen Hause gehalten werden. Ebenso verhalten sich diese Pflanzen in wärmeren Ländern, z. B. in Madeira, wo Eiche, Buche, Obstbäume u. s. w. ihre Blätter abwerfen und in eine Ruhepause eintreten, obgleich die Mitteltemperatur des kältesten Monats (Januar) 15,4 C. beträgt und obgleich in dem feuchten Klima viele einheimische und tropische Pflanzen während des ganzen Jahres wachstumsthätig sind<sup>1)</sup>. Auch die im Boden perennirenden Theile unserer Stauden haben eine autonome Winterruhe. Demgemäss lassen sich die meisten Rhizome, Zwiebeln, Knollen im Herbst nicht treiben, und es ist allgemein bekannt, dass die Kartoffelknolle während des Winters in einem Keller Ruhe hält, in dem sie im Frühjahr selbst dann Triebe entwickelt, wenn inzwischen die Temperatur des Raumes etwas gesunken ist<sup>2)</sup>.

Ohne die zureichenden Aussenbedingungen ist natürlich eine Entwicklung unmöglich, die aber immer nur dann eintritt, wenn die Pflanze zur Wachsthumsthätigkeit befähigt ist. Diese Befähigung stellt sich je nach den specifischen Eigenheiten der Art früher oder später ein, und demgemäss kann man durch die Erhöhung der Temperatur (d. h. durch günstige Aussenbedingungen) in gewissen Pflanzen schon vor Ende des Jahres, in anderen erst im Frühjahr eine ausgiebige Entwicklung anregen. So vermochte Askenasy<sup>3)</sup> *Forsythia viridissima* und *Cornus mas* schon im December, *Prunus avium* im Januar zum Blühen zu bringen. Aehnliches beobachtet man auch z. B. an *Salix*, *Corylus*, *Syringa* und anderen Pflanzen, die in einem milden Winter frühzeitig blühen, während sich *Fagus sylvatica*, *Quercus pedunculata*, *Tilia*, *Castanea vesca* etc. erst im März oder April erfolgreich treiben lassen. Bei den zuletzt genannten Pflanzen umfasst eben die Ruhephase in der grossen Periode einen längeren Zeitabschnitt. Da dieses ebenso der Fall ist, wenn sich die Pflanze unter günstigen Aussenbedingungen befindet, so bemerkt man auch in einem warmen Gewächshause zunächst keine Veränderung an den Knospen, die sich gegen das Frühjahr allmählich merklich vergrössern, während unter denselben Bedingungen bei *Prunus avium*, *Cornus mas* u. s. w. schon im December oder Januar eine Vergrösserung der Knospen eintritt<sup>4)</sup>. Damit soll natürlich nur gesagt

1) Heer, Bot. Ztg. 1852, p. 209; Schacht, Madeira u. Teneriffa 1859. Vgl. auch Askenasy, Bot. Ztg. 1877, p. 832. — Vgl. übrigens § 61.

2) Andere Bspl. bei Askenasy, Bot. Ztg. 1877, p. 849; Grisebach, Die Vegetation d. Erde 1872, Bd. 2, p. 399; Ernst, Bot. Ztg. 1876, p. 38; Krasan, Beiträge z. Kenntniss d. Wachstums d. Pflanzen 1873 (Sep. a. Sitzungsber. d. Wiener Akad. Bd. 77, Abth. I).

3) Askenasy, Bot. Ztg. 1877, p. 793. Vgl. ferner Duchartre (Askenasy, l. c. p. 826); Krasan, l. c. (*Salix nigricans*, *Erythronium europaeus*, *Prunus padus*).

4) Als Askenasy (l. c. p. 824) in Wasser stehende Zweige von *Prunus avium* bei 15—20° C. in einem Treibhause hielt, fand er durch Wägung und Messung, dass sich

sein, dass die Wachstumsthätigkeit allmählich lebhafter wurde, die unter günstigen Aussenbedingungen vielleicht nie zum völligen Stillstand kam.

In der Natur wie im Experiment hängt der Erfolg stets von dem Zusammenwirken der mit der Zeit zunehmenden Wachstumsbefähigung und der veränderlichen Aussenbedingungen ab. Wenn somit durch niedere Temperatur die volle Entfaltung der Fähigkeit längere Zeit zurückgehalten ist, so wird nach der Herstellung günstiger Aussenbedingungen die Entwicklung viel schneller von statten gehen, als es einige Wochen zuvor der Fall gewesen sein würde. Daraus erklärt sich die schnelle Entwicklung, die dann eintritt, wenn nach einem kalten Frühjahr endlich gegen Ende April oder im Mai warme Tage kommen. Ebenso ist es klar, dass das Blühen und Belauben in einem warmen Winter und Frühjahr frühzeitiger stattfindet. Da aber der Verfrühung durch die selbstthätige Ausbildung der Wachstumsfähigkeit Grenzen gezogen sind, so kommen in einem warmen Januar wohl *Cornus mas* und *Salix*, aber nicht Eiche und Buche zur Entwicklung, die auch in Süditalien und auf Madeira erst im März oder April austreiben<sup>1)</sup>. Immerhin beträgt die Winterruhe der Buche auf Madeira nur 149 Tage, d. h. etwa 45 Tage weniger als in der Schweiz<sup>2)</sup>, und gegenüber Lesina am adriatischen Meere ist die Vegetation in Paris im Mittel um 43 Tage, in Pultowa um ungefähr 100 Tage verspätet<sup>3)</sup>. Wird aber eine Pflanze aus der südlichen Hemisphäre zu uns versetzt, so strebt sie vermöge ihrer inneren Periodicität im Winter nach Thätigkeit und entwickelt in der That, wenn es die Aussenverhältnisse erlauben, zu ungewöhnlicher Zeit Blüten und Blätter. Indem aber die Entfaltung der Thätigkeit durch die kühle Jahreszeit zurückgehalten, die Ruhezeit also verlängert wird, ist die Pflanze im Verlaufe von einem oder von einigen Jahren an den unserem Klima entsprechenden Verlauf der Jahresperiode accommodirt<sup>4)</sup>.

Die allgemeinen Erfahrungen lehren schon, dass die grosse Periode und ebenso die Ruhepause in dieser specifische Eigenthümlichkeiten und Verschiedenheiten bieten (vgl. II, § 2, 3). Nach den weiterhin (II, § 60) mitzutheilenden Erfahrungen über die Beeinflussung der autonomen Ruhezeit kann es ferner nicht Wunder nehmen, dass sich individuelle Differenzen finden, und dass in manchen

---

die Knospen zwischen dem 4. und 20. December nur sehr wenig, zwischen dem 23. December und 10. Januar merklich vergrösserten und dann fernerhin durch ein beschleunigtes Wachsen zum Blühen kamen. Ueber derartige Versuche vgl. ferner Geleznoff, *Bullet. d. I. soc. imp. d. Natur. d. Moscou* 1854, Bd. 24, p. 134; Busse, *Flora* 1893, p. 174; Küster, *Beiträge z. wiss. Botanik von Fünfstück* 1898, Bd. II, p. 404 bis 413. Ueber Stoffumwandlungen in den Knospen siehe A. Fischer, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1891, Bd. 22, p. 160 u. Pfeffer, *Physiol. II. Aufl.*, Bd. I, p. 514. — Ueber Bildungszeit, Bau d. Knospen u. s. w. siehe Mohl, *Bot. Ztg.* 1844, p. 90; A. Faist, *Bot. Centralbl.* 1888, Bd. 36, p. 43; Groom, *Bot. Centralbl.* 1894, Bd. 59, p. 138; P. Albert, *Beiträge z. Entwicklungsgesch. d. Knospen.* Rostock, *Dissertation* 1894; E. Jahn, *Bot. Centralbl.* 1894, Bd. 59, p. 263.

1) Vgl. Grisebach, *Die Vegetation der Erde* 1872, Bd. I, p. 274.

2) Heer, *Bot. Ztg.* 1853, p. 210.

3) Vgl. Kerner, *Pflanzenleben* I. Aufl., 1887, Bd. I, p. 528; Drude, *Pflanzengeographie* 1890, p. 36; Fr. Ludwig, *Lehrb. d. Biologie* 1895, p. 146.

4) A. de Candolle, *Mém. présentés p. divers. savants* 1806, Bd. I, p. 349.

Culturrassen die Ruhezeit erheblich verkürzt oder verlängert ist<sup>1</sup>). Den besondern Zielen und Zwecken entsprechend tritt die Ruhephase in verschiedenen Entwicklungsstadien und nicht in allen Organen einer Pflanze in derselben Weise und zu derselben Zeit ein. Ich erinnere nur daran, dass die Ruhezeit sich zu meist nach der Samenreife einstellt, bei *Colchicum autumnale* aber zwischen Befruchtung und Ausbildung der Frucht eingeschaltet ist<sup>2</sup>). Ferner kommt eine Ruhezeit den Samen (oder anderen Fortpflanzungsorganen) verschiedener Pflanzen zu, deren vegetativen Theile keine autonome Ruhephase besitzen, und umgekehrt. Ferner bringt es der differente Verlauf der grossen Periode mit sich, dass in den verschiedenen Organen derselben Pflanze die Ruheperiode zu verschiedener Zeit beginnt und beendet wird. So pflegt bei Holzpflanzen in dem Xylem das Dickenwachsthum früher anzufangen, aber auch früher aufzuhören, als in dem Phloëm (II, § 4). Weiter kommt vermöge der Selbstregulation in der Pflanze nur ein Theil der angelegten Knospen zur Weiterentwicklung (II, § 45).

**Wurzel u. s. w.** In dem natürlichen Verlauf der Jahresperiode kommt freilich auch in Betracht, dass die Organe einer Pflanze verschiedenen Aussenbedingungen ausgesetzt sind. Die Thatsache, dass im Frühjahr der in ein Warmhaus eingeführte Zweig einer Pflanze austreibt, während die im Freien (in niederer Temperatur) befindlichen Aeste in Ruhe verharren<sup>3</sup>), lehrt, dass durch Localisirung der Ausseneinflüsse an den Organen derselben Pflanze eine sehr weitgehende Entwicklungsdifferenz veranlasst werden kann (vgl. auch II, § 22). Nun sind die oberirdischen Organe der Pflanze anderen Temperaturverhältnissen, überhaupt anderen Bedingungen ausgesetzt, als die im Boden befindlichen Organe, und es ist u. a. noch nicht endgültig erledigt, in wie weit z. B. die Unterschiede in dem Verlauf der Jahresperiode des Sprosses und der Wurzel durch die Verschiedenheit der Aussenbedingungen oder durch die autonome Periodicität verursacht werden. In Hinsicht auf das zweckentsprechende Zusammenwirken ist es verständlich, dass bei der Keimung von Samen, Zwiebeln, Knollen etc. die Wurzeln in der Entwicklung vorausseilen. In den erstarkten und ausdauernden Pflanzen ist dieses nicht gerade nothwendig. Speciell bei den Holzpflanzen pflegt das Dickenwachsthum in der Wurzel viel länger als im Stamme und öfters bis tief in den Winter, ja bis zum Frühjahre thätig zu sein<sup>4</sup>). Jedenfalls ist also in der Natur die Ruhezeit der Wurzel sehr abgekürzt, da in ihr das Dickenwachsthum zu derselben Zeit oder doch nur wenig später beginnt wie im Stamme. Vermuthlich ist dieses Verhalten, wenigstens theilweise, durch die geringere Senkung der Temperatur im Boden bedingt, und vielleicht ist es besonders günstigen Aussenbedingungen zu verdanken, dass in einzelnen Fällen in der Wurzel ein völliger Stillstand des Wachsthum's nicht festgestellt werden konnte. Eine ähnliche Rhythmik gilt auch für das Längenwachsthum und die Production der Seitenwurzeln; Thätigkeiten, die gewöhnlich am lebhaftesten

1) Nach Volkens (*Gartenflora* 1896, p. 2) scheinen die Knollen gewisser Kartoffelsorten der Ruhe nicht zu bedürfen. Ueber die ungleiche Ruhezeit der Kartoffel vgl. auch de Vries, *Landwirth. Jahrbücher* 1878, Bd. 7, p. 244. [B. Schmid, *Ber. d. bot. Ges.* 1904, p. 67.]

2) Vgl. Krasan, *Beiträge z. Kenntniss d. Wachsthum's d. Pflanzen* 1873 (Sep. a. Sitzungsber. d. Wien. Akad. Bd. 77, Abth. I).

3) Duhamel, *Naturgesch. der Bäume* 1763, Bd. 2, p. 209; Mustel, *Traité d. l. végétation* 1784, Bd. 2, p. 326; Göppert, *Wärmeentwicklung* 1830, p. 220.

4) H. v. Mohl, *Bot. Ztg.* 1846, p. 314; 1862, p. 313 u. die II, § 4 citirte Literatur. Ferner Resa, Ueber die Periode d. Wurzelbildung. 1877, p. 36; Wieler, *Cohn's Beiträge z. Biologie* 1893, Bd. 6, p. 104; O. G. Petersen, *Botan. Centralbl.* 1898, Bd. 75, p. 272. [J. Hämmerle, *Fünfstück's Beitr. z. wiss. Bot.* 1904, Bd. 4, p. 149.]



im Frühjahr aufgenommen werden, aber öfters ein secundäres Maximum im Herbst aufzuweisen haben. Da dieses secundäre Maximum von Resa (l. c.) und Petersen (l. c.) beobachtet, von Wieler (l. c. p. 402) aber vermisst wurde, so tritt es vielleicht, ebenso wie der Augusttrieb, nicht in jedem Jahre ein. Weil aber die bisherigen Studien sich nur auf den natürlichen Verlauf der Wurzelperiodicität beziehen, bei der nicht nur die directe Beeinflussung der Wurzel durch die Aussenbedingungen, sondern auch die variable Wechselwirkung mit den oberirdischen Organen eine Rolle spielt, so ist das Zustandekommen eines abweichenden Resultates sehr wohl verständlich. Zudem ist zu bedenken, dass die verschiedenartigen Wurzeln einer Zwiebel, eines Rhizoms etc. wenigstens zum Theil einen anderen Rhythmus befolgen<sup>1)</sup>.

**Samen, Sporen u. s. w.** Auch die Fortpflanzungsorgane der höheren und niederen Pflanzen bieten in Bezug auf die Ruhezeit weitgehende Verschiedenheiten. Während die Samen vieler Pflanzen sogleich keimfähig sind, tritt diese Keimbefähigung in dem Samen anderer Pflanzen erst nach einer Ruhezeit von einigen Wochen oder Monaten oder von mehr als einem Jahre ein. Das ist auch dann der Fall, wenn die Samen nicht trocken aufbewahrt werden, sondern sich dauernd in günstigen Keimbedingungen befinden. So beginnt in dem Samen der *Trapa natans* und wohl der meisten Wasserpflanzen, die nach der Reife auf den Grund der Gewässer sinken, die Weiterentwicklung im nächsten Frühjahr. Ferner keimen nach Wiesner<sup>2)</sup> die Samen von *Viscum*, nach Kienitz<sup>3)</sup> die Samen der Weisstanne, Buche, Hainbuche, Esche, Zirbe erst im nächsten Jahre, und nur vereinzelt sah dieser Forscher einen Samen der Zirbe schon im ersten Jahre keimen. Ueberhaupt machen sich öfters individuelle Differenzen geltend. So gelangen z. B. in einer Aussaat der Samen von *Cuscuta*, *Euphorbia cyparissias* und *exigua* eine Anzahl von Samen sehr bald, andere erst in den folgenden Jahren zur Keimung (bei *Euphorbia exigua* im Laufe von 9 Jahren)<sup>4)</sup>.

Nur zum Theil fällt eine solche Keimverzögerung auf die erschwerte Permeabilität der Samenschale<sup>5)</sup>, denn bei denjenigen Samen, die trotz der völligen Aufquellung nicht sogleich keimen, ist die Ursache der Verzögerung in der inhärenten Ruhezeit zu suchen. Während dieser Ruhephase in der Entwicklungsperiode kann, ebenso wie bei vegetativen Organen, das Wachstum still stehen oder langsam fortschreiten, wie das bei *Eranthis hiemalis*, *Ranunculus ficaria* und anderen Samen der Fall ist, die zur Zeit der Samenreife einen kleinen Embryo besitzen, der sich auf Kosten des Endosperms allmählich vergrößert<sup>6)</sup>. Augenscheinlich kann aber die autonome Ruhezeit in Folge der vorausgegangenen Culturbedingungen verschieden ausfallen. Uebrigens ist auch noch nicht genügend aufgeklärt, unter welchen

1) Vgl. B. Rimbach, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1899, p. 30; Goebel, Organographie 1900, II, p. 490.

2) Wiesner, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1897, p. 514.

3) Kienitz, Bot. Centralbl. 1880, p. 52.

4) Winkler, Ber. d. bot. Gesellsch. 1883, p. 452; Botan. Centralbl. 1889, Bd. 38, p. 830; Wiesner, Biologie der Pflanzen 1890, p. 41. Ferner Angaben bei Nobbe, Samenkunde 1876, p. 332; Detmer, Physiol. d. Keimungsprocesses 1880, p. 325; de Candolle, Pflanzenphysiologie 1833, Bd. 2, p. 302, 306. — Ueber das Keimen unreifer Samen siehe Nobbe, l. c. p. 339; Wiesner, l. c. p. 40; J. C. Arthur, Americ. Naturalist 1895, p. 804; Kinzel, Versuchsstat. 1900, Bd. 54, p. 123 u. die an diesen Stellen citirte Literatur.

5) Vgl. Wiesner, l. c. p. 41 u. s. w.

6) Vgl. G. Haberlandt, Die Schutzvorrichtungen der Keimpflanze 1877, p. 50; Goebel, l. c. p. 434.

Umständen die tief in der Erde liegenden Samen gewisser Pflanzen lange Zeit (bis zu 50 Jahren) ruhen und ihre Lebensfähigkeit bewahren, so dass sie beim Aufgraben des Bodens keimen<sup>1)</sup>.

**Bei Pilzen<sup>2)</sup> und Algen<sup>3)</sup>** sind die zur schnellen Vermehrung bestimmten Fortpflanzungsorgane (Conidien, Sporangiumsporen, Schwärmsporen u. s. w.) sehr gewöhnlich zu sofortiger Weiterentwicklung befähigt, jedoch werden von demselben Organismus öfters andere Fortpflanzungsmittel (Zygoten, Dauersporen, Sclerotien etc.) gebildet, die erst nach einer gewissen Ruhezeit keimen. Da aber diese Ruhezeit, vielleicht in noch höherem Grade als bei Blütenpflanzen, einmal nach den Entwicklungsbedingungen verschieden ausfällt und ferner durch besondere Einflüsse verkürzt werden kann (vgl. II, § 60), so ist es begreiflich, dass die verschiedenen Forscher öfters zu einem verschiedenen Resultate kamen. So giebt z. B. de Bary (l. c.) für die reifen Oosporen von *Saprolegnia* eine Ruhezeit von 45—145 Tagen an, während Klebs (l. c.) bei günstiger Temperatur schon nach 8—10 Tagen die Keimung beobachtete. Ferner fand z. B. E. Ch. Hansen (l. c.), dass die Sclerotien von *Coprinus stercorarius* und *niveus* zum Theil sogleich, zum Theil erst nach einer 2—3jährigen Ruhe entwickelungsfähig waren.

**Trockenperiode und Lichtperiode.** Ausser durch die Temperatur wird insbesondere durch die Wiederkehr einer trockenen Jahreszeit eine jährliche Periodicität veranlasst. In dieser tritt auch in einem tropischen Klima in gewissen Pflanzen eine Entlaubung und eine Ruheperiode ein, die vermuthlich ebenfalls theilweise nur durch die hemmende Wirkung des Wassermangels, theilweise durch die gleichzeitige Regulation einer autogenen Periodicität zu Stande kommt<sup>4)</sup>. — Ausserdem ist auch die mit der Tageslänge veränderliche Zeit des Lichtgenusses von Bedeutung. Durch diese Variable wird vermuthlich im Mittelmeer und wohl auch in der Nordsee der jährliche Vegetationsrhythmus der in Wasser lebenden Algen regulirt. In diesen scheint indess eine völlige Ruhezeit nicht einzutreten, jedoch pflegen viele Algen im Sommer mehr vegetativ, im Winter mehr reproductiv thätig zu sein<sup>5)</sup>.

## § 60. Die Beeinflussung der Jahresperiode durch die Aussenbedingungen.

Wie früher (II, § 2, 3) erörtert wurde, vermag die Pflanze bei vollster Thätigkeit in selbstregulatorischer Weise das Wachsthum des Ganzen oder einzelner Organe zeitweilig herabzusetzen. Ausser der Wachsthumsthätigkeit scheinen aber in der autogenen Winterruhe, wie es zweckmässig ist, auch die übrigen Functionen eingeengt zu werden. Denn nach den allerdings unzureichenden

1) Peter, Nachricht. d. Göttinger Gesellschaft d. Wissenschaft 1894, p. 373 und die hier citirte Lit. — Fr. Müller, Biol. Centralbl. 1886, Bd. 6, p. 513 (Rhizome).

2) Literatur De Bary, Vergl. Morphol. u. Biolog. der Pilze etc. 1884, p. 356, 370; E. Ch. Hansen, Bot. Ztg. 1897, p. 424; J. Eriksson, Centralbl. f. Bacteriolog. II. Abth., 1898, Bd. 4, p. 434; Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 374.

3) Cohn, Annal. d. scienc. naturell. 1886, IV. sér., Bd. 5, p. 494; Falkenberg in Schenk's Handbuch 1882, Bd. 2, p. 237; Götz, Flora 1897, p. 99.

4) Vgl. Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 286, 370. Vgl. auch J. Huber, Bot. Centralbl. 1898, Bd. 76, p. 259.

5) Lit. G. Berthold, Mittheil. a. d. Zool. Station zu Neapel 1882, Bd. III, p. 429; Oltmanns, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 413; Kuckuck, Ber. d. Bot. Gesellsch. 1897, p. 446; Schimper, l. c. p. 446.

Untersuchungen werden sogar (unter gleichen Aussenbedingungen) die Athmungs-<sup>1)</sup> und Stoffwechselthätigkeit verlangsamt, die aber nie völlig zum Stillstand kommen, so lange sich die Pflanze unter Bedingungen befindet, die eine Entfaltung der Lebensthätigkeit gestatten (I, p. 575). Da aber die lebensthätige Pflanze reactionsfähig ist, so werden auch während der autogenen Ruheperiode durch Verletzung eine Steigerung der Athmung, sowie Callus- und Korkbildung, also diejenigen Reactionen hervorgerufen, die auf Ueberwindung und Heilung einer Wunde berechnet sind (II, § 38)<sup>2)</sup>. Jedoch scheinen diese Schutzreactionen während der autogenen Ruhezeit langsamer von statten zu gehen, als bei der in voller Thätigkeit befindlichen Pflanze. Auch werden an einem während der Ruheperiode angefertigten Steckling zumeist schwieriger und langsamer Wurzeln gebildet, und die Knospen kommen öfters gar nicht zur Entwicklung. Uebrigens sind die vorhin erwähnten Wundreactionen transitorische Reactionen, durch welche die Winterruhe der Regel nach nicht aufgehoben wird.

Die Realisirung und die Intensität der angestrebten Thätigkeiten sind in jeder Phase der grossen Periode, also auch in den autogenen Ruhezuständen von den Aussenbedingungen abhängig und dementsprechend werden z. B. in der Winterruhe durch die Herabsetzung der Temperatur und des Turgescenzzustandes die Athmung verlangsamt, die zeitliche Dauer der Ruhephase aber vergrössert. Ferner ist bekannt, dass durch besondere Bedingungen und Eingriffe der normale Verlauf der Ontogenese in mannigfacher Weise modificirt wird, dass z. B. der Ausfall bestimmter Entwicklungsabschnitte veranlasst wird, dass schlummernde Organe oder Fähigkeiten erweckt oder umgekehrt die Wachsthumsthätigkeit eines Organes zeitweise oder dauernd gehemmt werden (II, § 2, 3, 45, 46). Dass Analoges auch in der autogenen Ruhezeit vorkommt, ist also von vornherein zu erwarten und wird durch die Erfahrungen bestätigt. So haben wir gehört (II, p. 168, 196), dass das Entblättern im Frühjahr bei vielen Holzpflanzen eine zweite Belaubung durch die sofortige Fortentwicklung derjenigen Anlagen veranlasst, die sich normalerweise zu Winterknospen entwickelt hätten. In diesem Falle werden also die langsame sommerliche Bildungsthätigkeit und die winterliche Ruhezeit übersprungen. Letztere fällt auch dann aus, wenn, wie es zuweilen zutrifft, ein Baum in Folge der besonderen (unbekannten) Constellation der derzeitigen und vorausgegangenen Aussenbedingungen im Herbst zum zweiten Male blüht<sup>3)</sup>, also wenn sich die zur Winterruhe bestimmten Knospen sogleich weiter entwickeln. Ferner wird bei verschiedenen Pflanzen durch Aetherisiren oder Chloroformiren, durch den Temperaturwechsel oder durch das Austrocknen die Ruhezeit verkürzt. Voraussichtlich wird auch durch verschiedene andere Mittel eine solche Verkürzung

1) H. Müller-Thurgau, Landwirth. Jahrbüch. 1883, Bd. 44, p. 864; N. J. C. Müller, Beiträge z. wissenschaftl. Botan. von Fünfstück 1898, II, p. 247. Vgl. ferner Bd. I, p. 529.

2) C. Rechingen, Verhandl. d. zool.-bot. Ges. in Wien 1893, p. 347; Jost, Bot. Ztg. 1893, p. 400; J. H. Wakker, Bot. Centralbl. 1887, Bd. 32, p. 239.

3) Literatur bei Möbius, Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung 1897, p. 405. Zuweilen wird an Stecklingen oder an den Stücken einer Kartoffelknolle ein frühzeitiges Austreiben durch Verletzen veranlasst. Vgl. z. B. Jost, Bot. Ztg. 1893, p. 404.

herbeiführbar sein, die unter Umständen bis zur Ueberspringung der Ruhephase geht, ohne dass deshalb die erblichen Eigenschaften der Pflanze (auch in Bezug auf die autogene Ruheperiode) verändert werden müssen.

Nach W. Johannsen<sup>1)</sup> lässt sich durch **Aetherisiren oder Chloroformiren** bei manchen Pflanzen (*Syringa vulgaris*, *Prunus triloba*) eine Verfrühung des Ausstrebens um 3—6 Wochen erzielen, während durch die gleiche Behandlung die Ruheperiode anderer Pflanzen weniger oder auch nicht merklich verkürzt wird. Durch ein transitorisches (12—48 stündiges) Aetherisiren wird also in der Pflanze gleichsam eine Revolution hervorgerufen, die sich auch in der Steigerung der Athmungs- und Stoffwechsellthätigkeit kundgiebt (I, p. 575). Da eine solche Beschleunigung der Athmung, sowie der Wachstumsthätigkeit allgemeiner durch submaximale Dosen von Giften u. s. w. veranlasst wird (I, p. 575, II, p. 428), so wird vermuthlich auch eine gewisse Modification der Ruheperiode durch die Einwirkung verschiedener anderer Stoffe erreichbar sein.

Der Reactionserfolg ist immer von dem jeweiligen Zustand der Pflanze abhängig. Es ist deshalb verständlich, dass das Aetherisiren kaum Erfolg hat, wenn es im Sommer oder zu Beginn des Herbstes, d. h. in denjenigen Phasen der grossen Periode vorgenommen wird, in welcher die Wachstums- und Bildungsthätigkeit der Knospen verlangsamt ist, bezw. den minimalen Werth erreicht (Johannsen, 1900, l. c. p. 40)<sup>2)</sup>. Der positive Erfolg, der durch das Entblättern während der Bildungszeit der Knospen im Frühjahr erzielt wird, lehrt zugleich, dass, wie zu erwarten ist, die Curven der Reifung (der grossen Periode) und der Reactionsfähigkeit der Knospe nicht parallel laufen.

**Temperatur.** Augenscheinlich wird bei verschiedenen Pflanzen durch den Aufenthalt in niedriger Temperatur eine gewisse Abkürzung der Ruheperiode veranlasst. Schon Knight<sup>3)</sup> beobachtete, dass ein Weinstock, der einige Zeit in der Kälte verweilt hatte, nach dem Einbringen in ein Gewächshaus früher im Winter austrieb, als Exemplare, die dauernd in dem Gewächshaus gestanden hatten. Ein gleiches Resultat wurde von mir mit *Ampelopsis*, *Lycium*, *Syringa*, von H. Müller-Thurgau<sup>4)</sup> mit Kartoffelknollen erhalten. Durch ein solches Verhalten wird offenbar in der Natur die Ruheperiode in einem verschiedenen Grade verkürzt. Bis dahin ist aber noch nicht ermittelt, ob der längere Aufenthalt in einer niedrigen Temperatur oder der öftere Temperaturwechsel einen besseren Erfolg hat und ob die stärkere Reizwirkung mit oder ohne Gefrieren zu Stande kommt. Thatsächlich tritt in der Kartoffel und in anderen Pflanzen auch schon über 0° eine veränderte Stoffwechsellthätigkeit ein (I, p. 544). — Möglicherweise wird aber bei anderen Pflanzen die Ruhepause gerade durch einen vorübergehenden Aufenthalt in höherer Temperatur abgekürzt<sup>5)</sup>.

1) W. Johannsen, Bot. Centralbl. 1898, Bd. 68, p. 337; Das Aetherverfahren beim Frühtreiben 1900.

2) Vgl. auch Jost, Bot. Ztg. 1894, p. 605; Lutz, Beitr. z. wiss. Botanik von Fünfstück, 1895, Bd. I, p. 78.

3) Th. A. Knight 1804. Uebers. in Treviranus, Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1814, p. 442.

4) H. Müller-Thurgau, Landwirth. Jahrb. 1882, Bd. 44, p. 816; 1883, Bd. 44, p. 903. — Nach J. Eriksson (Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth., 1893, Bd. I, p. 537) wird durch die Kälte auch die Keimfähigkeit der Sporen gewisser *Accidiomyceten* gefördert.

5) Vgl. Wiesner, Biolog. d. Pflanzen 1889, p. 47.

**Wasserverlust.** Durch das Austrocknen wird nach A. Braun<sup>1)</sup> die Fortentwicklung der Ruhezustände von Chlamidomonas, nach Klebs<sup>2)</sup> die der Zygoten von Chlorogonium sehr befördert, und dasselbe ist nach Fr. Müller<sup>3)</sup> bei den Samen von Eichhornia und Heteranthera der Fall. Ferner scheint ein transitorisches Anwelken das Austreiben der Zwiebeln von Hyacinthus, Tulipa, der Knollen von Crocus u. s. w. zu beschleunigen. Im näheren ist aber noch nicht genügend ermittelt, in wie weit es zur Erzielung der maximalen Wirkung auf den Grad und auf die Dauer des Austrocknens ankommt<sup>4)</sup> und ob in bestimmten Fällen das Austrocknen für die Anregung der Wachstumsthätigkeit unerlässlich ist, wie es A. Braun für Chlamidomonas, Fr. Müller für die genannten Samen angeben.

Wie schon aus dem Vorstehenden zu ersehen ist, wird die Präcisirung der maassgebenden Factoren dadurch sehr erschwert, dass der physiologische Erfolg nicht nur von den augenblicklichen Aussenbedingungen, sondern auch von den vorausgegangenen Einflüssen, d. h. von dem durch diese geschaffenen Zustand (Stimmung) des Organismus abhängt. Die Induction kann zudem eine gewisse Zeit anhalten und unter Umständen sogar eine allmählich ausklingende Nachwirkung in den folgenden Generationen hervorrufen. Etwas Derartiges ist für die Cerealien und für einige andere Pflanzen bekannt, die, wenn sie aus demselben Samenmaterial erzogen werden, die Entwicklung von der Keimung bis zur Fruchtreife unter dem Einfluss eines nordischen Klimas in einer geringeren Zahl von Tagen durchlaufen, als in einem südlichen Klima. Wird dann der Samen der im Norden accommodirten Pflanze in einer südlicheren (wärmeren) Gegend ausgesät, so wird die Entwicklung im ersten Jahre schneller vollendet, bei fortgesetzter Cultur nimmt aber die Pflanze im Verlauf von 2—4 Jahren die der neuen Heimath entsprechende verlängerte Entwicklungszeit an. Ebenso bedarf es einiger Zeit, bis sich die aus dem Süden nach dem Norden übertragene Pflanze dem verkürzten Rhythmus accommodirt<sup>5)</sup>.

Ist auch anzunehmen, dass analoge Verhältnisse vielfach obwalten, so muss doch die nähere Aufklärung der gesammten Frage weiteren kritischen Studien überlassen werden. Vielleicht liegt ein Fall von Nachwirkung in den Beobachtungen Cieslar's<sup>6)</sup> vor, nach denen bei einem vergleichenden Versuch zunächst diejenigen Keimpflanzen der Fichte und Lärche langsamer wuchsen, welche aus Samen hervorgingen, die an einem kühleren Standort (im Norden oder im

1) A. Braun, Betracht. über die Erscheinung d. Verjüngung in der Natur 1850, p. 228.

2) Klebs, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1883, Bd. I, p. 340. Vgl. G. Schröder, ebenda 1886, Bd. II, p. 24.

3) Fr. Müller, Biolog. Centralbl. 1886, Bd. 6, p. 299. Vgl. auch Batalin, Bot. Centralbl. 1889, Bd. 28, p. 706.

4) Einige diesbezügliche Beobachtungen bei Schröder, l. c.

5) Von Lit. nenne ich u. a. Linsser, Unters. ü. die period. Erscheinungen der Pflanzen, Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg 1867, VII. sér., Bd. 11 und 1869, VII. sér., Bd. 13; Schübler, Die Pflanzenwelt Norwegens 1873—75; Botan. Centralbl. 1886, Bd. 28, p. 205; Nobbe, Samenkunde 1876, p. 238; Wittmack, Landwirth. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 643; 1877, Bd. 6, p. 999; Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 53.

6) Cieslar, Botan. Jahresh. 1895, p. 32.

Hochgebirge) gereift waren. Andererseits sollen nach Kienitz<sup>1)</sup> unter gleichen Aussenbedingungen die Samen der an einem kühleren Standort stehenden Individuen einer Baumart schneller keimen. Uebrigens handelt es sich in allen diesen und ähnlichen Vorgängen um einen Specialfall der Accommodation und der Nachwirkung, die vielfach und unter verschiedenen Umständen zu Stande kommen. Es ist auch bereits der Accommodation an Temperatur und an andere klimatische Factoren gedacht, durch die u. a. ein weiteres Hinausschieben des Temperaturminimums und Temperaturmaximums erreichbar ist (II, § 22, 56). Ebenso ist schon hervorgehoben, dass eine Nachwirkung des inducirten Zustandes nach sehr verschiedenartigen Reactionen zu Stande kommt, aber nicht in jedem Falle eintreten muss (II, p. 245).

Da die Pflanze je nach dem Entwicklungsstadium und der anderweitig inducirten Stimmung verschieden reagirt, da ferner bei differenten Arten ein ähnlicher Erfolg durch verschiedene Bedingungen verursacht werden kann, so lassen sich aus den Beobachtungen im Freien die maassgebenden Bedingungen öfters selbst dann nicht befriedigend ableiten, wenn der Gang und der Wechsel der klimatischen Factoren in den Hauptzügen bekannt ist. So ist auch noch nicht entschieden, ob etwa die Abkürzung der Vegetationsperiode des Getreides im Norden durch die verlängerte Tagesbeleuchtung, durch andere Factoren oder durch einen bestimmten Verlauf und Wechsel der Bedingungen veranlasst wird. Eine Entscheidung liegt auch nicht für diejenigen Pflanzen vor, die, wie *Gentiana campestris*, *Parnassia palustris*, *Calluna vulgaris* u. a. in den Hochalpen ihren sommerlichen Entwicklungszyclus schneller durchlaufen und zeitiger blühen, als in den benachbarten tiefgelegenen Standorten<sup>2)</sup>. Wenn man auch in diesem Falle sagen kann, dass die hauptsächlichste Ursache des differenten Verhaltens nicht in den wenig verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen liegen kann, so ist doch nicht einmal aufgeklärt, ob die Bedingungen für die Abkürzung der Sommerperiode schon während der verlängerten Winterruhe vorbereitet werden oder erst während der Entwicklung durch die Constellation der äusseren Factoren zu Stande kommen. Jedenfalls müssen diese Factoren immer ermittelt werden, wenn auch, wie es wenigstens zum Theil der Fall zu sein scheint, correlative Wirkungen eine Rolle spielen, indem z. B. die aitiogene Entwicklungshemmung der vegetativen Organe die Bildung der Fortpflanzungsorgane beschleunigt (II, p. 249).

Innerhalb der aitiogenen oder der zeitlich regulirten autogenen Periodicität hängt die Ausgiebigkeit der Entwicklung wiederum von den Aussenbedingungen ab, und nicht selten werden erst durch einen bestimmt gerichteten Wechsel der Aussenverhältnisse die Bedingungen für das optimale Gedeihen (das ökologische Optimum) hergestellt (II, p. 79, 92). So ist, um ein Beispiel anzuführen, aus

1) Kienitz, Botan. Unters. von N. J. C. Müller 1879, Bd. 2, p. 11.

2) Vgl. z. B. Sendtner, Flora 1834, p. 256. — Vermuthlich wird auch an solchen Pflanzen bei dem Versetzen in Tieflagen eine Nachwirkung eintreten. — Eine Verfrühung (oder Verspätung) des Blühens kann aber auch ohne eine Abkürzung der Entwicklungszeit erzielt werden, wenn durch die entsprechende Verschiebung der klimatischen Factoren die grosse Periode zeitlich verlegt wird (II, p. 261). Auf einer solchen Verschiebung dürfte es wenigstens in gewissen Fällen beruhen, dass Pflanzen mit autogener Winterruhe, die in diesem Jahre frühzeitig zum Blühen gebracht werden, im nächsten Jahre das Bestreben haben, sich frühzeitiger zu entwickeln (vgl. z. B. Bouche, Bot. Ztg. 1873, p. 613).

den Erfahrungen über Frühreiberei bekannt, dass die günstigsten Resultate erzielt werden, wenn mit der fortschreitenden Entwicklung (so wie es auch in der Natur im Frühjahr der Fall ist) die Temperatur allmählich gesteigert wird<sup>1)</sup>. Uebrigens müssen diejenigen Pflanzen, denen ein tief liegendes Temperaturmaximum zukommt, im Sommer in einen Ruhezustand verfallen (II, p. 90). Ob dieser z. B. bei *Ficaria* (wie es wahrscheinlich ist) durch die Regulation einer autogenen Periodicität, bei *Olothrix zonata* und *Hydrurus* aber nur durch die hemmende Wirkung der höheren Temperatur zu Stande kommt, ist noch nicht festgestellt.

**Temperatursummen.** Bei richtiger und allseitiger Würdigung der Beziehungen zwischen der physiologischen Thätigkeit und den Aussenbedingungen ist es selbstverständlich, dass sogar dann, wenn alle übrigen Factoren constant bleiben, das Verhältniss zwischen der Temperatur und der Entwicklungsthätigkeit des Organismus nicht durch eine einfache Formel ausgedrückt werden kann. Das ist natürlich erst recht nicht möglich, wenn, wie es in der Natur immer der Fall ist, durch den gleichzeitigen Wechsel anderer Factoren die Thätigkeit und die Reactionsfähigkeit (Stimmung) des Organismus in mannigfacher und sehr verwickelter Weise modificirt werden. Desshalb kann auch zwischen der in irgend einer Weise aus den Thermometerangaben abgeleiteten Temperatursumme und der Entwicklungszeit einer Pflanze kein constantes Verhältniss bestehen. Ein solches wird natürlich annähernd dann herauskommen, wenn der Verlauf der klimatischen Factoren sich alljährlich in einem ähnlichen Rhythmus abspielt. Wird aber z. B. die Vegetationsthätigkeit ausnahmsweise durch eine lange Trockenperiode lahm gelegt, so muss auch die Temperatursumme anders ausfallen. Wie nicht anders zu erwarten, ergeht sich denn auch bei Vergleich von Gegenden mit verschiedenartigem Klima für dieselbe Pflanze eine ungleiche Temperatursumme. Auch folgt schon aus der Thatsache, dass bei uns die verschiedenen Pflanzenarten in den aufeinanderfolgenden Jahren nicht immer in derselben Reihenfolge aufblühen, dass die Temperatursumme eine variable Grösse ist. Da derzeit über diese Sachlage in wissenschaftlichen Kreisen kein Zweifel besteht, so kann ich hier einfach auf die einschlägige Literatur verweisen, in welcher auch der Werth und die wahre Bedeutung der phänologischen Beobachtungen gewürdigt ist<sup>2)</sup>.

## § 61. Das Zustandekommen der Jahresperiode.

Bei der Aufklärung der jährlichen Periodicität ist zunächst mit der autogenen Ruhephase als mit einer gegebenen Eigenschaft zu rechnen. Damit ist aber die Frage offen gelassen, ob es sich um eine invariable, erbliche Qualität handelt, oder ob die (relative) Ruhezeit in der Curve der Entwicklungsperiode, z. B. durch continuirliche Cultur unter constanten Aussenbedingungen oder durch gewisse transitorische Einwirkungen gekürzt oder aufgehoben werden kann.

Dass die hier in Frage kommende autogene Ruheperiode zu den Eigenschaften zählt, welche eine gewisse Verschiebung zulassen, geht schon aus den

<sup>1)</sup> Vgl. Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 469; Kerner, Pflanzenleben 1887, I. Aufl., Bd. I, p. 525; Müller-Thurgau, Landwirth. Jahrb. 1885, Bd. 44, p. 903.

<sup>2)</sup> Siehe z. B. Drude, Handb. der Pflanzengeographie 1890, p. 39; Grisebach, Vegetation d. Erde 1872, Bd. I, p. 227; Köppen, Wärme u. Pflanzenwachsthum 1870, p. 54; Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 370.

in II, § 59 u. 60 mitgetheilten Thatsachen hervor. Denn wir haben nicht nur gehört, dass die Ruhezeit durch die vorausgegangenen Einwirkungen gekürzt werden kann, sondern dass es auch Culturrassen giebt, in welchen die Ruhe (unter gleichen Aussenbedingungen) nicht so lange anhält, als bei den Stammeltern (II, p. 264). Nach Volkens (II, p. 262 Anm. 1) soll sogar in der Knolle der am Kilimandscharo gebauten Kartoffel die inhärente Ruhezeit geschwunden sein, und es ist wohl möglich, dass insbesondere bei dem näheren Studium der niederen Organismen analoge Verhältnisse aufgedeckt und erzielt werden.

Nach den vorliegenden Erfahrungen kommt aber auch in unseren Holzpflanzen bei fortgesetzter Cultur in einem möglichst gleichmässigen Klima mit der Zeit eine gewisse Verschiebung und eine partielle Aufhebung der autogenen Ruhephase zu Stande. Denn in dem stets feuchten und kühlen Klima des Hochgebirges in Westjava, in dem botanischen Garten zu Tjibodas, sind *Quercus pedunculata*, *Pyrus malus* und *communis*, *Liriodendron tulipifera*, *Amygdalus communis* und verschiedene andere laubabwerfende Bäume der temperirten Zone dadurch immergrün geworden, dass die Knospen nicht gleichzeitig, sondern zu verschiedenen Zeiten austreiben, so dass dasselbe Individuum zu gleicher Zeit frühjährliche, sommerliche, herbstliche und winterliche Sprosse trägt<sup>1)</sup>. Wenn nun auch die grosse Periode der einzelnen Knospe die übliche Rhythmik einhält, so ist doch die generelle und simultane Ruhezeit der Wachstumsthätigkeit aufgegeben, die diese Bäume in ihrer Heimath einhielten und die sie in Tjibodas erst im Laufe der Jahre verloren. Da aber das Wurzelsystem bei continuirlicher Wachstums- und Functionsthätigkeit in dem Sprosssystem während des ganzen Jahres in ähnlicher Weise in Anspruch genommen ist, so wird vermuthlich in dem Wurzelsystem (das auch bei uns nur kurze Zeit das Wachstum einstellt II, p. 262) eine bestimmte jährliche Wachstumsperiodicität nicht mehr eingehalten werden. Eine endgiltige Entscheidung müssen empirische Untersuchungen bringen, die leider auch noch nicht in Bezug auf die Periodicität des Dickenwachstums im Stamme angestellt sind. Weil dieses aber in unserem Klima in inniger Correlation und Abhängigkeit zur Bildung und zur Entwicklung des Sprosssystems steht (II, § 45), so ist mit einiger Wahrscheinlichkeit zu erwarten, dass in den immergrün gewordenen und in jeder Jahreszeit sprossenden Holzgewächsen, wenigstens in dem Hauptstamm, eine bestimmte jährliche Periodicität des Dickenwachstums aufgehört hat.

In analoger Weise dürfte wohl auch erzielt sein, dass die Rebe bei Cumana (Venezuela)<sup>2)</sup> und bei Chartum (Centralafrika)<sup>3)</sup> das ganze Jahr Blüten und Früchte trägt, dass die Kirsche auf Ceylon<sup>4)</sup> zu einem immergrünen Baume

1) W. Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 266.

2) Nach A. v. Humboldt citirt bei de Candolle, Geograph. botanique 1855, Bd. I, p. 392.

3) Nach Harnier vgl. Linsser, Ueber d. period. Lebenserscheinungen 2. Abth., p. 84; Askenasy, Bot. Ztg. 1877, p. 844.

4) De Candolle, l. c. p. 394. Dass auf Java Pfirsich und Erdbeere das ganze Jahr blühend und fruchtend gefunden werden, berichtet schon Junghuhn (cit. bei Linsser, l. c.). — Ueber das Verhalten der Erdbeere und einiger anderer Pflanzen in Brasilien vgl. Fr. Müller, Botan. Jahrb. f. Systemat. u. Pflanzengeographie 1882, Bd. 2, p. 394. Dass in Ceylon der immergrün gewordene Kirschbaum, in British Guiana die



wurde. Uebrigens ist noch in keinem Falle untersucht, ob bei der Aufhebung eines generellen und simultanen Wachstumsstillstandes die Ruhezeit in der Entwicklungsperiode der einzelnen Knospe dieselbe bleibt oder verkürzt wird. Unmöglich ist es wenigstens nicht, dass bei bestimmten Pflanzen nicht nur die Ruhezeit ausfällt, sondern sogar die Bildung der Knospenschuppen unterbleibt, also eine Abkürzung der Rhythmik eingetreten ist, die durch bestimmte Eingriffe (correlative Wirkung des Entblätterns) künstlich verursacht werden kann (II, p. 168, 196).

Während die Erfahrungen auf Java u. s. w. zeigen, dass in einem genügend gleichförmigen Klima die generelle und simultane Ruhezeit aufhören kann, lehrt das Fortbestehen dieser in Madeira, dass ein jährlicher Rhythmus der Temperaturcurve selbst dann zur Erzielung der nöthigen Regulation ausreicht, wenn die Temperatur im kühlestn Monat kein Hinderniss für die Realisirung des angestrebten Wachstums ist (II, p. 260). Dasselbe geht aus den Beobachtungen K. Reiche's<sup>1)</sup> im subtropischen Klima Chiles hervor, aus welchen, ebenso wie aus den Erfahrungen auf Madeira, ersichtlich ist, dass die Regulation bei manchen Pflanzenarten leichter gelingt, als bei anderen. Denn nur so ist es zu verstehen, dass in diesen Ländern der Pfirsich<sup>2)</sup> fast zu einem immergrünen Baume geworden ist, während Eiche, Buche, Apfel u. s. w., wie schon früher (II, p. 261) erwähnt, eine lange Ruheperiode durchmachen. Ist in diesem Falle die Regulation wesentlich durch die jährliche Rhythmik der Wärmeverhältnisse verursacht, so wird vermuthlich eine analoge Regulation durch die Rhythmik anderer Factoren, in einem genügend constant temperirten Klima, also z. B. durch die Trockenperiode, veranlasst werden können<sup>3)</sup>.

Trotz der noch lückenhaften Kenntnisse lässt sich aus den Gesammterfahrungen entnehmen, dass die autogene Jahresperiodicität der in einem temperirten Klima cultivirten Pflanze aus dem Zusammengreifen der erblichen Rhythmik und der Nachwirkungen resultirt, die durch die periodische Wiederholung der aitiogenen Reactionen veranlasst werden<sup>4)</sup>. Auf diesen Reactionen und ihren Nachwirkungen beruhen, wenigstens in concreten Fällen, das Zustandekommen der simultanen Ruhe und wahrscheinlich auch die jährliche Rhythmik des Dickenwachstums und des Wurzelwachstums. Dagegen kommt den Knospen eine inhärente (erbliche) Rhythmik zu, die aber vielleicht durch

---

meisten der dort cultivirten enropäischen Obstbäume keine Früchte tragen (R. Schomburgk, Reisen in Britisch Guiana 1847, Bd. I, p. 45), ist wohl hauptsächlich eine Folge der zu hohen Temperatur (vgl. II, p. 92, 249). Natürlich kann auch eine Pflanze durch verlängerte Lebensdauer der Blätter immergrün werden, ohne dass die jährliche Ruhezeit aufgehoben ist. Vgl. u. a. G. Kraus, Bot. Centralbl. 1882, Bd. 9, p. 75.

1) K. Reiche, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 30, p. 98.

2) Nach Hartung (vgl. Askenasy, Bot. Ztg. 1877, p. 834) blühen in Madeira die Pfirsichbäume zum Theil schon im November.

3) Vgl. Schimper, l. c. p. 267.

4) Somit hat weder Grisebach (Die Vegetation d. Erde 1872, Bd. I, p. 273, 279) recht, der in der Jahresperiodicität einen rein erblichen Vorgang sieht, noch Askenasy (Bot. Ztg. 1877, p. 840), der die Jahresperiode nur durch die Aussenverhältnisse zu Stande kommen lässt. Vgl. Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 42 Anmerkung.

Combination mit der Nachwirkung der aitiogenen Regulation zeitlich verlängert (oder verkürzt) wird.

Die Existenz der Nachwirkungen folgt daraus, dass ein Baum nach dem Versetzen aus der temperirten Zone in das gleichmässige Klima Javas erst im Verlauf der Jahre immergrün wird, also nur allmählich die zuvor inducirte und nachwirkende (simultane) Rhythmik aufgiebt<sup>1)</sup>. Wird dann der Baum in die temperirte Zone zurückversetzt, so wird voraussichtlich die alte Rhythmik nur allmählich in ihrem vollen Umfange (also incl. der Nachwirkung) wieder hergestellt. Uebrigens kommt die Nachwirkung auch darin zum Ausdruck, dass ein Baum nach der Verpflanzung aus der südlichen in die nördliche Hemisphäre den bisherigen Verlauf der Jahresperiodicität beizubehalten sucht, sich also mit einem gewissen Widerstreben an die Verschiebung von Winter und Sommer accommodirt (II, p. 264).

Wenn somit die durch den Wechsel der Aussenbedingungen erzielten Reactionen und die von diesen abhängigen Nachwirkungen einen mehr oder minder hervorragenden Antheil an dem Zustandekommen der jährlichen Periodicität haben, so ist andererseits der Ursprung derjenigen Rhythmik, die sich unter constanten Aussenbedingungen dauernd erhält, ebenso unbekannt, wie der Ursprung eines anderen Abschnittes der specifischen (erblichen) Entwicklungsperiode. Mag man zunächst geneigt sein, die Entstehung dieser Ruhezeit auf eine erbliche Fixirung der Wachsthumshemmung zurückzuführen, die seit undenklichen Zeiten in jedem Winter durch die Aussenverhältnisse bewirkt wurde, so sprechen doch andere Erwägungen gegen eine solche Auffassung. Denn einmal sind, trotz der stetigen Wiederholung der Reaction, selbst diejenigen rhythmischen Vorgänge nicht erblich fixirt, die mit einer Nachwirkung ausklingen<sup>2)</sup>, und weiter ist vielen Pflanzen der gemässigten Zone keine autogene Winterruhe beigebracht worden. Ferner führen viele Pflanzen eines gleichmässigen Klimas eine ähnliche Jahresrhythmik aus, wie es Eiche, Birne und andere Pflanzen thun, nachdem sie in Java immergrün geworden sind. Neben diesen immergrünen, also zu jeder Zeit treibenden Gewächsen giebt es aber in Java u. s. w. auch solche, die zeitweise die Gesamtheit ihrer Blätter abwerfen und sich nach einiger Zeit von neuem belauben<sup>3)</sup>. Da dieser Blattwechsel von den neben einander stehenden Individuen zu verschiedener Zeit ausgeführt wird, so ist damit erwiesen, dass diese Rhythmik nicht durch den Wechsel der Aussenbedingungen, sondern durch das selbstregulatorische Walten veranlasst wird, durch das in diesem Falle (im Gegensatz zu einer Holzpflanze, deren Zweige sich ungleichzeitig belauben) ein einheitliches Verhalten aller Zweige und Knospen eines Baumes erzielt wird.

**Innere Ursachen.** — In allen Fällen, in welchen im Verlauf der Entwicklungsperiode zeitweise eine Hemmung oder Förderung der Wachsthumsthätigkeit eintritt, ist natürlich nach den Mitteln und Wegen zu fragen, mit deren Hilfe und Ausnutzung die selbstregulatorisch arbeitende Pflanze ihr Ziel erreicht. Leider ist eine klare Einsicht weder in Bezug auf die jährliche Periodicität, noch in Bezug auf anderweitige relative Ruhephasen gewonnen,

1) W. Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 266.

2) Ueber das analoge Verhalten der Jahresperiode vgl. II, § 58.

3) W. Schimper, l. c. p. 264.

die sich im Verlaufe der Ontogenese einstellen. Aus den allgemeinen Erörterungen über dieses Thema (II, § 46, 52, 53), auf die hier zu verweisen ist, geht indess hervor, dass die Pflanze auch in diesem Falle mit verschiedenen Mitteln und Combinationen arbeitet. Wie früher (l. c. p. 223) hervorgehoben ist, spielen aber offenbar chemische Einflüsse eine grosse Rolle. Es ist also anzunehmen, dass auch in der autogenen Jahresperiodicität die Bildung und die Beseitigung von Stoffwechselproducten zur Regulation der Wachsthumsbefähigung nutzbar gemacht wird, und dass überhaupt durch die Stoffwechselthätigkeit in verschiedener Weise, direct oder indirect, die Hemmung des Wachsthum, sowie die Aufhebung der Hemmung, d. h. die Förderung des Wachsthum veranlasst wird. Thatsächlich ist ohne Stoffwechselthätigkeit keine vitale Thätigkeit, also auch keine Selbstregulation und keine Veränderung der Constellationen möglich.

Wie früher (II, Kap. VI und VII) gezeigt ist, kann die Wachsthumfähigkeit der Zelle und der Organe sowohl durch äussere, als durch innere Reize modificirt und somit auch derartig herabgesetzt werden, dass das Wachsthum zeitweise oder dauernd verlangsamt ist oder still steht, obgleich die besten Ernährungsbedingungen vorhanden sind. Durch eine derartige interne (selbstregulatorische) Modification der Wachsthumfähigkeit, nicht aber durch den Mangel an geeigneter Nahrung, wird auch der Verlauf der autogenen jährlichen Wachsthumperiodicität und der Eintritt der Ruhephase in dieser regulirt. Denn dass den ruhenden Zellen eine genügende Menge von Nahrung zur Verfügung steht, ergeben nicht nur der Augenschein, sondern auch die Wundreactionen, die zeigen, dass eine von der Zelle angestrebte intensive Athmungs- und Wachsthumsthatigkeit (Callusbildung etc.) ausführbar sind (II, p. 265). Ferner lehren diejenigen Reactionen, die in vielen Pflanzen bei Erwärmung und Abkühlung eintreten, dass während der ganzen Ruhezeit in Knospen, Zweigen, Rhizomen u. s. w. die Fähigkeit vorhanden ist, aus Stärke Zucker zu bilden und aus diesem die Stärke zu regeneriren (I, p. 314, 619). Es ist also eine Verkennung der Sachlage, wenn H. Müller-Thurgau<sup>1)</sup> und Sachs<sup>2)</sup> annehmen, die Winterruhe werde nicht durch die Modification der Wachsthumsbefähigung, sondern direct durch den Mangel an verwendbarer Nahrung (also durch einen Hungerzustand, nicht durch eine Reizwirkung der Nahrung) bewirkt (vgl. II, p. 202). Denn auf das kommt es hinaus, wenn Sachs die Aufhebung der Winterruhe durch die allmähliche Production von Enzymen und die durch diese bewirkte Schaffung von verwendbarer Nahrung zu Stande kommen lässt und wenn nach Müller-Thurgau das Erwachen der ruhenden Kartoffelknolle durch die Entstehung von Zucker verursacht sein soll. Bei der untrennbaren Verkettung von Wachsthum und Stoffwechsel (I, § 4; II, § 4) ist naturgemäss mit der Wiederaufnahme der Wachsthumsthatigkeit, gleichviel wie diese veranlasst wird, eine Steigerung der Stoffwechselthätigkeit zu erwarten. Durch die Steigerung der Stoffwechselthätigkeit wird aber, wie die erwähnten Wundreactionen lehren, nicht nothwendig die Aufhebung der Wachsthumruhe bewirkt. In wie weit etwa in der Regulation der Jahresperiode die Reizwirkung durch Nährstoffe oder besondere Stoffe eine Rolle spielt, ist zur Zeit nicht zu sagen.

**Jahresringe.** Ebenso wenig wie die Ursachen, durch welche selbstregulatorisch Hemmung und Beschleunigung erzielt werden, sind uns die Mittel

1) H. Müller-Thurgau, Landwirthsch. Jahrbüch. 1883, Bd. 14, p. 884.

2) J. Sachs, Vorlesung. über Pflanzenphysiolog. 1887, II. Aufl., p. 347.

bekannt, durch welche die formative Thätigkeit und der Wechsel dieser im Verlauf der Ontogenese regulirt werden (II, Kap. VII). Zu diesen formativen Vorgängen zählt auch die anatomische Differencirung und somit als ein Specialfall die Veränderung der anatomischen Ausgestaltung, die sich alljährlich während des Verlaufes des Dickenwachsthums in dem Jahresringe des Stammes u. s. w. vollzieht und durch welche die bekannte anatomische Verschiedenheit von Früh-, Folge- und Spätholz geschaffen wird<sup>1)</sup>.

Diese Veränderung der Bildungsthätigkeit innerhalb des Jahreszuwachses steht, wie auch die Periodicität des Dickenwachsthums (II, p. 270), in innigster Beziehung und Abhängigkeit zu der Gesamthätigkeit, also zu der Modification der Wachstums- und Bildungsthätigkeit und der übrigen Functionen im Verlaufe der Entwicklungsperiode. Das folgt schon aus der wiederholt berührten correlativen Verkettung, und wird ferner anschaulich dadurch demonstrirt, dass die Bildung des Frühholzes nochmals beginnt, dass also mehr oder weniger deutlich ein zweiter Jahresring entsteht, wenn durch das Entblättern eines Baumes im Frühjahr neue Bedingungen geschaffen werden und eine nochmalige Belaubung veranlasst wird (vgl. II, p. 196)<sup>2)</sup>. Somit wird die sich jährlich wiederholende Aenderung im Bau des Jahresringes wesentlich durch die correlativen (functionellen) Wechselwirkungen, also durch einen Complex von Factoren regulirt, den wir zur Zeit nicht exact zu zergliedern vermögen. Ohnehin ist eine befriedigende Lösung des Problems erst dann zu hoffen, wenn die Ursachen aufgeklärt sind, durch welche in der Pflanze die spezifische Gewebedifferencirung, und also auch veranlasst wird, dass von den äquipotentiellen Meristemzellen, je nach der Lage und der Inanspruchnahme, die eine sich z. B. zu einer Holzfaser entwickelt, die andere zur Bildung einer Trachee verwandt wird (II, Kap. VIII).

Auf Grund dieser Erwägungen lässt sich also voraussagen, dass keine der zahlreichen Theorien richtig sein kann, in welchen ein Erfolg, der sich als das Resultat verwickelter und veränderlicher Verhältnisse ergibt, auf einen einzelnen Factor geschoben wird. Ich beschränke mich deshalb auf eine kurze Andeutung des Wesens dieser unzureichenden Theorien<sup>3)</sup>. Auch sei nur beiläufig erwähnt, dass bei der Interpretation der Experimente öfters vergessen wurde, dass ein formal ähnlicher Erfolg auf verschiedene Weise zu Stande kommen kann, dass

1) Anatomisches bei de Bary, *Anatom.* 1877, p. 490, 545; Haberlandt, *Physiol. Anatom.* II. Aufl., 1896, p. 543.

2) de Bary, l. c. p. 529; Kny, *Verhandlg. d. bot. Vereins der Provinz Brandenburg* 1879; Jost, *Bot. Ztg.* 1893, p. 145; M. Büsgen, *Waldbäume* 1897, p. 93. — Gewisse anatomische Differenzen in den Zuwachsschichten treten vielfach auch in tropischen Bäumen auf, wenn sich in der Entwicklungsperiode eine Ruhezeit oder eine Veränderung der Gesamthätigkeit einstellt. — Eine Art von Jahresringbildung ist u. a. auch bei einigen in die Dicke wachsenden Rhodophyceen zu finden. Jönsson, *Beiträge z. Kenntniss d. Dickenwachsthums der Rhodophyceen* 1894, p. 34 (*Sep. aus Lunds Univ. Årsskr. Bd. 27*) u. die hier cit. Lit.

3) Die Literatur findet sich zusammengestellt bei Fr. Schwarz, *Physiol. Unters. über Dickenwachstum und Holzqualität von Pinus sylvestris* 1899, p. 235; L. Montemartini, *Accrescimento delle piante* 1897, p. 47 (*Sep. aus Atti d'istituto botanico d. Pavia*). — Auf Einzelheiten, wie z. B. auf die Excentricität der Jahresringe und die verschiedenen Ursachen, durch welche diese entsteht, gehe ich nicht ein. Vgl. z. B. Fr. Schwarz, l. c. p. 164; R. Hartig, *Centrbl. f. d. gesammte Forstwesen* 1899, Heft 7.

also aus der Verkleinerung der Zellen bei Wassermangel, Nahrungsmangel, mechanischem Widerstand u. s. w. nicht zu entnehmen ist, durch welche Combination von Factoren die Abnahme des Durchmessers der Spätzellen (Herbstholzzellen) im Baume verursacht wird.

Die Ansicht von Sachs<sup>1)</sup> und de Vries<sup>2)</sup>, nach der die Abnahme des radialen Durchmessers der Herbstholzzellen rein mechanisch durch die allmähliche Steigerung des Rindendruckes bewirkt werden soll, wird dadurch hinfällig, dass, wie Krabbe<sup>3)</sup> zeigte, die vorausgesetzte Steigerung des Rindendruckes nicht existirt. Zudem müsste der reale Rindendruck sehr ansehnlich erhöht werden, wenn er eine nennenswerthe Hemmung des Dickenwachsthums erzielen soll (II, § 35, 18). Ferner ist die neuerdings von Fr. Schwarz<sup>4)</sup> vertretene Annahme nicht erwiesen, dass der Uebergang von der Frühholz- zu der Spätholzbildung vornehmlich durch Reizwirkungen veranlasst wird, die von dem Rindendruck und überhaupt von der mechanischen Inanspruchnahme ausgelöst werden. Da aber diese Factoren constant sind oder sich doch nicht in einem bestimmten Rhythmus ändern, so sieht sich ohnehin Fr. Schwarz veranlasst, andere Factoren mit in Betracht zu ziehen und die Hypothese aufzustellen, dass sich in der Pflanze das Reactionsvermögen im Verlaufe der sommerlichen Vegetationszeit ändere.

R. Hartig<sup>5)</sup>, sowie A. Wieler<sup>6)</sup> sehen in dem Uebergang von Früh- zu Spätholz den Erfolg der veränderten Ernährungsverhältnisse. Nach Hartig kommt aber das Spätholz, nach Wieler gerade das Frühholz durch die bessere Ernährung zu Stande. Beide Autoren zogen bereits auch den wechselnden Wassergehalt des Stammes (I, § 40) in Betracht, der nach Lutz<sup>7)</sup> die entscheidende Ursache für den Wechsel von Früh- und Spätholz sein soll. Ferner sucht Russow<sup>8)</sup> die ansehnlichere Vergrößerung des Durchmessers der Frühholzzellen durch die Annahme einer höheren Turgorspannung zu erklären, die aber nach Wieler<sup>9)</sup> im Frühjahr thatsächlich nicht höher ist als im Herbst.

Auch für die Ansichten von G. Haberlandt<sup>10)</sup>, Strasburger<sup>11)</sup>, R. Hartig<sup>12)</sup>, die differente Ausgestaltung von Früh- und Spätholz werde durch die Wasserbewegung (den Transpirationsstrom) veranlasst und regulirt, sind keine beweisenden Argumente beigebracht. Offenbar kommt aber diesem Factor nur eine accessoriale Bedeutung zu, da die Anlage und Differencirung der Gefässbündel durch die Wasserbewegung nicht verursacht, wohl aber durch die Inanspruchnahme gefördert wird (II, § 34).

1) J. Sachs, Lehrb. d. Botanik I. Aufl., 1868, p. 409.

2) H. de Vries, Flora 1872, p. 244; 1875, p. 97; 1876, p. 2; De l'influence d. l. pression s. l. structure d. couches ligneuses 1876.

3) G. Krabbe, Sitzungsber. d. Berlin. Akad. 1882, p. 1125; Wachstum d. Verdickungsringes u. der jungen Holzzellen 1884, p. 57, 69 (Sep. a. Abhandlg. der Berliner Akad.).

4) Fr. Schwarz, l. c. p. 365.

5) R. Hartig, Unters. a. d. forstbotan. Institut zu München 1880, I, p. 148; Holz d. Nadelbäume 1883, p. 34, 403.

6) A. Wieler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1887, Bd. 18, p. 129; Tharander Forstl. Jahrb. 1892, Bd. 42, p. 216; 1897, Bd. 47, p. 172.

7) K. G. Lutz, Beitr. z. wiss. Bot. von Fünfstück 1895, Bd. I, p. 80. Auf das Unzureichende dieser Erklärung wurde hingewiesen von Jost, Bot. Ztg. 1893, p. 118.

8) Russow, Sitzungsber. d. Dorpater naturforsch. Gesellschaft 1884, p. 41.

9) Wieler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1887, Bd. 18, p. 80.

10) G. Haberlandt, Physiolog. Anatom. I. Aufl., 1884, p. 371; Ber. d. Bot. Ges. 1895, p. 337.

11) E. Strasburger, Bau u. Verrichtung d. Leitungsbahnen 1894, p. 949.

12) R. Hartig, Forstl. naturw. Zeitschrift 1894, III, p. 174.

## § 62. Das Abstossen der Blätter und anderer Organe.

Es gehört zu den Aufgaben der Pflanze, im Verlaufe ihres Entwickelungsganges einzelne Theile im lebenden Zustand oder erst nach dem Absterben abzustossen. Im lebenden Zustand werden u. a. Samen, Sporen, überhaupt alle diejenigen Organe abgetrennt, die als Vermehrungsmittel oder zu Functionen dienen, die an das Leben gekettet sind<sup>1)</sup>. Das ist z. B. bei dem Blütenstaub, den Samenfäden u. s. w. der Fall, und bei *Vallisneria* wird sogar zur Ermöglichung der Befruchtung die männliche Blüthe losgelöst und hierdurch das Aufsteigen nach der Oberfläche des Wassers verursacht. Aber auch Organe, die ihre Rolle im Dienste des Lebens ausgespielt haben, werden vielfach noch lebend oder vor dem völligen Absterben abgestossen. So ist es bei den Laubblättern vieler Holzpflanzen, gleichviel ob jene schon im ersten Jahre oder nach mehrjähriger Dauer abfallen. Auch die Blumenblätter, die Staubfäden, die nicht befruchteten Blüten sind nicht selten noch turgescent, wenn sie sich von der Mutterpflanze ablösen<sup>2)</sup>.

Damit ein Organ, das anfangs fest mit der Mutterpflanze verbunden ist, sich späterhin an einer bestimmten Stelle trennt und durch das eigene Gewicht oder durch einen geringen äusseren Anstoss abfällt, muss nothwendigerweise die Pflanze selbstthätig die Bedingungen für die Separirung schaffen und vorbereiten. So kommt es, dass ein junges Blatt, ein unreifer Apfel u. s. w. eine sehr ansehnliche Last tragen und dass der zum Abreissen hinreichende Zug in dem reifenden Apfel und in dem alternden Blatte allmählich abnimmt. Durch die Lockerung des Gewebeverbandes wird auch erreicht, dass sich Gewebespannungen endlich ausgleichen, dass also z. B. die Kapseln von *Impatiens* u. s. w. mit einer Schnellbewegung aufspringen (II, Kap. XII). Das geschieht indess nicht bei Tödtung der unreifen Frucht von *Impatiens*, und ebensowenig fallen die jugendlichen Blätter ab, wenn sie z. B. durch das schnelle Welken und Austrocknen eines abgeschnittenen Zweiges getödtet werden. Allerdings werden auch die Blätter u. s. w., die vor der physiologischen Vorbereitung des Abfallens absterben, allmählich durch Wind und andere mechanische Eingriffe abgerissen. Auf diese Weise werden bekanntlich auch dürre Zweige entfernt, jedoch wird in bestimmten Fällen durch actives Abstossen von

1) Hierher gehört auch die Trennung der Zellen bei Bacterien und anderen Asomatophyten.

2) Literatur: Mohl, Bot. Ztg. 1860, p. 1, 273; Hofmeister, Allgem. Morphol. 1868, p. 534; Wiesner, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1874, Bd. 64, Abth. I, p. 465; Biologie 1889, p. 67; R. v. Höhnel, Ueber d. Ablösungsvorgang d. Zweige einiger Holzgewächse 1878 (Sep. a. Mitth. d. forstlich. Versuchswesen in Oesterreich); Bretfeld, Jahrb. f. wiss. Bot. 1880, Bd. 12, p. 133; C. Reiche, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 684 (Blüthen); H. Molisch, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1886, Bd. 96, I, p. 148; M. Dahmen, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 476 (Samen); M. Büsgen, Bau und Leben unserer Waldbäume 1897, p. 49, 148; E. Fouilloy, Rev. général. d. Botan. 1899, Bd. 11, p. 304 (Blätter). — Ueber Laubwechsel bei Meeresalgen vgl. z. B. Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 835 u. die dort citirte Lit. — Ueber Stoffwanderung in abfallenden Blättern vgl. Bd. I, p. 615.

Zweigen (oder Knospen) für Lichtung des Zweigsystems (für Reinigung des Baumes) gesorgt<sup>1)</sup>.

Die dürrn Aeste, die nicht abfallenden Blätter vieler krautigen Pflanzen sind zugleich Beispiele dafür, dass nicht in allen Fällen ein Abstossen activ vorbereitet wird. Das geschieht z. B. auch nicht an dem fortwachsenden Rhizome, dessen ältere Theile absterben und durch Fäulniss und Verwesung zu Grunde gehen. Eine solche Zerstörung erfährt, wie an hohlen Bäumen zu ersehen ist, zuweilen auch das Kernholz, das normalerweise zur Festigung des Baumes conservirt wird. In diesen und anderen Fällen, in welchen abgestorbene Theile (z. B. die Tracheen) mechanische oder andere Functionen in Verbindung mit dem Lebendigen und im Dienste dieses zu vollbringen haben, ist natürlich eine active Abstossungsthätigkeit nicht zu erwarten (I, § 4).

Die partielle oder totale Trennung von Zellen wird, wie früher (II, § 13) kurz besprochen ist, im allgemeinen dadurch vorbereitet und ermöglicht, dass die Mittellamelle der Zellwand in lösliche oder quellende Producte verwandelt wird. Dieses Mittel wendet die Pflanze ebenfalls an, um das Abstossen von Blättern, Früchten, Conidien etc. zu erzielen. Das Wesen der Sache wird nicht davon berührt, dass die Vorbereitung und der Verlauf der Trennung zuweilen mit besonderen Operationen verknüpft sind. So tritt, wie seit Mohl (l. c.) bekannt ist, bei Blättern und bei manchen Früchten in den ruhenden Zellen der prädestinirten Ablösungszone eine nochmalige Wachstums- und Vermehrungsthätigkeit ein, durch welche die Zellen geschaffen werden, in denen sich die Trennung vollzieht. Nachdem diese in den lebendigen Zellen vollbracht war, fand Mohl (l. c. p. 5) die Gefässbündel des Blattstiels von *Catalpa* noch unzerrissen vor. Nach Wiesner (l. c. p. 505) scheint jedoch in gewissen Fällen durch die Wachstumsenergie eine Zerreißung des Gefässbündels in der Trennungszone bewirkt zu werden<sup>2)</sup>. Dass eine derartige Zerreißung nicht allgemein eintritt, beweisen schon die Blätter, die, wie diejenigen mancher Individuen der Buche, Eiche etc., nach dem Absterben und Austrocknen zunächst am Baume bleiben und erst allmählich durch den Wind und andere mechanische Eingriffe abgerissen werden. Zu den mechanischen Effecten gehört auch das Gefrieren (II, § 66—68), durch das bei *Robinia*, *Aesculus*, *Fraxinus* und anderen Pflanzen das Abstossen derart beschleunigt wird, dass nach der ersten Frostnacht zuweilen die Gesammtheit der noch nicht abgestorbenen Blätter vom Baume fällt.

Die Einleitung der zur Abtrennung führenden vitalen Operationen ist, wie schon Mohl richtig erkannte, nicht an die Bildung einer Korkschiicht gekettet, die sich zuweilen schon vor, zumeist aber erst nach der Vollendung der Trennung einstellt<sup>3)</sup>. Dieses Verhalten bei der activen Trennung (vgl. bei *Bacterien* etc.) schliesst nicht aus, dass in anderen Fällen die Verkehrshemmung durch die Korkschiicht benutzt wird, um bestimmte Gewebe und Organe zum Absterben zu bringen und dadurch das mechanische Abreißen und Absprengen vorzubereiten.

1) Büsgen, l. c. p. 49.

2) Ueber Zerreißungen durch Wachstumsenergie vgl. II, p. 39.

3) Vgl. Mohl, Bretfeld, l. c., L. Staby, *Flora* 1886, p. 113. — Ueber traumatische Reactionen siehe II, § 38.

Das active Abstossen ist natürlich immer von den Aussenbedingungen abhängig und wird, wie schon Mohl erkannte, vielfach durch ungewöhnliche Verhältnisse und Inanspruchnahme beschleunigt<sup>1)</sup>. Eine solche Beschleunigung des Blattfalls wird z. B. durch unzureichende Beleuchtung<sup>2)</sup>, aber auch durch ungenügende Wasserversorgung und durch zu hohe Temperatur herbeigeführt. Nicht selten wird aber besonders durch den plötzlichen Wechsel der Aussenbedingungen ein frühzeitiges Abwerfen der Blätter hervorgerufen, das aus naheliegenden Gründen zuerst die älteren Blätter trifft. So wird offenbar in erster Linie durch den Wechsel der Transpiration (d. h. durch veränderte Inanspruchnahme) bewirkt, dass *Coleus*, *Impatiens sultani*, *Goldfussia anisophylla* und manche andere Pflanzen einen Theil der Blätter abwerfen, wenn sie aus einem feuchten Gewächshaus in die trockenere Luft eines Zimmers oder aus diesem in ein Gewächshaus gebracht werden<sup>3)</sup>. Jedoch kann ein ähnlicher Erfolg auch durch den plötzlichen Wechsel der Temperatur, der Beleuchtung u. s. w. verursacht werden. Ferner lehren die Erfahrungen an der Wurzel von *Azolla*, dass das Abstossen durch sehr verschiedenartige Factoren hervorgerufen wird<sup>4)</sup>. Dass es sich in diesen Fällen um eine Reizwirkung handelt, die durch den schnellen Uebergang ausgelöst wird, geht daraus hervor, dass das Abfallen unterbleibt, wenn durch einen allmählichen Uebergang den Pflanzen ermöglicht ist, sich den veränderten Verhältnissen zu accommodiren.

Aus alledem ist zu ersehen, dass das Abstossen sowohl durch eine dauernde, als auch durch eine transitorische, ungewöhnliche Inanspruchnahme (functionelle Störung) veranlasst werden kann. Desshalb ist es verständlich, dass das Abfallen (und Absterben) von Blättern auch bei Entziehung der Kohlensäure (II, p. 115), überhaupt bei Verhinderung der normalen functionellen Thätigkeit zu Stande kommt. Hierdurch wird in Verbindung mit den correlativen Beziehungen u. a. auch das Abfallen der unbefruchteten Blüten, sowie der ihrer Lamina beraubten Blattstiele und, bei manchen Pflanzen, des Internodiumstummels veranlasst (II, p. 203).

Die Trennung kann also, wie auch aus der Berücksichtigung der Algen, Pilze, Bacterien hervorgeht, durch verschiedene äussere und innere Factoren und Constellationen veranlasst werden. Zur mechanischen Ausführung bedarf es aber keiner anderen Mittel als derjenigen, die in der Pflanze sehr häufig zur partiellen oder totalen Spaltung von Zellwänden benutzt werden (II, § 13; I, § 84). Freilich vermögen wir zur Zeit nicht zu sagen, ob und in wie weit das Ziel etwa durch die Wirkung von Enzymen, in Verbindung mit anderweitigen Processen erreicht wird. Bei diesen Vorgängen mögen gelegentlich auch organische Säuren eine Rolle spielen, jedoch ist sicherlich die Vermuthung Wiesner's (l. c.) unzutreffend, nach welcher der herbstliche Blattfall einfach durch die Zunahme der organischen Säuren gegen Ende des Sommers bewirkt wird.

1) Vgl. Mohl, Wiesner, Molisch, l. c.

2) Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 232; Molisch, l. c. p. 461.  
— Vgl. Bd. I, p. 343.

3) Aehnlich wirkt nach Schimper (Indomalayische Strandflora 1894, p. 22) auch das Begiessen mit Salzwasser.

4) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1886, Bd. II, p. 243.



## Kapitel X.

### Widerstandsfähigkeit gegen extreme Einflüsse.

#### Abschnitt I.

#### § 63. Allgemeines.

Das individuelle Leben ist zeitlich begrenzt und demgemäss stirbt eine *Sequoia gigantea*, die über 4000 Jahre alt wird, endlich ebensogut ab, wie die somatischen Theile einer einjährigen Blütenpflanze oder eines Schimmelpilzes, die ihren Entwicklungszyclus in einigen Monaten oder in einigen Tagen durchlaufen. Die Lebensdauer ist aber stets von den äusseren Bedingungen abhängig, durch die, bei extremer Einwirkung in der Natur und im Experiment, ein jäher Tod herbeigeführt oder ein allmähliches Absterben veranlasst wird. Andererseits wird eine Verlängerung der Lebensdauer durch die äusseren Verhältnisse erzielt (II, p. 247), wenn sich die Pflanze in niedriger Temperatur entwickelt oder wenn man den Samen für kürzere oder längere Zeit in Trockenstarre versetzt und durch diese Inactivirung die Zeitdauer prolongirt, die von der Befruchtung der Eizelle bis zum Entwicklungsabschluss des Individuums verstreicht. Sind aber nicht alle Functionen zum Stillstand gebracht (wie das der Fall ist, wenn einzelne Thätigkeiten durch Sauerstoffmangel, Chloroformiren, höhere Temperatur u. s. w. sistirt oder modificirt werden, I, p. 580; II, p. 77), so hat eine jede ernstliche functionelle Störung, mag sie durch äussere oder innere Factoren verursacht sein, mit der Zeit eine Benachtheiligung und Schädigung der Pflanze zur Folge, die endlich absterbt, wenn diese Störung intensiv genug ist und genügend lange anhält.

Eine derartige Schädigung bezw. Tödtung tritt also immer ein, sobald eine oder einige der formalen Bedingungen in einem supraminimalen oder supra-maximalen Maasse geboten sind, oder sobald durch die Einwirkung irgend eines anderen Agens eine genügende Benachtheiligung verursacht wird (vgl. II, § 39). So stirbt z. B. die Pflanze ab, wenn sie dauernd in einem ungenügenden Turgescenzzustand oder bei voller Turgescenz in einer Temperatur gehalten wird, die höher als das Maximum oder niedriger als das Minimum der Wachstumstemperatur liegt. Ausserdem wird durch die unzureichende Versorgung mit Sauerstoff (II, § 400) oder mit Nahrung (oder auch mit einem einzelnen Nährstoff) (I, p. 549, 598) endlich der Tod herbeigeführt, der demgemäss auch eintritt, wenn der auf die Kohlensäureassimilation angewiesenen Pflanze dauernd das Licht entzogen ist. Ferner wird bei zu hoher Concentration durch Nährstoffe oder durch andere Körper das Wachsthum und die Existenz der

Pflanze unmöglich gemacht (II, § 33). Zudem wird schon bei geringerer Concentration durch gewisse Nährstoffe und durch viele unnöthige Stoffe eine schädigende Wirkung ausgeübt. Ich erinnere nur daran, dass Sauerstoff, sowie Kohlensäure bei Ueberschreitung einer gewissen Partiärpressung den Tod herbeiführen (II, § 100, 104), dass freie Säuren und Alkalien, sowie Eisensalze und viele andere Stoffe schon in geringerer Dosis giftig wirken (II, § 72—74).

Natürlich ist immer eine gewisse Intensität der Einwirkung nothwendig, um ein Absterben herbeizuführen, das z. B. nicht eintritt, wenn eine schlecht ernährte oder bei niedriger Temperatur gehaltene Pflanze kümmerlich vegetirt. Hält man aber eine Pflanze in einer Temperatur, die nur wenig das auf die Dauer zulässige Maximum überschreitet, so beobachtet man, dass das Wachstum erst nach einiger Zeit zum völligen Stillstand kommt, dass also allmählich die functionelle Thätigkeit nachlässt, und dass endlich an dem einzelnen Organe oder an der ganzen Pflanze die Symptome der Schädigung und des Absterbens auftreten. So lange diese Schädigung nicht zu weit fortgeschritten ist, wird nach der Rückkehr in normale Aussenbedingungen allmählich der krankhafte Zustand überwunden, und mit der fortschreitenden Erholung wird dann auch die Wachstumsthätigkeit wieder aufgenommen. Ein analoger Erfolg wird ebenso durch Mangel von Nahrung, durch Gifte oder durch beliebige andere benachtheiligende Einwirkungen erzielt. Da man es aber in der Hand hat, z. B. durch eine geringe oder ansehnliche Ueberschreitung des Temperaturmaximums eine langsame, schnellere oder plötzliche Vernichtung des Lebens herbeizuführen, so lässt sich nicht in allen Fällen eine scharfe Grenze zwischen dem allmählichen Absterben und der unvermittelten Tödtung ziehen.

Wie die gesammte Reactionsfähigkeit, ist auch die Widerstandsfähigkeit der Pflanzenarten specifisch verschieden. Es ergibt sich dieses schon aus den früheren Mittheilungen, dass gewisse Pflanzen bei einer Temperatur wachsen, in der andere Arten sofort getödtet werden (II, § 22), dass die anaeroben Organismen schon bei sehr geringer, viele aerobe Pflanzen aber erst bei einer hohen Partiärpressung des Sauerstoffes absterben (I, § 104; II, § 34), dass bestimmte Pflanzen in concentrirten Nährlösungen leben, die andere Organismen nicht vertragen (I, p. 445; II, § 33). Ferner giebt es Pflanzen, die leicht erfrieren oder durch einen ansehnlichen Wasserverlust zu Grunde gehen, während andere die stärkste Temperaturerniedrigung oder das völlige Austrocknen aushalten. Während aber bei Moosen und Flechten die ganze Pflanze das Austrocknen verträgt, kommt diese Eigenschaft bei den Phanerogamen nur den Samen und bei vielen Pilzen nur den Sporen zu. Eine Aenderung der Resistenz mit der Entwicklung tritt uns u. a. auch bei unseren Holzpflanzen entgegen, deren Knospen die Winterkälte aushalten, während die in Entfaltung begriffenen und entfalteten Blätter zum Theil leicht erfrieren.

Uebrigens ergeben sich diese und andere allgemeine Gesichtspuncte schon aus den früheren Betrachtungen über die Bedeutung der äusseren Factoren für das Pflanzenleben (vgl. II, § 20). Es sei desshalb nur noch kurz darauf hingewiesen, dass die Widerstandsfähigkeit auch von den vorausgegangenen Culturbedingungen, sowie von den übrigen Aussenfactoren, also von der Stimmung des Organismus, ferner nicht nur von der Dauer der Einwirkung, sondern auch

von der Schnelligkeit des Wechsels und von der Wiederholung der Inanspruchnahme abhängt. Besonders auffallend ist dieses darin ausgesprochen, dass die Resistenz von Samen, Sporen, Moosen etc. gegen Kälte, Alkohol, Gifte u. s. w. im ausgetrockneten Zustand sehr erhöht ist (II, § 70). Ausserdem kann die giftige Wirkung eines Körpers durch den gleichzeitigen Einfluss eines anderen Stoffes (Gegengiftes) abgeschwächt werden. Ferner sind die Pflanzen je nach dem Standort, also nach den vorausgegangenen Culturbedingungen in verschiedenem Grade resistent gegen Kälte (II, § 66).

Eine Schädigung durch den plötzlichen Wechsel wird in auffälliger Weise dadurch demonstirt, dass Pilze u. s. w. bei schneller Verdünnung der concentrirten Nährlösung zerplatzen, bei allmählicher Verdünnung aber nicht geschädigt werden (II, § 74). Auch findet bei einer allmählichen Steigerung der Inanspruchnahme eine derartige Accommodation statt, dass die Pflanze einen mechanischen Zug (II, § 36), Concentrationen der Nährlösung, Quantitäten eines Giftes, Temperaturgrade u. s. w. aushält, denen sie zuvor nicht gewachsen war. Eine Wiederholung des Wechsels kann allerdings unter Umständen schädlich wirken, da, wie die Erfahrung lehrt, gewisse Pflanzen wohl ein einmaliges, aber nicht ein wiederholtes Gefrieren und Aufthauen vertragen. Offenbar wird durch die wiederholte Inanspruchnahme eine Schwächung des Organismus erzielt und es ist auch zu erwarten, dass der in irgend einer Weise geschwächte Organismus minder resistent ist.

Da der tödtliche Einfluss eines Agens nicht nur von der Dauer der Einwirkung, sondern auch von verschiedenen Umständen abhängt, so ist die Lage des Ultramaximums<sup>1)</sup>, ebenso wie die des Maximums und Minimums nicht genau fixirt und immer nur bedingungsweise bestimmbar (vgl. II, p. 79). Dasselbe gilt für das Ultraminimum, von dem z. B. nicht die Rede sein kann, wenn eine Pflanze durch Temperaturerniedrigung oder durch Wasserverlust überhaupt nicht geschädigt wird, und wenn es sich um ein nicht nothwendiges Agens handelt.

Ein völliges Erlöschen aller vitalen Thätigkeit tritt übrigens in der wasserdurchtränkten Pflanze erst mit dem Tode ein. Denn wenn auch die Wachstums- und Bewegungsthätigkeit und andere Partialfunctionen sistirt sind, so kommt doch in der dem Absterben entgegengehenden Pflanze die Athmungsthätigkeit (also die Stoffwechelthätigkeit) erst zum Stillstand, nachdem das Leben erloschen ist. So weit bis jetzt bekannt, ist aber das Leben einer Pflanze durch das Zurückbringen in normale Verhältnisse zumeist schon dann nicht mehr zu retten, wenn unter dem benachtheiligenden Einfluss (supramaximale Temperatur, Aetherwirkung u. s. w.) die Athmung auf ein Minimum reducirt oder auch nur erheblich zurückgegangen ist<sup>2)</sup>.

Wie schon erwähnt, besitzen wir zur Zeit kein Mittel, um in der turgescenten Pflanze die Athmungsthätigkeit (d. h. die Stoffwechelthätigkeit) ohne Vernichtung des Lebens völlig zu sistiren (vgl. auch II, § 60). Denn auch

1) Diese Bezeichnung wurde eingeführt von Engelmann, im Handbuch d. Physiologie von Hermann, 1879, Bd. I, p. 358.

2) Im Hungerzustand kann z. B. bei Pilzen die Athmungsthätigkeit auf einen sehr geringen Werth zurückgehen, während z. B. in einer supramaximalen Temperatur schon bei einer mässigen Senkung der anfänglichen Athmungsthätigkeit eine bleibende Schädigung einzutreten pflegt.

bei Erniedrigung der Temperatur unter den Gefrierpunct wird die Athmung zunächst nur sehr stark reducirt (I, p. 572), und vermuthlich tritt ein völliger Stillstand erst dann ein, wenn die Säfte zum grössten Theil gefroren sind, wenn also der Turgor aufgehoben und dem Protoplasten durch die Eisbildung der grösste Theil des Wassers entzogen ist. Nach dem Austrocknen ist aber in der That in Samen, Moosen, Flechten eine Athmungsthätigkeit, d. h. ein Consum von Sauerstoff oder eine Production von Kohlensäure nicht mehr nachzuweisen<sup>1)</sup>.

Durch die völlige Wasserentziehung verfallen also diejenigen Pflanzen, die das Austrocknen vertragen, in einen inactiven, einen leblosen Zustand (Anabiose nach Preyer). Da aber in diesem Zustand kein Symptom des Lebens zu bemerken ist, so kann man den trockenen Samen, Sporen u. s. w. nicht ansehen, ob in ihnen latentes (potentielles) Leben vorhanden ist, ob sie scheidetodt oder wirklich todt sind, ob sie also nach der Wasserzufuhr unter normalen Vegetationsbedingungen zu lebendiger Thätigkeit erwachen oder als todtte Massen der Fäulniss und der Verwesung anheimfallen. Wenn nun auch in den trockenen Samen u. s. w. die lebendige Thätigkeit schlummert, so gehen doch in ihnen mit der Zeit gewisse Veränderungen vor. Denn das folgt daraus, dass nach kürzerem oder längerem Lagern die Keimfähigkeit verloren geht, also die Lebensfähigkeit erlischt (II, § 70).

#### § 64. Fortsetzung.

Das Verhalten eines Organismus gegenüber nachtheiligen und tödtlichen Eingriffen wird, wie alle Lebensthätigkeit, durch die specifischen Eigenschaften des Protoplasten bestimmt und regulirt. Da aber die Eigenschaften und die Thätigkeit dieses Elementarorganismus aus dem specifischen Bau und dem regulatorisch gelenkten Zusammengreifen der aufbauenden Theile resultiren (vgl. I, § 9), so ist es selbstverständlich, dass eine plötzliche Zerstörung der Structur durch Erhitzen, mechanische Zertrümmerung u. s. w. augenblicklich den Tod herbeiführt. Ausserdem ist, wie schon I, § 9 betont wurde, eine dauernde Erhaltung der Lebensthätigkeit und des Lebens nur möglich, wenn die nöthigen Partialfunctionen in einem solchen Maasse ausgeführt werden, dass das unerlässliche harmonische Zusammenwirken hergestellt und aufrecht erhalten wird. Wenn aber diese Harmonie durch den Ausfall, die Reduction oder die Steigerung einer oder einiger Partialfunctionen oder in irgend einer anderen Weise zu weitgehend gestört wird, so muss ein Erlahmen der Thätigkeit und endlich der Tod eintreten.

In diesem Sinne ist demgemäss das allmähliche Zustandekommen des Absterbens zu beurtheilen, das entweder durch die Aussenverhältnisse veranlasst wird oder das sich im Verlaufe der Ontogenese selbstregulatorisch, also aus inneren Ursachen einstellt. Denn wenn auf der einen Seite der Protoplast durch die

1) Vgl. die Bd. I, p. 576 cit. Lit. Ferner: Kochs, *Biolog. Centralbl.* 1890, Bd. 10, p. 682; C. de Candolle, *Archiv. d. scienc. phys. et naturell. d. Genève* 1895, Bd. 33, p. 506. Vgl. auch van Tieghem u. Bonnier, *Bullet. d. l. soc. botan. d. France* 1882, Bd. 29.

eigene Thätigkeit für die continuirliche Erhaltung des Lebens zu sorgen hat (I, p. 2), so gehört es andererseits zu den Aufgaben des Organismus, in bestimmten Zellen und Organen die Bedingungen für das Absterben zu schaffen. Das geschieht stets, wenn ein somatisches Organ differencirt wird, das nach einem kurzen oder langen Leben dem Tode anheimfällt. Ferner wird z. B. durch die Ausbildung der Tracheen u. s. w. demonstrirt, dass im Verlaufe der Ontogenese bestimmte Zellen durch die inneren Determinationen (vgl. II, Kap. VII) in eine Entwicklungsbahn gelenkt werden, die zu einem frühzeitigen Tode führt.

Mag nun das allmähliche Erlahmen und Absterben durch äussere oder innere Bedingungen veranlasst werden, stets ist es eine Folge der bestimmt gerichteten Eigenthätigkeit, die sich auch da, wo sie zum Tode führt, als nothwendige Folge aus den Eigenschaften des Protoplasten und der Gesamtheit der Bedingungen und Constellationen ergibt. Somit sind auch alle Erlahmungen und Erkrankungen (auch die durch Infection bewirkten) Symptome und Folgen der vitalen Actionen und Reactionen, die unter Umständen derart verlaufen, dass das Leben erlischt oder, wie wir auch sagen können, dass sich der Organismus (die Zelle) zu Tode arbeitet.

Bei der Erforschung und causalen Beurtheilung dieser und ähnlicher Vorgänge sind somit dieselbe Methodik und Interpretation zu befolgen, wie bei dem Studium der normalen vitalen Vorgänge. Man hat demgemäss innere und äussere Factoren und Todesursachen zu unterscheiden und zu beachten, dass mit der Constatirung der äusseren oder der inneren Factoren weder die nächste Action (Wechselwirkung) in dem Protoplasten, noch die Kette der Reactionen erkannt ist, durch welche das endliche Resultat herbeigeführt wird (II, § 20, 39). Dieser Zusammenhang bleibt auch dann unaufgeklärt, wenn z. B. die Entfernung des Zellkerns die Ursache des allmählichen Absterbens wird (I, § 9). So klar wie in diesem Falle, ist der Regel nach der Eingriff (die nächste Wechselwirkung) nicht festzustellen. Eine exacte Präcisirung und Localisirung wird zumeist auch dadurch erschwert, dass die Wechselwirkung nicht auf ein einzelnes distinctes Organ des Protoplasten beschränkt bleibt, sondern dass durch dasselbe Agens verschiedene Verschiebungen und Verstellungen verursacht werden.

So vermögen wir z. B. nicht zu sagen, ob nach einer geringen Ueberschreitung der zulässigen maximalen Temperatur die zum Absterben führende Disharmonie allein durch die Steigerung der Athmung oder, wie es wahrscheinlich ist, durch verschiedenartige Reactionen veranlasst wird (vgl. I, § 105; II, § 22). Ohnehin ist die Causalität des Athmungsprocesses nicht völlig aufgeklärt, und somit fehlt eine genügende Einsicht in die reactionellen Veränderungen, die durch die Entziehung des Sauerstoffes hervorgerufen werden. Auch ist im näheren unbekannt, warum die aeroben Organismen trotz der intramolecularen Athmungsthätigkeit allmählich absterben müssen, während die anaeroben Organismen ohne das Eingreifen des freien Sauerstoffes zu leben vermögen (I, Kap. IX). Ferner ist es wohl begreiflich, dass der Organismus bei Mangel von Nahrung oder auch nur bei dem Fehlen eines einzelnen nothwendigen Nährstoffes zu Grunde geht (I, p. 604); jedoch kennen wir nicht näher die Veränderungen und Reactionen, durch welche z. B. bei Ausschluss von Kalium im Protoplasten die mit der Fortdauer des Lebens unverträgliche

Disharmonie verursacht wird. Wiederum ist es als eine Folge der beschleunigten Umsatzthätigkeit verständlich, dass sich die Pflanze in einer erhöhten (supramaximalen) Temperatur schneller zu Tode arbeitet, als bei Aufenthalt in einer niederen Temperatur.

Erst dann, wenn eine genügende Einsicht in die Causalität des vitalen Getriebes zur Verfügung steht, wenn wir also das reale Geschehen als eine nothwendige Folge aus den gegebenen Bedingungen ableiten können, wird es möglich sein zu verstehen, warum bestimmte Verschiebungen und Veränderungen im Protoplasten einen bestimmten formativen Erfolg haben, oder mit der dauernden Erhaltung des Lebens unverträglich sind. Uebrigens ist schon bei anderer Gelegenheit betont (II, § 21), dass ebenso wie die normalen, auch die abnormen und somit auch diejenigen Reactionen, die endlich zum Absterben führen, wichtige Hilfsmittel für die causale Erforschung der Fähigkeiten und Thätigkeiten des Organismus sind. Vermuthlich wird insbesondere das Studium der Wirkung verschiedener Gifte wichtige Aufschlüsse liefern.

Da in keinem Falle durch die sichtbare Gestaltung der Reaction unmittelbar die veranlassenden und bestimmenden Ursachen angezeigt werden (I, § 4; II, § 4), so sei auch nur darauf hingewiesen, dass zwar durch gewisse, aber durchaus nicht durch alle benachtheiligenden Einflüsse auffällige formative Aenderungen in dem plastischen Protoplastkörper hervorgerufen werden, die sich z. B. in einer Vacuolisirung oder in irgend einer Deformation kundgeben (II, Kap. XV). Eine derartige Deformation unterbleibt aber z. B. in dem noch lebensthätigen Cytoplasma nach der Entfernung des Zellkernes, obgleich durch die Beseitigung dieses unentbehrlichen Organes eine tiefgreifende Störung hervorgerufen ist (I, § 9). Dass eine solche Störung nicht unbedingt ein schnelles Absterben zur Folge haben muss, beweist die Erfahrung, dass das kernfreie Cytoplasma erst nach längerer Zeit zu Grunde geht. Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass sich der intacte Protoplast unter anderen Bedingungen schnell zu Tode arbeitet, wie das u. a. bei manchen Pflanzen der Fall ist, wenn sie in eine supramaximale Temperatur gebracht werden oder wenn ihnen der Sauerstoff entzogen wird.

Ist der zum Absterben führende Reactionsvorgang noch nicht zu weit fortgeschritten, so vermag der Protoplast, nachdem er in normale Lebensbedingungen zurückversetzt ist, durch seine Eigenthätigkeit den früheren Zustand wieder herzustellen. Unter diesen Umständen werden also auch die Vacuolisirung oder andere Deformationen im Protoplasma wiederum ausgeglichen. Eine solche Rehabilitation tritt aber auch bei Constanz der Aussenbedingungen dann ein, wenn die Störung durch den Uebergang in die neuen Verhältnisse bewirkt wurde, an die sich der Organismus allmählich accomodirt (II, p. 284). Natürlich ist der Protoplast nach der Entfernung des Zellkernes rettungslos verloren, während begreiflicherweise das Abschneiden oder das Abtöden eines gewissen Theiles des Cytoplasmas ertragen wird.

Hielten wir uns in diesen allgemeinen Betrachtungen sachgemäss an den einzelnen Protoplasten, so wurde doch darauf hingewiesen, dass durch die bestimmte Determinirung und Differencirung Zellen und Zellcomplexe in eine Entwicklungsbahn gelenkt werden, die sehr bald oder nach längerer Zeit zum Absterben führt. Nach unseren empirischen Erfahrungen ist in der That eine jede somatische Zelle und somit ein jedes ausgewachsenes Organ nur zu einer

begrenzten Lebensdauer befähigt. So sehen wir, dass unter den günstigsten Aussenbedingungen das ausgewachsene Blatt nach einer einjährigen oder mehrjährigen Dauer sein Leben abschliesst, dass die älteren Theile des an der Spitze fortwachsenden Rhizoms oder Torfmooses immer wieder absterben. Auch die lange Lebensdauer eines Baumstammes wird nur dadurch erreicht, dass durch die cambiale Zuwachsthätigkeit immer wieder neue Holz- und Rindenmassen geschaffen werden, die nach einigen Jahren oder bei manchen Arten erst nach 100 Jahren ihr Leben verlieren. Offenbar würde dieses Absterben auch ohne die correlativen Einflüsse eintreten, denn auch in der einjährigen Pflanze wird die Lebensdauer der somatischen Theile nur bis zu einem gewissen Grade verlängert, wenn man Blühen und Fruchten verhindert.

Ohne Frage wird aber das selbstregulatorische Absterben auf verschiedene Weise verursacht. So dürfen wir vermuthen, dass es ausser denjenigen Zellen, in denen schon durch die Ontogenese das Ende des Lebens herbeigeführt wird, auch solche giebt, die im ausgewachsenen Zustande zu unbegrenztem Leben befähigt sein würden, wenn nicht durch die Thätigkeit eine Abnutzung und Veränderung und hierdurch eine Lebensgrenze geschaffen würde. In einer solchen Zelle würde sich also keine innere Todesursache einstellen, wenn ihr die Fähigkeit zukäme, durch ihre Eigenthätigkeit eine jede Abnutzung und Veränderung im Protoplasten, in der Zellhaut u. s. w. wiederum auszugleichen. Diese theoretische Möglichkeit scheint indess in der Natur nicht erfüllt zu sein, da, soweit wir wissen, die somatischen Zellen, auch bei dem einfachsten Organismus, nach einer begrenzten Lebensdauer absterben<sup>1)</sup>.

Sofern aber somatische Zellen nicht gebildet werden (vgl. II, § 2), sofern sich also, wie es bei den Asomatophyten der Fall ist, eine jede Zelle immer wieder durch Wachstum und Theilung vermehrt und verjüngt, so wird offenbar in jeder der gleichwerthigen Zellen eine innere Todesursache vermieden. Dem entsprechen auch die Erfahrungen an Hefezellen, Bacterien u. s. w., bei denen, so lange die zureichenden Aussenbedingungen geboten sind, Wachstum und Vermehrung ununterbrochen fortgesetzt werden, ohne dass eine Schwächung oder ein Absterben eines Individuums eintritt (vgl. II, p. 251). Practisch ist freilich ein solches unbegrenztes Vermehren unmöglich, und in der Natur sorgen diese Organismen schon durch die Aufzehrung der Nahrung und durch die Stoffwechselproducte in selbstregulatorischer Weise für die Schaffung von Aussenbedingungen, die zunächst eine Hemmung des Wachstums und mit der Zeit ein Absterben der Organismen bewirken (I, p. 515).

Voraussichtlich wird aber die embryonale Zelle eines Asomatophyten mit der Zeit auch dann absterben, wenn zwar die günstigsten Aussenbedingungen geboten sind, aber die Ausführung des angestrebten Wachstums, also Vermehrung und Verjüngung mechanisch unmöglich gemacht sind. In der That sprechen alle Erfahrungen und Erwägungen dafür, dass sich unter solchen Umständen die embryonale Zelle, analog wie die ausgewachsene (somatische) Zelle, zu Tode arbeitet, jedoch sind in dieser Hinsicht völlig entscheidende Beweise bis dahin nicht erbracht. Wenn in den Versuchen, in denen in den Zellen von Spirogyra oder

1) Frank (Krankheiten d. Pflanzen 1895, II. Aufl., Bd. I, p. 6) nimmt irrigerweise an, dass es einen Tod aus inneren Ursachen eigentlich nicht gebe.

von Saccharomyces (Asomatophyten), ferner in den embryonalen Zellen der Vegetationspunkte und des Cambiums von Somatophyten das Wachsthum durch einen Gipsverband<sup>1)</sup> oder durch einen anderen mechanischen Widerstand unmöglich gemacht war, ein Absterben in vielen Fällen nicht beobachtet wurde, so will das nichts sagen. Denn diese Versuche erstrecken sich nur über Wochen, Monate oder wenige Jahre, also über eine zu kurze Zeit, da sogar die somatischen Zellen in manchen Pflanzen (z. B. in gewissen Splintbäumen) erst nach 100 Jahren absterben.

Dafür, dass auch die embryonale Zelle ohne Vermehrung und Verjüngung nur begrenzt lebensfähig ist, spricht ferner die Thatsache, dass die aus inneren Ursachen ruhenden Knospen und Cambien<sup>2)</sup> von Holzpflanzen u. s. w. endlich, jedoch oft erst nach langer Zeit absterben, dass ferner in den Sporen und Samen gewisser Pflanzen die Keimfähigkeit nur einige Wochen oder Monate conservirt wird, und dass die Keimfähigkeit sogar in den ausgetrockneten Sporen und Samen endlich verloren geht (II, § 70). Wenn ferner Hefezellen und Bacterien<sup>3)</sup> mit der Zeit in solchen Nährlösungen absterben, die zwar eine gewisse Stoffwechselfhätigkeit aber kein Wachsthum gestatten, so kann man nicht wissen, in wie weit dieses Resultat schon durch die unzureichenden Aussenbedingungen veranlasst wurde. Denn wenn durch letztere eine zu weitgehende Störung der functionellen Harmonie bewirkt wird, dann gehen aus den früher besprochenen Gründen die embryonalen Zellen ebenso gut zu Grunde, wie die somatischen Zellen.

Bei allen Organismen ist also die Erhaltung nur durch Wachsthum und Verjüngung der embryonalen Zellen (des Keimplasmas) möglich. Gleichzeitig ist aber dafür gesorgt, dass dauernd somatische und asomatische Individuen zu Grunde gehen, wie es für die Erhaltung des Kreislaufes und des Gleichgewichts im Naturhaushalt unerlässlich ist (vgl. I, § 54). Bei der Lösung dieser Aufgabe sind immer verschiedene Factoren betheilt (I, § 92, 76), unter denen auch die Eigenthätigkeit in Betracht kommt, da schon durch den Consum der Nährstoffe u. s. w. (I, p. 515) die Existenzbedingungen eingeschränkt und aufgehoben werden. Während nun bei den Asomatophyten das Absterben nur durch die selbstthätig oder auf andere Weise geschaffenen unzulänglichen Aussenbedingungen verursacht wird, kommt bei den Somatophyten hinzu, dass immer ein Theil der embryonalen Zellen in eine Entwicklungsbahn gelenkt wird, die unvermeidlich zum Tode führt. Es steht dieses im Zusammenhang damit, dass

1) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 240, 355; Newcombe, Botanical Gazette 1894, Bd. 49, p. 232.

2) Nach R. Hartig (Lehrb. d. Anatom. u. Physiol. 1891, p. 272) bleibt bei manchen Bäumen das Cambium einige Jahrzehnte auch dann am Leben, wenn es nicht wachstumsthätig ist.

3) Nach E. Ch. Hansen (Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet 1899, Bd. 4, Res. p. 109) sterben die Saccharomycesarten in Saccharoselösung endlich ab, doch können sich bestimmte Arten, die in der Lösung langsam wachsen, über 47 Jahre am Leben erhalten. In Bier conserviren nach Hansen (l. c. 1894, Bd. 3, Res. p. 210) die Essigbacterien ihr Leben 4—6 Jahre. Ueber das allmähliche Absterben der Bacterien vgl. u. a. auch H. L. Bolley, Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth., 1900, Bd. 6, p. 33. — Ueber die Conservirung der Lebensfähigkeit in den im Boden liegenden Samen vgl. II, p. 264.



ausgewachsenen Zellen und Organen, deren Bildung zum Aufbau eines Asomatophyten nothwendig ist (II, § 2), immer nur eine begrenzte Lebensfähigkeit zukommt. In der Natur geht aber auch die Mehrzahl der Individuen eines Asomatophyten zu Grunde, so dass bei diesem ebensogut wie bei einem Somatophyten die continuirliche Erhaltung der Art stets nur durch eine beschränkte Zahl der embryonalen Zellen besorgt wird<sup>1)</sup>.

Die Widerstandsfähigkeit haben wir im Folgenden nur soweit zu behandeln, als es zur Characterisirung der specifisch verschiedenen Eigenschaften und damit zur allgemeinen Beurtheilung der Existenzbedingungen erforderlich ist. Denn zu diesen gehört einmal, dass die in Kap. VI besprochenen Wachstumsbedingungen geboten sind, und ferner, dass die Pflanze niemals, auch nicht vorübergehend, klimatischen oder anderen Einwirkungen ausgesetzt wird, die den Tod herbeiführen. So können Palmen und andere tropische Pflanzen, die im Winter erfrieren, bei uns nicht im Freien aushalten, während die unserem Klima angepassten Holzpflanzen in der Zeit der Winterruhe nicht durch eine Kälte geschädigt werden, durch die das Leben der entfalteten Blätter und Blüten desselben Gewächses vernichtet wird. Bei vielen derjenigen Pflanzen, die mit Hilfe eines Rhizoms den Winter überdauern, ist sogar das ganze oberirdische Sprosssystem ziemlich frostempfindlich. Ferner erfrieren in jedem Winter viele einjährige Pflanzen, die durch die winterharten Samen erhalten werden. Durch Samen, Sporen, Rhizome u. s. w. wird weiter während einer trockenen Jahreszeit die Erhaltung von Pflanzenarten vermittelt, deren vegetativer Körper durch den Wasserverlust gänzlich oder doch in seinen oberirdischen Theilen getödtet wird. Soll eine solche Tödtung vermieden werden, dann muss die Pflanze, wie es bei Crassulaceen, Cacteen und anderen Xerophyten der Fall ist, entweder durch geeignete Einrichtungen gegen das zu weitgehende Austrocknen geschützt sein, oder sie muss, wie Moose, Flechten u. s. w. das Austrocknen ohne Schädigung vertragen (I, § 26, 27; II, § 70).

Während der schädigende Einfluss von Temperatur, Licht und Wasserverlust hauptsächlich deshalb berücksichtigt wird, weil diese Factoren in der Natur von hervorragender Bedeutung sind, ist ein kurzer Ausblick auf Giftwirkungen deshalb angeschlossen, weil, wie schon erwähnt wurde, das nähere Studium der Giftwirkungen mehr und mehr Bedeutung für die physiologische Forschung gewinnen wird. Diese hat überhaupt zur Erreichung ihrer Ziele ebensogut wie die normalen auch die extremen und ungewöhnlichen Einwirkungen und Reactionen auszunutzen, und auf solche ist und wird deshalb in den verschiedensten Kapiteln dieses Buches Rücksicht genommen. Ich erinnere nur an die Aufnahme und Speicherung von Stoffen, denen die Pflanze in der Natur nie begegnet, an die chemotropischen und an anderweitige Reizwirkungen durch verschiedene Körper, an die Benutzung von Aether, Chloroform, hoher oder niedriger Temperatur zur Modificirung, Sistirung und Separirung der Gesamthätigkeit oder einzelner Functionen.

Da in diesem Buche die Pathologie nicht behandelt wird, so haben wir nicht

<sup>1)</sup> Die Continuität der embryonalen Substanz ist die unerlässliche Voraussetzung für die Erhaltung der Art (vgl. II, § 2). Ob man nun mit Rücksicht auf diese Continuität eine jede Art unsterblich nennen will, oder ob man »Unsterblichkeit« so definirt, dass nur die Asomatophyten unsterblich erscheinen (Weismann, *Leben und Tod* 1884), ist von untergeordneter Bedeutung. Uebrigens kann sich in der Natur eine jede Art nur bedingungsweise erhalten und ist deshalb auch nur bedingungsweise unsterblich. Vgl. u. a. Verworn, *Allgem. Physiol.* II. Aufl., 1897, p. 345.

auf die Pflanzenkrankheiten und die mit diesen verknüpften Reactionen und Degenerationen einzugehen<sup>1</sup>). Bekanntlich sind aber nicht alle Krankheiten von äusserlich sichtbaren formativen Aenderungen begleitet, die natürlich nicht zu Stande kommen können, wenn der Tod plötzlich eintritt. In diesem, wie in jedem anderen Falle, sind dann Erschlaffung (sofern der Turgor für die Herstellung der Tragfähigkeit nothwendig ist, II, § 15), Verfärbung, Austrocknen u. s. w. Folgen und Symptome der Tödtung<sup>2</sup>). Ferner wird das Aussehen des Protoplasmas in bekannter Weise verändert, und nöthigenfalls kann durch die Nichtplasmolysirbarkeit, durch die Färbbarkeit des Protoplasmas durch Anilinblau, durch den Austritt der im Zellsaft gelösten Farbstoffe u. s. w. entschieden werden, ob der Protoplast lebendig oder todt ist<sup>3</sup>). Begreiflicher Weise fällt aber das Aussehen des todtten Protoplasten je nach der Art der Tödtung verschieden aus. Denn einmal geht bei gewissen Einwirkungen dem Absterben eine Vacuolisirung oder eine anderweitige Deformation voraus, und ausserdem geht die zuvor vorhandene Structur mehr oder weniger verloren, wenn nicht zugleich mit der Tödtung durch geeignete Agentien eine Fixirung bewirkt wird<sup>4</sup>). Diese postmortalen Veränderungen haben indess keine physiologische Bedeutung, ebenso nicht die Veränderungen der Zellhaut, die durch die energische Einwirkung gewisser Agentien erzielt werden können (vgl. I, § 83, 84).

## Abschnitt II.

### Widerstandsfähigkeit gegen Wärme und Kälte.

#### § 65. Einfluss der supramaximalen Temperatur.

Durch eine genügende Erhöhung der Temperatur lässt sich natürlich das Leben eines jeden Organismus vernichten. Der Temperaturgrad, dessen Ueberschreitung tödtlich wirkt, das Ultramaximum, hat aber je nach der Pflanzenart, ferner auch nach dem Entwicklungsstadium und den übrigen Bedingungen eine verschiedene Lage. So gewinnen austrocknungsfähige Pflanzen durch den völligen Wasserverlust eine hohe Widerstandsfähigkeit, so dass nunmehr längere Zeit eine Temperatur von 100 C. auch von denjenigen Pflanzen ertragen wird, die im turgescenten Zustande keine hervorragende Resistenz besitzen. Jedoch sind auch die wasserdurchtränkten Sporen gewisser Bacterien so widerstandsfähig,

1) Näheres bei A. B. Frank, Krankheiten d. Pflanzen II. Aufl., 1895; R. Hartig, Lehrb. d. Baumkrankheiten II. Aufl., 1899; P. Sorauer, Handb. d. Pflanzenkrankheiten II. Aufl., 1886.

2) Vgl. z. B. Sachs, Flora 1864, p. 37; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 40; de Vries, Sur l. mort. d. cellul. végétales 1871 (Sep. a. Archiv. Néerlandaises Bd. 6) u. s. w.

3) Vgl. I, § 9, 16 etc. Durch gewisse vorsichtige Einwirkungen kann der Protoplast derartig getödtet werden, dass zunächst die diosmotischen Eigenschaften der Plasmahaut zum Theil erhalten bleiben.

4) A. Fischer, Fixirung, Färbung u. Bau d. Protoplasmas 1899.

dass sie einen halb- bis mehrstündigen Aufenthalt in siedendem Wasser vertragen, während die meisten Pflanzen bei 100 C. fast augenblicklich getötet werden. Schon bei 70 C. tritt der Regel nach der Tod sehr schnell ein, gewisse Bacterien wachsen indess sehr gut in dieser Temperatur, und einzelne Organismen gedeihen möglicherweise noch bei 85 C. (II, § 22).

Aus den Angaben über das Temperaturmaximum für das Wachstum (II, § 22) ergibt sich übrigens, dass auch die Lage des Ultramaximums weitgehende Verschiedenheiten aufzuweisen hat. Denn mit der Zeit gehen alle turgescenten Pflanzen in einer Temperatur zu Grunde, die nur um 4—2 C. das Temperaturmaximum übertrifft, und in der zunächst das Wachstum einige Zeit fortgesetzt wird (vgl. II, § 22). So beobachtete H. Hilbrig<sup>1)</sup> bei dem Uebertragen der Keimwurzel von *Vicia faba* in Wasser von 35 C., dass in 4—4 $\frac{1}{2}$  Stunde die Zuwachsbewegung zum Stillstand kam. Nachdem diese Wachstumsstarre 4 $\frac{3}{4}$  Stunde angehalten hatte, erwies sich die Wurzel als todt, während die Wachstumsthätigkeit nach 5—6 Stunden wieder begann, wenn die Pflanze nach einer  $\frac{1}{2}$ stündigen Starre, und nach ca. 24 Stunden, wenn sie nach einer einstündigen Starre in eine gute Wachstumstemperatur zurückversetzt wurde. Langsamer arbeiten sich in der durch Temperaturerhöhung erzeugten Wachstumsstarre die von Hilbrig untersuchten Schimmelpilze (*Penicillium glaucum*, *Mucor stolonifer*, *Cladosporium herbarum*) zu Tode. Als das benutzte *Penicillium*, dessen Temperaturmaximum bei 34 C. lag, bei 35 C. in einer Nährlösung gehalten wurde, war das Leben des Myceliums nach 31 Tagen, das der ungekeimten Sporen nach 54 Tagen erloschen. Wird vor dem Absterben eine günstige Wachstumstemperatur hergestellt, so ist auch bei den Schimmelpilzen in Folge der allmählich zunehmenden Schädigung die Rückkehr der Wachstumsthätigkeit umsomehr verzögert, je länger die supramaximale Temperatur anhielt. So trat z. B. in den Versuchen Hilbrig's (l. c. p. 7) nach einem 54tägigen Aufenthalt in 35 C. die Keimung der Sporen von *Penicillium glaucum* (bei 22 C.) nach 44 Tagen ein, während sie nach einem 2tägigen Aufenthalt in 35 C. schon am 2. Tage begann.

Wahrscheinlich werden gewisse Mikroorganismen eine noch längere Wärmestarre vertragen, während andere schneller zu Grunde gehen. Vermuthlich werden gerade die Thermobacterien (II, § 22) bei geringer Ueberschreitung des Temperaturmaximums ziemlich schnell getötet, jedoch muss nicht immer mit einer niedrigen Lage des Temperaturmaximums eine lange Lebensdauer im Starrezustand verknüpft sein. In der That fand Hilbrig (l. c. p. 40), dass ein Wasserbacterium, dessen Temperaturmaximum zwischen 34—35 C. liegt, schon nach einem 5tägigen Aufenthalt in 35 C. abgestorben war.

Durch eine ansehnlichere Erhöhung der Temperatur über das Maximum wird natürlich das Absterben beschleunigt. So war bei einer Ueberschreitung des Maximums um 6 C. der Tod des Myceliums von *Penicillium* schon nach 2 Tagen eingetreten (Hilbrig, l. c. p. 7). Bei einer Ueberschreitung um 10 C. gehen aber viele, und wie es scheint alle höheren Pflanzen ziemlich schnell zu

1) H. Hilbrig, Ueber d. Einfluss supramaximaler Temperatur a. d. Wachstum d. Pflanzen. Leipziger Dissertat. 1900, p. 15. — Analoge Resultate wurden mit den in Luft befindlichen Theilen verschiedener Keimpflanzen erhalten.

Grunde. Nach den Versuchen von Sachs<sup>1)</sup> und de Vries<sup>2)</sup> werden bei dem Eintauchen in Wasser von 51—52 C. innerhalb 40—30 Minuten viele der Blütenpflanzen getödtet, deren Maximum (in Luft) ungefähr zwischen 40—45 C. liegt (vgl. II, § 22), und schon bei 45—46 C. wird das Leben vieler Phanerogamen mit der Zeit vernichtet. Indess müssen nicht sogleich die Symptome des Todes sichtbar werden. In der That kommt es nicht selten vor, dass die Pflanze bei kurzer Einwirkung der supramaximalen Temperatur zwar zunächst noch frisch und turgescens erscheint, aber dennoch derartig geschädigt ist, dass sie in den besten Aussenbedingungen allmählich abstirbt<sup>3)</sup>. Bei der Abhängigkeit der Tödtung von der Zeit der Einwirkung und den obwaltenden Verhältnissen ist es selbstverständlich, dass die Lage des Ultramaximums immer nur annähernd und bedingungsweise angegeben werden kann (vgl. II, p. 284).

Das schönste Beispiel für eine sehr ansehnliche Verschiedenheit der Resistenz in den Entwicklungsphasen bieten die Bacterien. Bei verschiedenen Arten werden nämlich die Sporen erst durch halb- bis mehrstündiges Kochen in Wasser getödtet, ohne dass deshalb der wachstumsthätige Zustand des Organismus besonders widerstandsfähig sein muss. Denn wenn auch viele der thermophilen Arten (II, § 22) kochfeste Sporen bilden, so thun das doch gleichfalls andere Species, die durch Wärme ungefähr ebenso leicht getödtet werden, wie manche höhere Pflanzen. Ich erwähne hier nur, dass z. B. die Sporen des *Bacillus subtilis* halbstündiges Kochen vertragen, obgleich das Temperaturmaximum für das Wachstum bei 50 C. liegt und obgleich der wachstumsthätige *Bacillus* bei 53 C. ziemlich schnell zu Grunde geht<sup>4)</sup>.

Ebenso wie dem thätigen Zustand kommt auch den Sporen eine specifisch verschiedene Resistenz zu, die wiederum bei derselben Art offenbar deshalb erheblichen Schwankungen unterworfen ist, weil der Reifezustand, die Culturbedingungen etc. von Einfluss auf die Ausbildung der Widerstandsfähigkeit sind. In der That giebt es alle Abstufungen von Sporen, die ein mehrstündiges Kochen aushalten, bis zu den Sporen des *Bacillus anthracis*, die in siedendem Wasser in 2 Minuten zu Grunde gehen, und bis zu Arten, deren Sporen das Aufkochen überhaupt nicht vertragen<sup>5)</sup>. Im allgemeinen sind jedoch die Dauersporen in zweckentsprechender Weise widerstandsfähiger, als die vegetativen Zustände (vgl. auch II, § 70, 72 in Bezug auf Austrocknen und Giftwirkungen). Ein analoges Verhältniss finden wir z. B. bei den Schimmelpilzen (II, p. 289) und den Hefearten<sup>6)</sup>, deren Sporen indess nur in einem mässigen Grade resistenter sind, als die wachstumsthätige Pflanze, und wie diese schnell durch eine Temperatur getödtet werden, die noch tief unter dem Siedepunct liegt. Die

1) J. Sachs, *Flora* 1864, p. 33.

2) H. de Vries, *Matériaux p. l. connaissance d. l'influence d. l. température s. l. plantes* 1870, p. 2 (*Sep. a. Archiv. Néerlandaises* Bd. 5). Andere derartige Beobachtungen finden sich in der II, p. 93 citirten Literatur.

3) Vgl. z. B. Sachs, l. c. p. 24.

4) Cohn, *Beiträge z. Biolog. d. Pflanzen* 1877, Bd. 2, p. 271. Ueber *Bacillus carotum* siehe A. Koch, *Bot. Ztg.* 1888, p. 297.

5) Vgl. Flügge, *Die Mikroorganismen* III. Aufl., 1896, Bd. I, p. 438 und die hier citirte Literatur.

6) Vgl. A. Jörgensen, *Mikroorganismen der Gährungsindustrie* IV. Aufl., 1898, p. 180; E. Kayser, *Annal. d. l'Institut Pasteur* 1889, Bd. 3, p. 513.

Samen<sup>1)</sup>, die kaum resistenter sind als die Keimpflanze, beweisen übrigens, dass ein Gewinn von Widerstandsfähigkeit nicht nothwendig mit der Anhäufung von Reservestoffen oder mit der Austrocknungsfähigkeit verknüpft ist. Letztere kommt auch den Moosen zu, welche in Bezug auf das Ultramaximum nicht bevorzugt sind. Dass ferner die Temperaturresistenz nicht mit dem Eintritt einer Ruhephase zunehmen muss, das wird ausser durch die Samen u. a. durch die ruhenden Knospen, Cambien etc. demonstrirt.

Jedenfalls ist keine Spore und kein Organismus bekannt, welcher der Siedetemperatur auf die Dauer zu widerstehen vermag. Natürlich wird aber durch Erhöhung der Wassertemperatur auf 110—130 C. die Tödtung sehr beschleunigt, so dass selbst die widerstandsfähigsten Sporen in kurzer Zeit zu Grunde gehen, wenn sie im geschlossenen Rohr (Autoclaven) auf 110—130 C. erhitzt werden. Dagegen sterben nach Cohn<sup>2)</sup> in Wasser von 70—80 C. erst im Laufe von 3—4 Tagen die Mehrzahl der Sporen des *Bacillus subtilis* ab, die in siedendem Wasser in  $\frac{1}{2}$ —1 Stunde getödtet werden. Jedoch wird der Tod aller Sporen endlich, wenn auch vielleicht erst nach sehr langer Zeit, in einer jeden supramaximalen Temperatur eintreten. Denn ohne Wachstum und Verjüngung kann sich auf die Dauer kein Organismus lebendig erhalten. Sofern aber die Spore den Versuch macht zu keimen, verliert sie ihre Resistenz und wird, ebenso wie der wachstumsthätige Organismus, durch eine jede Ueberschreitung des Temperaturmaximums mit der Zeit getödtet. Diese Abnahme der Widerstandsfähigkeit mit dem Auskeimen ermöglicht es, eine Spore enthaltende Flüssigkeit dadurch (fractionirt) zu sterilisiren, dass man im Verlaufe einiger Tage wiederholt eine kurze Zeit auf 100 C. erwärmt.

Nachdem Pasteur<sup>3)</sup> erkannt hatte, dass manche Bacterien erst durch längeres Kochen getödtet werden, wurde besonders von Cohn<sup>4)</sup> und Brefeld<sup>5)</sup> festgestellt, dass diese hohe Resistenz den überhaupt zu hoher Widerstandsfähigkeit bestimmten Dauersporen zukommt. Jedoch zeigen die Thermobacterien, dass es auch möglich ist, einen wachstumsthätigen Organismus mit verhältnismässig hoher Widerstandsfähigkeit gegen Hitze auszustatten. Die Desinfectionsfrage gab Veranlassung zu zahlreichen Untersuchungen über die Widerstandsfähigkeit verschiedener Bacterien und ihrer Sporen, Studien, aus denen u. a. hervorgeht, dass die Abtödtung im strömenden Dampf langsamer erfolgt, als in siedendem Wasser. Mit Hinweis auf die zusammenfassende Literatur<sup>6)</sup> erwähne ich nur, dass in siedendem Wasser das Absterben u. a. erst nach einer halben oder nach einigen

1) L. Just, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1877, Bd. 2, p. 346.

2) Cohn, Beiträge z. Biolog. 1877, Bd. 2, p. 271. Vgl. auch Gruber, Centralbl. f. Bacteriol. 1888, Bd. 3, p. 576.

3) Pasteur, Annal. d. Chim. et d. Physique 1862, III. sér., Bd. 64, p. 58; Étude s. l. bière 1876, p. 34; Pasteur et Joubert, Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 206. Bei Pasteur (1862) ist auch die ältere, zum Theil mit der Frage der Urzeugung zusammenhängende Literatur angeführt.

4) Cohn, l. c. p. 250. Hier ist auch die ältere Literatur citirt.

5) O. Brefeld, Unters. ü. d. Spaltpilze 1878, p. 10 (Sep. a. Sitzungsber. d. naturf. Freunde in Berlin); Botan. Unters. ü. Schimmelpilze 1884, Heft 4, p. 51.

6) Flügge, Die Mikroorganismen III. Aufl., 1896, Bd. I, p. 438; de Bary, Vergl. Morphol. u. Biolog. d. Pilze 1884, p. 515.

Stunden eintritt bei verschiedenen zur Gruppe der Heu- und Kartoffelbacterien gehörigen Arten, ferner bei *Bacillus mesentericus vulgatus*<sup>1)</sup>, *Bacillus butylicus*<sup>2)</sup>, bei verschiedenen Thermobacterien<sup>3)</sup>.

Uebrigens tritt in vielen Fällen mit der Entwicklung eine gewisse Verschiebung der Widerstandsfähigkeit ein. So werden nach Sachs<sup>4)</sup> und de Vries<sup>5)</sup> in der Regel die noch in Ausbildung begriffenen Blätter, Stengel, Wurzeln etwas leichter getödtet, als die ausgewachsenen Organe. Jedoch sind unter Umständen, wie das Verhalten der Sporen lehrt, die Jugendstadien besonders resistent. Vermuthlich werden z. B. auch die Blatt- und Sprossanlagen in den ruhenden Knospen nicht so leicht durch Wärme getödtet, als die in der Entfaltung begriffenen Organe. Ferner sind die verschiedenen Zellen in demselben Pflanzenorgan nicht immer in derselben Weise widerstandsfähig, wie sich schon daraus ergibt, dass nach einer mässigen Ueberschreitung des Ultramaximums öfters nicht alle Zellen abgetödtet sind<sup>6)</sup>.

Da sich gewisse Pflanzen allmählich, wenn auch in einem beschränkten Maasse an eine höhere Temperatur gewöhnen (II, § 22), so wird vermuthlich der Organismus unter Umständen bei plötzlicher Ueberführung in einer Temperatur geschädigt oder getödtet, an die er sich bei langsamem Uebergang accommodirt. Ausserdem wird man im allgemeinen darauf rechnen dürfen, dass die Resistenz gegen Wärme abnimmt, wenn die Pflanze geschwächt ist oder sich in ungünstigen Lebensbedingungen befindet. Jedenfalls wird in höherer Temperatur in Folge der gesteigerten Stoffwechselthätigkeit die Lebensdauer abgekürzt, wenn der Pflanze ein begrenztes Quantum von Nahrung zur Verfügung steht. Es wurde auch schon früher (I, p. 544) mitgetheilt, dass nach Ausschluss von Sauerstoff die Keimlinge von *Zea mays* bei 40 C. nach 12 Stunden, bei 18 C. nach 24 Stunden, bei niedriger Temperatur aber erst in einigen Tagen abgestorben waren. Daraus erklärt sich, dass, wie Just<sup>7)</sup> fand, bei Erhöhung der Temperatur die unter Wasser befindlichen Samen leichter bei Mangel als bei reichlicher Zufuhr von Sauerstoff geschädigt werden. Ein solches Resultat muss durch Erhöhung der Temperatur schon dann zu Stande kommen, wenn den unter Wasser liegenden Keimlingen nicht mehr genügend Sauerstoff zugeführt wird, um die angestrebte erhöhte Athmungsthätigkeit zu befriedigen<sup>8)</sup>. Auf anderen Ursachen muss es aber beruhen, dass in

1) E. Strub, Centralbl. f. Bacteriol. 1890, Bd. 7, p. 728.

2) Vgl. de Bary, l. c. Ferner Schattenfroh u. Grassberger, Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth., 1900, Bd. 6, p. 411.

3) L. Rabinowitsch, Zeitschr. f. Hygiene 1893, Bd. 20, p. 154.

4) J. Sachs, Flora 1864, p. 4.

5) H. de Vries, Matériaux pour l. connaissance d. l'influence d. l. température s. l. plantes 1870, p. 4; Sur la mort d. cellules végétales 1871, p. 25 (Sep. a. Archives Néerlandaises Bd. 6).

6) De Vries, l. c. Ueber die höhere Resistenz der Schliesszellen der Spaltöffnungen siehe H. Leitgeb, Mittheil. a. d. Botan. Institut zu Graz 1886, I, p. 133.

7) Just, Cohn's Beiträge z. Biologie 1877, Bd. 2, p. 346.

8) Nach P. Mazé, Compt. rend. 1899, Bd. 128, p. 1608, bildet sich in den unter Wasser befindlichen Keimpflanzen, in Folge des ungenügenden Zutrittes von Sauerstoff, Alkohol. Vgl. Bd. I, § 99.

den Versuchen von Sachs (l. c.) die in dampfgesättigter Luft befindlichen Blütenpflanzen einige Grade mehr vertrugen, als die in Wasser untergetauchten Individuen. Jedoch kommt hierbei in Betracht, dass die Pflanzen im Wasser viel schneller die Temperatur des umgebenden Mediums annehmen, also bei gleicher Versuchsdauer länger auf der maximalen Temperatur gehalten werden, als die in Luft befindlichen Exemplare, die sich zudem durch Transpiration (I, p. 227) vielleicht ein wenig abkühlen.

Aus der Verschiebung des Temperaturmaximums durch die Ernährungsbedingungen (II, § 22) folgt, dass durch solche Einflüsse auch das Ultramaximum modifizierbar ist. Näher untersucht ist aber noch nicht, in welchem Maasse die giftige Wirkung von Stoffen durch die Erhöhung der Temperatur gesteigert wird. Auf die allgemeine Angabe Nägeli's<sup>1)</sup>, je nach der Zusammensetzung der Culturflüssigkeit werde ein Bacterium, bei gleichlanger Erwärmung, entweder schon bei 30 C. oder erst bei 40 C. getödtet, ist schon deshalb nicht viel Werth zu legen, weil Nägeli augenscheinlich mit Bacteriengemischen, also mit einem inconstanten Material arbeitete.

Ganz besonders wird die Widerstandsfähigkeit, sofern das Austrocknen unschädlich ist (II, § 70), durch die völlige Entziehung des Wassers erhöht. Denn hierdurch werden viele Samen, Moose, Flechten, Pilzsporen, Bacterien befähigt, das ein- oder mehrstündige Erwärmen auf 100 oder sogar auf 140 und 120 C. auszuhalten. Diese Resistenz wird schon durch einen geringen Wassergehalt erheblich vermindert, so dass lufttrockene Samen nicht 100 C. vertragen und zum Theil schon zwischen 60—80 C. getödtet werden, wenn sie zuvor längere Zeit in einer sehr feuchten Luft verweilten. Da nun viele Experimente keine Garantie bieten, dass mit völlig ausgetrocknetem Material gearbeitet wurde, so muss dahingestellt bleiben, ob und in wie weit sich die Angaben über Tödtung bei einer Temperatur zwischen 60—100 C. auf vollständig ausgetrocknete Objecte beziehen<sup>2)</sup>. Jedoch ist zu erwarten, dass es auch Pflanzen giebt, die nach thunlichster Wasserentziehung eine kurze Erwärmung auf 100 C. nicht ertragen. Schliesslich werden alle ausgetrockneten Objecte ebenso wie bei gewöhnlicher, auch bei erhöhter Temperatur die Lebensfähigkeit einbüßen. Diese geht voraussichtlich bei 100 C. sogar schneller verloren, und vielleicht sterben bei erhöhter Temperatur gerade diejenigen Samen, Sporen etc. schneller ab, die ohnehin ihre Keimfähigkeit nur kürzere Zeit bewahren. Uebrigens kommt die hohe Resistenz im ausgetrockneten Zustand auch solchen Pflanzen zu, die im turgescenten Zustand schon bei 40—50 C. getödtet werden.

Die grosse Widerstandsfähigkeit trockener Pflanzen wurde bereits von Spallanzani<sup>3)</sup> constatirt und fernerhin von zahlreichen Forschern an Samen<sup>4)</sup>, Moosen,

1) Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 30, 200. — Nach Pasteur (l. c.) sind Bacterien resistenter in alkalischer, als in saurer Milch. Cohn (l. c. p. 259) und Brefeld (l. c. p. 14), die mit anderen Nährlösungen experimentirten, beobachteten dagegen in alkalischer Lösung keine Vermehrung der Resistenz. Vgl. übrigens Cohn, Beiträge z. Biologie 1877, Bd. 2, p. 235.

2) Beispiele für andere Organismen z. B. bei A. Artari, Abhandlg. der naturf. Gesellsch. in Halle, Bd. 34, p. 120.

3) Opuscles d. physique animale et végétale traduit par Senebier 1777, Bd. 1, p. 58, 62.

4) Siehe Nobbe, Samenkunde 1876, p. 227; F. v. Höhnel, Wiss.-pract. Unters.

Flechten, Pilzsporen<sup>1)</sup>, Hefearten<sup>2)</sup>, Bacterien<sup>3)</sup> u. s. w. verfolgt. Von Krasan, Just, Höhnel wurde auch mit völlig getrockneten Samen operirt und gefunden, dass manche (sowohl stärke- als ölhaltige Samen) längere Zeit 110 C. und vorübergehend sogar 120 C. aushalten. Wie zu erwarten, ist nach längerer und hoher Erwärmung als Zeichen des Beginns der Benachtheiligung die Keimung von Samen und Sporen verzögert. Da die Dauersporen verschiedener Bacterien ein mehrstündiges Erwärmen auf 130 C. vertragen und sogar bei 140 C. erst nach einiger Zeit getödtet werden, so ist zu einem schnellen und sicheren Sterilisiren im trockenen Zustande eine verhältnissmässig hohe Temperatur (150—170 C.) nöthig.

Die verschiedene Widerstandsfähigkeit der turgescenten Organismen steht im Zusammenhang mit der specifischen Lage des Temperaturmaximums (II, § 22) und kann, ebenso wie diese Eigenschaft, zur Zeit nicht aus der Structur des Organismus und des Protoplasten erklärt werden. Schon die Thatsache, dass gewisse Pflanzen bei 20—40 C. absterben, beweist, dass in diesem Falle die Tödtung nicht von der Coagulation des Eiweisses durch Wärme abhängt. Denn wenn auch durch eine solche Coagulation, wie durch eine jede plötzliche Zerstörung der Structur, das Leben ohne Frage sogleich vernichtet wird, so beweisen doch die bei 75 C. gedeihenden Pflanzen, dass die Existenz von Organismen auch in einer Temperatur möglich ist, in welcher das Hühnereiweiss gerinnt. Uebrigens coaguliren nicht alle Eiweisskörper, und da zudem verschiedene Stoffe<sup>4)</sup> die Gerinnung des Albumins verhindern, so würde sogar die Existenz dieses Proteinstoffes Organismen zulassen, die bei 100 C. wachsen. Dieserhalb ist es auch nicht überraschend, dass die Sporen gewisser Bacterien erst nach längerer Zeit in siedendem Wasser absterben. Da diese Resistenz auch den soeben gebildeten und nicht aus der Culturflüssigkeit entfernten Sporen zukommt, die ohne Frage von Wasser durchtränkt sind, so ist die Widerstandsfähigkeit in diesem Falle nicht durch das Austrocknen bedingt, wie es Cohn<sup>5)</sup> und einige andere Forscher<sup>6)</sup> annehmen. Jedoch ist es begreiflich, dass die

a. d. Gebiete d. Pflanzenlaubes 1877, II, p. 77; L. Just, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1877, Bd. 2, p. 311 und die an diesen Orten citirte Literatur. — Nach P. Rittinghaus (Verhandl. d. naturh. Vereins d. Rheinlande Jahrg. XLIII, 3. Folge, Bd. 3) werden die Pollenkörner bei 100 C. zum Theil schon in 15 Minuten getödtet. Siehe ferner F. Konno, Bot. Jahreshb. 1898, I. Abth., p. 609.

1) Lit. bei de Bary, Morphol. u. Biologie d. Pilze 1884, p. 372.

2) Manassein, Wiesner's Mikroskop. Untersuchung 1872, p. 422; A. Artari, l. c.; E. Kayser, Annal. d. l'Institut Pasteur 1889, Bd. 3, p. 520.

3) Pasteur, Annal. d. chim. et d. physique 1862, III. sér., Bd. 64, p. 90; Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 202, sowie die bei Flügge, Mikroorganismen III. Aufl., 1896, Bd. I, p. 437 citirte Lit.

4) Schadee van der Does, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1897, Bd. 24, p. 354 (durch Ag); G. Clautriau, La digestion d. l. urnes de Nepenthes 1900, p. 25 (Sep. a. Mémoir. couronnés etc. publiés p. l'Academie royal. d. Belgique 1900) (durch Fe); K. Spiro, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1900, Bd. 30, p. 182 (durch verschiedene organische Stoffe). Vgl. auch O. Cohnheim, Chemie d. Eiweisskörper 1900, p. 9.

5) Cohn, Beiträge z. Biologie 1877, Bd. 2, p. 266.

6) Cramer, Centrabl. f. Bacteriol. 1892, Bd. XI, p. 453. — Natürlich kann auch durch Nichtaufnahme von Wasser die Widerstandsfähigkeit bedingt sein. So beruht es offenbar auf der schwierigen Quellbarkeit, die manchen Samen zukommt, dass Pouchet



Resistenz mit dem Austrocknen erhöht wird, da hierdurch einmal die Reaktionsfähigkeit todter Massen vermindert wird<sup>1)</sup> und ferner mit dem völligen Wasserverlust die Lebensthätigkeit eingestellt wird. Da aber im trockenen Samen u. s. w. die Widerstandsfähigkeit schon durch die Aufnahme von einigen Procenten Wasser sehr stark vermindert wird, so kann also auch nicht wohl in einer turgescenten Zelle durch Anhäufung von Reservestoffen etc. der Wassergehalt so weit herabgesetzt werden, dass dadurch eine sehr hohe Widerstandsfähigkeit gewonnen wird.

Schon früher (II, p. 89) wurde hervorgehoben, dass die Angaben über das Gedeihen und über das Aushalten von Organismen in heissen Quellen, in warmen Bodenschichten u. s. w. nur mit Vorsicht aufzunehmen sind. Denn einmal ist es oft fraglich, ob die gemessene Temperatur auch an derjenigen Stelle im Boden, im Wasser u. s. w. herrschte, an welcher sich die Pflanze befand. Ferner ist zu beachten, dass die Transpiration und die hierdurch veranlasste Zuführung von kühlerem Wasser etc. abkühlend wirken, und dass zuweilen durch schützende Hüllen die zu hohe Erwärmung der lebendigen Zellen vermieden werden kann (II, Kap. XVI). Jedenfalls ist noch nicht genügend untersucht, ob in denjenigen Bodenschichten, die in manchen tropischen Ländern zeitweise eine Temperatur von 60—75 C. annehmen<sup>2)</sup>, ein reichliches Wurzelsystem entwickelt wird, ob ferner dem Wurzelsystem der in Betracht kommenden Pflanzen eine hohe Widerstandsfähigkeit zukommt, oder ob dessen Abtötung durch anderweitige Verhältnisse vermieden wird. Aus der Erfahrung<sup>3)</sup>, dass die Wurzeln unserer Getreidearten in dem 50 C. warmen Boden in einigen Tagen absterben, folgt natürlich nicht, dass sich andere Pflanzen ebenso verhalten. Immerhin ist es nicht sehr wahrscheinlich, dass, wie es A. v. Humboldt<sup>4)</sup> angiebt, an den warmen Quellen der Trinchera (Caracas) verschiedene Pflanzen ihre Wurzeln in Lachen treiben, die bis zu 85 C. warm sind. Denn es würde schon eine hohe Widerstandsfähigkeit erfordern, damit eine solche Temperatur auch nur vorübergehend ausgehalten wird. Transitorisch werden übrigens auch bei uns die insolirten Theile der Fettpflanzen auf 52 C., also auf eine Temperatur erwärmt, die bei längerer Dauer tödtlich wirkt (II, Kap. XVI). Das Gedeihen im Sonnenlicht beweist ohnehin, dass die zeitweise durch die Insolation erzielte Temperatur ertragen wird. Nur dann, wenn das Sonnenlicht durch einen Wassertropfen concentrirt wird, kann, analog wie durch ein Brennglas, eine locale Tödtung des Pflanzengewebes bewirkt werden<sup>5)</sup>. Eine austrocknungsfähige Pflanze wird aber durch den Wasserverlust derart resistent, dass sie, wie es bei Moosen und Flechten der Fall ist, sogar an dunklen Felsen aushalten, die sich durch längere Insolation sehr stark erwärmen (Kerner, l. c. p. 518).

Ein Eingehen auf die Methoden, die zur Ermittlung der Tödtungstemperatur benutzt wurden, ist nicht geboten (vgl. II, p. 94). Ich beschränke mich auch

(Compt. rend. 1866, Bd. 63, p. 939) die Samen einer Medicago-Art noch keimfähig fand, nachdem sich dieselben 4 Stunden lang in siedendem Wasser befunden hatten. Vgl. auch Nobbe, Samenkunde 1876, p. 228.

1) Ueber den Einfluss des Wassergehaltes auf die Coagulation des Eiweisses vgl. Lewith, Centralbl. f. Physiol. 1890, Bd. 4, p. 382.

2) Lit. bei Nobbe, Samenkunde 1876, p. 229; Kerner, Pflanzenleben I. Aufl., 1887, p. 518.

3) Bialoblocki, Einfluss der Bodenwärme auf die Entwicklung einiger Culturpflanzen 1872.

4) Vgl. Bot. Ztg. 1876, p. 783.

5) A. B. Frank, Krankheit. d. Pflanzen II. Aufl., 1895, Bd. I, p. 175.

darauf, einige der von de Vries<sup>1)</sup> gewonnenen Werthe mitzutheilen. In den zu Grunde liegenden Versuchen wurden die Pflanzen 15—30 Minuten in der hohen Temperatur gehalten. Dabei befanden sich die Wurzeln im Wasser bezw. im Boden. Die Sprosse wurden in Wasser oder in Luft gehalten, und zwar dienten zu den Versuchen in Luft Topfpflanzen, zu den Versuchen in Wasser abgeschnittene Theile. Die Moose und Algen wurden nur in Wasser untersucht. Die Columnen A geben die höchste Versuchstemperatur an, in welcher die Pflanzen nicht geschädigt wurden, die Columnen B diejenige Versuchstemperatur, in welcher Tödtung erfolgte.

	Im Wasser		1 u. 2 im Boden, die folgenden in Luft	
	A	B	A	B
<i>Zea mays</i> , Wurzel . . . . .	45,5° C.	47,0° C.	50,4° C.	52,2° C.
<i>Phaseolus vulgaris</i> , Wurzel . . . . .	45,5 >	47,0 >	50,0 >	51,5 >
<i>Iris florentina</i> {	Spitze des Blattes . . . . .	49,0 >	49,7 >	53,2 >
	Basis desselben . . . . .	49,7 >	51,5 >	55,0 >
<i>Vinca minor</i> {	Junges Blatt . . . . .	46,2 >	47,8 >	53,3 >
	Altes Blatt . . . . .	47,8 >	50,1 >	53,0 >
<i>Funaria hygrometrica</i> . . . . .	40,2 >	43,4 >		
<i>Marchantia polymorpha</i> . . . . .	44,9 >	46,4 >		
<i>Oedogonium spec.</i> . . . . .	42,2 >	44,2 >		
<i>Oscillaria Fröhlichii</i> , <i>anguina</i> u. <i>chlorina</i> .	43,4 >	45,1 >		

Ausser in den schon citirten Arbeiten finden sich weitere Angaben u. a. bei Meyen (Physiologie 1838, Bd. 2, p. 343); Edwards und Colin (Annal. d. scienc. naturell. 1834, II. sér., Bd. I, p. 263); Heinrich (Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 148 für *Hottonia*); Velten (Flora 1876, p. 212 für *Vallisneria*); Scheltinga (Bot. Jahresb. 1876, p. 719 für Wasserpflanzen); M. Schultze (Protoplasma d. Rhizopoden und Pflanzenzellen 1863, p. 48, Beobachtungen am Protoplasma von Haaren u. s. w.); Strasburger (Wirkung des Lichtes u. der Wärme auf Schwärmosporen 1878, p. 61 für Schwärmzellen). Nach Kühne (Untersuch. über d. Protoplasma 1864, p. 87) gehen die Plasmodien von *Aethalium septicum* schon nach 2 Minuten langem Erwärmen auf 40 C., von *Didymium serpula* nach kurzem Erwärmen auf 35 C. zu Grunde. Ueber das Temperaturmaximum bei locomotorischen Bewegungen und Plasmabewegungen vgl. auch II, Kap. XIV u. XV. — Die Literatur über Pilze und Bacterien ist in den schon citirten Werken von de Bary und Flügge zusammengestellt.

1) H. de Vries, Matériaux p. l. connaissance d. l'influence d. l. température s. l. plantes 1870, p. 3 (Sep. a. Archiv. Néerlandaises Bd. 3).

## § 66. Gefrieren und Erfrieren.

Während durch eine genügende Steigerung der Temperatur der Tod schnell und sicher herbeigeführt wird, ist es nicht möglich, durch eine Erniedrigung der Temperatur das Leben aller Organismen zu vernichten. Denn Samen, Sporen u. s. w. haben sich im getrockneten Zustand, gewisse Mikroorganismen auch im turgescenten Zustand trotz der Abkühlung auf  $-200\text{ C.}$  als resistent erwiesen. Die meisten Pflanzen können freilich durch die zureichende Senkung der Temperatur getödtet werden, sind aber, wie schon aus den Beobachtungen in der Natur zu entnehmen ist, mit einer specifisch verschiedenen Widerstandsfähigkeit ausgestattet. So pflegen z. B. die oberirdischen Theile von *Cucumis sativus*, *Cucurbita pepo*, *Ricinus*, *Impatiens balsamina*, *Phaseolus nanus*, *Solanum tuberosum* in einer Nacht ganz oder theilweise zu erfrieren, wenn die Lufttemperatur auf  $-2$  bis  $-4\text{ C.}$  fällt, während u. a. *Stellaria media*, *Senecio vulgaris*, *Lamium amplexicaule*, *Urtica urens*, *Bellis perennis* erst durch eine längere Abkühlung auf  $-6$  bis  $-9\text{ C.}$  getödtet werden, und z. B. *Helleborus foetidus*  $-47\text{ C.}$  verträgt<sup>1)</sup>. Eine derartige und zeitweise sogar eine noch tiefere Temperatur müssen ferner unsere Holzpflanzen in ihrem Winterzustand aushalten. *Larix sibirica* und einige andere Phanerogamen, sowie gewisse Moose und Flechten kommen sogar in einem arctischen Klima fort, in welchem die Wintertemperatur zwischen  $-30$  bis  $-50\text{ C.}$  schwankt und in dem sie zuweilen während 6 Monaten steif gefroren sind<sup>2)</sup>.

Da die Pflanzen poikilotherme Organismen sind, in denen zudem mit der Abkühlung die Wärme erzeugende Stoffwechselthätigkeit auf ein Minimum reducirt wird (I, p. 572), so stellen sie sich annähernd auf die Temperatur der Umgebung ein (II, Kap. XVI). Die in die Luft ragenden Holzpflanzen, die Moose und die Flechten, die an Stämmen oder an Felsen wachsen, an welchen der Schnee nicht haftet, nehmen also ungefähr die Temperatur der Luft an. Demgemäss erfolgt mit genügender Abkühlung Eisbildung in der Pflanze, die sich zumeist erst nach einer gewissen Ueberkältung und dann plötzlich einstellt (II, § 67). Diese Eisbildung macht sich schon dadurch bemerklich, dass die stark gefrorenen Krautpflanzen (*Stellaria media*, *Ranunculus glacialis* etc.) steif und brüchig werden, und dass der gefrorene Baumstamm dem Eindringen der Axt einen grösseren Widerstand entgegensetzt. Durch eine solche Eisbildung wird also bei den genannten und anderen resistenten Pflanzen keine Tödtung herbeigeführt<sup>3)</sup>, während im allgemeinen die Pflanzen, welche bei geringer Kälte erfrieren (zu diesen gehören u. a. auch die Kartoffelknolle, die Zuckerrübe, die

1) Lit.: H. R. Göppert, Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 94; Bot. Ztg. 1875, p. 613; Ueber d. Gefrieren u. Erfrieren d. Pflanzen 1883; Frank, Krankheit d. Pflanzen II. Aufl., 1894, Bd. I, p. 197; Büsgen, Waldbäume 1897, p. 43 u. s. w.

2) Siehe Göppert, l. c. p. 59; O. Drude, Handb. der Pflanzengeographie 1890, p. 24; A. F. W. Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 45.

3) Dass steif gefrorene Pflanzen nach dem Aufthauen noch lebendig sein können, ist schon lange bekannt. Vgl. z. B. Duhamel, Naturgesch. der Bäume 1765, Bd. 2, p. 298; Göppert 1830, l. c. p. 11, 228.

Apfelfrucht), sich als todt erweisen, wenn in ihnen Eisbildung stattgefunden hat. Dass in der That die Tödtung in vielen Fällen von der Eisbildung abhängt, ergibt sich daraus, dass ohne letztere die gleiche Temperaturerniedrigung ertragen wird. So wird die geschälte Kartoffel, in der sich bei  $-4$  C. Eis bildet, schon bei dieser Temperatur getödtet, während die ungeschälte Kartoffel, in der erst nach einer Abkühlung (Ueberkältung) auf  $-3$  bis  $-4$  C. Eis entsteht, während einiger Tage ohne Schaden bei  $-2$  C. gehalten werden kann<sup>1)</sup>. Analog verhalten sich viele Pflanzen, und wenn z. B. in einem frostempfindlichen Blatte die Eisbildung nur an einzelnen Stellen stattfindet, so werden auch nur diese getödtet<sup>2)</sup>.

Da sich ein Organismus offenbar auch in einer inframinimalen Wachstumstemperatur nicht unbegrenzt am Leben erhalten kann (II, p. 279), so ist von vornherein zu erwarten, dass Pflanzen, und insbesondere solche, denen ein hohes Temperaturminimum zukommt (II, § 22), mit der Zeit in einer Temperatur absterben, die über dem Gefrierpunct liegt. In der That tritt, nach Molisch<sup>3)</sup>, in einer zwischen  $+1,4$  und  $+3,7$  C. schwankenden Temperatur in 18—24 Stunden der Beginn der Schädigung und in 5 Tagen das Absterben der Blätter von *Episcia bicolor* und *Sciadocalyx Warszewitzii* ein, während unter denselben Bedingungen bei *Tradescantia discolor* und *Tournefortia hirsutissima* der Beginn der Schädigung der Blätter nach 8 Tagen, das Absterben nach 27 Tagen zu bemerken war. Auch hebt bereits Göppert<sup>4)</sup> hervor, dass verschiedene Pflanzen, die vorübergehend  $-2$  bis  $-3$  C. vertragen, zu Grunde gehen, wenn sie während 24—48 Stunden bei  $-4$  C., also in einer Temperatur gehalten werden, in der voraussichtlich die Eisbildung in der Pflanze unterblieb (II, § 67). Ferner habe ich gelegentlich beobachtet, dass die Keimwurzel von *Cucurbita pepo* und *Phaseolus vulgaris* zum Theil abgestorben war, nachdem sie 4 Wochen lang in einer Temperatur zwischen 0 bis  $+1$  C. verweilt hatte. Schon der Umstand, dass mit der Temperaturerniedrigung die Stoffwechselfhätigkeit sehr reducirt wird (I, p. 572), macht es begreiflich, dass sich die Pflanze in einer inframinimalen Temperatur viel länger am Leben erhält, als in einer supra-maximalen Temperatur (II, § 65). Ohnehin müssen die Pflanzen, deren Wachstumsthätigkeit in der Heimath zuweilen durch niedrige Temperatur auf längere Zeit sistirt wird, auch befähigt sein, diese Kältestarre längere Zeit zu ertragen. (Ueber Thermobacterien vgl. II, p. 90.)

Indem wir, wie es zumeist geschieht (Molisch, l. c. p. 49), eine jede Tödtung durch eine inframinimale Temperatur als Erfrieren bezeichnen, haben wir ein Erfrieren mit und ohne Eisbildung zu unterscheiden und zu beachten,

1) H. Müller-Thurgau, Landwirthschaftl. Jahrb. 1886, Bd. 45, p. 488, 505. — Vieles ist auch schon in Müller's Arbeit, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 133, enthalten. — Vgl. II, § 67.

2) H. Müller-Thurgau, l. c. p. 305.

3) H. Molisch, Unters. ü. d. Erfrieren d. Pflanzen 1897, p. 61. — Offenbar wurde auch bereits von Göppert, Hardy und Kunisch (Lit. bei Molisch, l. c. p. 56) ein Absterben über Null beobachtet, jedoch wurde nicht genügend controlirt, ob sich die Pflanzen nicht durch Strahlung etc. unter die vom Thermometer angezeigte Temperatur abkühlten (vgl. II, p. 304).

4) H. R. Göppert, l. c. 1830, p. 63; 1883, p. 50.

dass letztere, d. h. das Gefrieren, den Tod verursachen kann, aber nicht verursachen muss. Dieser Sprachgebrauch erscheint mir in der That zweckmässiger, als der Vorschlag H. Müller-Thurgau's (1886, l. c. p. 496), unter »Erfrieren« nur die durch Gefrieren erzielten Tödtungen zu verstehen. Denn auch in diesem Falle kommt die Tödtung nicht immer in derselben Weise zu Stande, und eine nähere causale Aufhellung ist doch stets nothwendig.

Die Pflanzen, die eine Eisbildung vertragen, sind im gefrorenen Zustand keineswegs unveränderlich und unempfindlich. Denn einmal sterben auch die steif gefrorenen Pflanzen mit der Zeit ab, und ferner kann durch eine weitere Senkung der Temperatur der Tod herbeigeführt werden. Letzteres folgt schon aus der erwähnten Existenz eines specifischen Ultraminimums. Auch ist allgemein bekannt, dass in einem ungewöhnlich kalten Winter Obstbäume und andere Holzgewächse erfrieren, welche die übliche Winterkälte jedes Jahr ohne Schaden ertragen hatten<sup>1)</sup>.

Das Absterben solcher Pflanzen, die das Austrocknen nicht ertragen, wird schon durch die mit der Kälte zunehmende Eisbildung und Wasserentziehung verursacht werden, die z. B. bei  $-30$  C. sehr ansehnlich sein muss (II, § 67). Jedoch kommt nach den Beobachtungen in der Natur ein analoges Verhalten auch austrocknungsfähigen Moosen zu, und nach Pictet<sup>2)</sup> werden die bei  $-60$  C. gefrorenen (austrocknungsfähigen) Räderthiere durch eine weitere Erniedrigung der Temperatur getödtet. Denn während diese Organismen durch eine Temperatur von  $-60$  C. während 24 Stunden nicht geschädigt wurden, gingen bei gleich langer Abkühlung auf  $-80$  bis  $-90$  C. zahlreiche, auf  $-150$  bis  $-160$  C. sämtliche Individuen zu Grunde. Nach den später (II, p. 305) mitzutheilenden Erfahrungen über Mikroorganismen ist zu vermuthen, dass es auch Organismen giebt, die z. B. durch eine Erniedrigung der Temperatur von  $-100$  auf  $-200$  C. getödtet werden.

Mag nun eine solche Tödtung durch die mit der weiteren Abkühlung gesteigerte Entziehung des Imbibitionswassers (II, § 67, 68) oder auf andere Weise bewirkt werden, so ist doch soviel gewiss, dass auch nach dem Gefrieren des flüssigen Zellinhaltes noch eine zum Tode führende Veränderung möglich ist<sup>3)</sup>. Beachtet man ferner, dass die völlig trockenen Samen und Sporen mit der Zeit ihre Keimkraft verlieren, so wird es wahrscheinlich, dass die Lebensfähigkeit auch in der tiefsten Temperatur nicht unbegrenzt conservirt wird, dass also sowohl die im wasserdurchtränkten, als auch die im trockenen Zustand abgekühlten Pflanzen endlich absterben (II, p. 287). Denn mehr als eine erhebliche Verlängerung der Lebensdauer ist doch nicht zu erwarten, und das erwähnte Verhalten der Räderthiere (und sicherlich vieler Organismen)

1) Bsp. in den citirten Schriften von Göppert etc. — Ueber Erfahrungen an Thieren vgl. z. B. A. Welter, Die tiefen Temperaturen 1893, p. 75; P. Bachmetjew, Zeitschr. f. wiss. Zoolog. 1899, Bd. 66, p. 324. — Einige weitere Angaben über das Erfrieren animalischer Organismen bei A. Labbé, La Cytologie 1898, p. 37.

2) R. Pictet, Archiv. d. scienc. phys. et naturell. d. Geneve 1893, III. sér., Bd. 30, p. 314.

3) Nägeli (Sitzungsab. d. Münchener Akad. 1864, I. p. 274) nahm irrigerweise an, dass für die steif gefrorene Pflanze eine weitere Erniedrigung der Temperatur bedeutungslos sei.

beweist, dass in der tieferen Temperatur das Absterben schneller von statten gehen kann. Nach den Versuchen (II, p. 303) von de Candolle scheint ausserdem die Keimfähigkeit des trockenen Samens von *Lobelia Erinus* in tiefer Temperatur früher zu erlöschen, als unter normalen Verhältnissen.

Aus dem Umstande, dass bei sehr tiefer Temperatur sehr viele chemische Reactionen sistirt sind<sup>1)</sup>, lässt sich in unseren Fragen ebensowenig ein für alle Fälle giltiger Schluss ziehen, wie aus den physiologischen Experimenten, in denen die Abkühlung immer nur eine verhältnissmässig kurze Zeit dauerte. Thatsächlich wird die Lebensfähigkeit in verschiedenartigen Starrezuständen lange erhalten, und dass dieses auch im gefrorenen Zustand geschieht, beweisen schon die arctischen Pflanzen, die während eines halben Jahres steif gefroren sind<sup>2)</sup>.

Alle diese Erfolge treten ebensogut bei langsamer, wie bei schneller Abkühlung ein, und zwar wird die Pflanze durch die ultraminimale Erniedrigung der Temperatur, also nicht durch das Aufthauen getödtet. Demgemäss kann eine Pflanze, die schon durch die Eisbildung zu Grunde geht, auch durch das langsamste Aufthauen nicht gerettet werden, während die Pflanze, die das Erfrieren erträgt, bei schnellem Aufthauen am Leben bleibt. Dieses wird also nicht geschädigt, wenn man eine bei  $-6$  C. steif gefrorene *Stellaria media* u. s. w. (II, p. 297) in ein warmes Zimmer bringt oder durch Eintauchen in Wasser von  $+25$  C. plötzlich aufthaut. Ebenso beobachtete Frisch<sup>3)</sup>, dass die auf  $-59$  C. abgekühlten Bacterien ihre Bewegungsthätigkeit sogleich wieder aufnahmen, als die Eismasse in weniger als einer Minute aufthaute.

Die Befähigung, den schnellen Wechsel so gut zu ertragen, ist ökologisch bedeutungsvoll (vgl. II, p. 93). Denn in der Natur wird durch die Sonnenstrahlen nicht selten ein sehr schnelles Aufthauen bewirkt, das z. B. in wenigen Minuten vollendet ist, wenn in den Hochalpen eine bis dahin im Schatten stehende gefrorene Pflanze von den Sonnenstrahlen getroffen wird. In der That vermochten Müller-Thurgau<sup>4)</sup>, sowie Molisch<sup>5)</sup> in der Regel irgend einen nachtheiligen Einfluss des schnellen Aufthauens nicht zu entdecken. Eine Ausnahme wurde nur für die Frucht des Apfels und der Birne<sup>6)</sup> und für das Blatt von *Agave americana* (Molisch, l. c. p. 47) gefunden, die nach mässigem Gefrieren bei sehr langsamem Aufthauen am Leben bleiben, bei schnellem Aufthauen aber absterben.

Ebenso vertragen die Pflanzen eine plötzliche Abkühlung. Denn so weit

1) R. Pictet, Zeitschr. f. physikal. Chem. 1895, Bd. 16, p. 447.

2) Wenn nach v. Charpentier (Bot. Ztg. 1843, p. 43) *Trifolium alpinum*, *caespitosum*, *Geum montanum*, *Cerastium latifolium* weiter wuchsen, nachdem sie 4 Jahre lang von dem Gletscher bedeckt gewesen waren, so ist damit nicht gesagt, dass diese Pflanzen ein so langes Gefrieren aushalten. Denn da die Temperatur unter dem Eise im Sommer sicher auf Null und auch darüber steigt, so waren die Pflanzen eine gewisse Zeit im Jahre nicht gefroren.

3) Frisch, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1877, Bd. 75, Abth. 3, p. 257.

4) H. Müller-Thurgau, Landwirthschaftl. Jahrbüch. 1886, Bd. 15, p. 506.

5) H. Molisch, Das Erfrieren d. Pflanzen 1897, p. 34. — Falls bei dem Aufthauen sich die Intercellularen mit Wasser füllen, so wird diese Injection ziemlich bald wieder aufgehoben. Vgl. Bd. I, p. 258, 264.

6) Müller-Thurgau, Schweizerische Zeitschrift für Obst- u. Weinbau 1894.

bekannt, macht es für diejenigen Pflanzen, welche das Gefrieren aushalten, der Regel nach nichts aus, ob die Körpertemperatur schnell oder langsam erniedrigt wird, und es ist auch noch fraglich, ob der schnelle Temperaturabfall für diejenigen Pflanzen nachtheilig ist, welche durch die Eisbildung getödtet werden. Dass wenigstens die Schädigung nicht in erster Linie durch die plötzliche Eisbildung in dem überkälteten Organismus (II, § 67) verursacht wird, dafür spricht die Erfahrung, dass die (geschälte) Kartoffel auch dann erfriert, wenn die Ueberkältung vermieden ist und sich das Eis allmählich bei  $-4$  C. bildet (II, p. 298).

Ganz spurlos geht indess keine Inanspruchnahme vorbei, und so ist es verständlich, dass wiederholtes Gefrieren und Aufthauen schädlich wirkt. So wurden nach Göppert<sup>1)</sup> *Lamium purpureum*, *Stellaria media*, *Helleborus niger* u. s. w. getödtet, als sie mehr als sechsmal hinter einander bei  $-4$  bis  $-5$  C. gefroren und in einem Zimmer aufthauen, während diese Pflanzen im Freien, d. h. ohne diesen Wechsel,  $-11$  bis  $-12$  C. aushielten.

Während Göppert<sup>2)</sup> das Erfrieren durch das Gefrieren zu Stande kommen lässt, suchte Sachs<sup>3)</sup> darzuthun, dass die Tödtung erst während des Aufthauens eintritt und durch eine Verlangsamung des Aufthauens vermieden werden kann. Durch die schon besprochenen Untersuchungen von Müller-Thurgau wurde indess der wahre Sachverhalt sichergestellt.

Gewöhnlich lässt sich erst nach dem Aufthauen erkennen, ob die Pflanze noch lebendig ist. In einigen Fällen treten jedoch Reactionen ein, durch die der Eintritt des Todes in der gefrorenen Pflanze angezeigt wird. In diesem Sinne benutzte und interpretirte schon Göppert<sup>4)</sup> die Blaufärbung, welche in den Perigonblättern von *Phajus*, *Calanthe* und einigen anderen Orchideen durch die Abspaltung des Indigos eintritt, wenn die Pflanze durch genügende Abkühlung oder in irgend einer anderen Weise getödtet wird. Fernerhin haben dann Detmer<sup>5)</sup> die Farbenänderung im Blatte von *Begonia manicata*, Molisch<sup>6)</sup> die Farbenänderung in *Nitophyllum peltatum* (Floridee) und die Entwicklung des Cumaringeruches als Indicien für die Tödtung durch das Gefrieren benutzt.

Im vorstehenden ist bereits die specifisch verschiedene Widerstandsfähigkeit der einzelnen Arten, sowie der Organe und der Entwicklungsstadien

1) Göppert, Wärmeentwicklung i. der Pflanze 1830, p. 62; Gefrieren, Erfrieren u. s. w. 1833, p. 49.

2) Göppert 1830, l. c. p. 232; Bot. Ztg. 1874, p. 73. Vgl. auch Kunisch, Ueber die tödtliche Einwirkung niederer Temperaturen. Dissertat. 1880, p. 42.

3) J. Sachs, Sitzungsber. der Sächs. Gesellschaft der Wissensch. zu Leipzig 1860, Bd. 12, p. 27; Versuchsstationen 1860, Bd. 2, p. 175. — Eine ähnliche Vermuthung wurde schon von Duhamel (Naturgeschichte der Bäume 1765, Bd. 2, p. 277) ausgesprochen. Vgl. die Lit. bei Müller-Thurgau 1886, l. c. p. 506. — Müller-Thurgau hat auch erörtert, durch welche Umstände die Experimente von Sachs zu Resultaten führten, welche die Theorie dieses Forschers zu stützen schienen.

4) Göppert, Bot. Ztg. 1874, p. 399; Müller-Thurgau, Landw. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 462, 466; 1886, p. 345; Molisch, l. c. p. 35. — Vgl. über Indigobildung Bd. I, p. 495. — Dass die Blaufärbung der genannten Blüten durch Indigo bedingt ist, erkannte bereits Marquart 1830. Nach Kunisch (l. c. p. 37, 50) tritt diese auf Spaltung beruhende Blaufärbung (Indigobildung) auch im sauerstofffreien Raume ein.

5) Detmer, Bot. Ztg. 1886, p. 324. — Ueber Farbenänderungen ohne Tödtung vgl. Bd. I, p. 319, 497.

6) Molisch, l. c. p. 38, 41.

derselben Art durch Beispiele illustriert. Auch ist schon früher (II, p. 287) darauf hingewiesen, dass die Pflanzen der arctischen und der gemässigten Zone in geeigneter Weise eingerichtet und ausgestattet sein müssen, um den Winter überdauern zu können<sup>1)</sup>. Wie sich zur Erreichung dieses Zieles unter Umständen die Resistenz mit der Entwicklung ändert, dafür sind ein schönes Beispiel die Winterknospen der Holzpflanzen, die durch die Winterkälte auch dann nicht geschädigt werden, wenn die sich entfaltenden und entfaltenen Blätter und Blüten leicht erfrieren. Die gequollenen Samen scheinen zumeist ein wenig widerstandsfähiger zu sein, als die Keimpflanze<sup>2)</sup>. Jedoch ist auch diese geringe Erhöhung der Resistenz schon bedeutungsvoll, weil die wasserdurchtränkten Samen zum guten Theil durch die Bedeckung mit Boden u. s. w. bis zu einem gewissen Grade geschützt sind, während die freiliegenden Samen, sofern sie austrocknen, eine jede Temperaturerniedrigung ertragen.

Mit den Anpassungen an die normalen Lebensbedingungen steht es auch im Zusammenhang, dass die tropischen Pflanzen im allgemeinen leichter erfrieren<sup>3)</sup>. Jedoch sind die tropischen Pflanzen zum Theil ebenso oder sogar im höheren Grade resistent, als bei gewissen Pflanzen der gemässigten Zone diejenigen Organe und Entwicklungsphasen, die nur auf die Sommerzeit berechnet sind. Zudem muss mit einem tief liegenden Temperaturminimum nicht immer eine grosse Widerstandsfähigkeit gegen Kälte verknüpft sein. So gehen die Schwärmsporen von *Olothrix zonata* zu Grunde, wenn sie bei  $-4$  C. einfrieren<sup>4)</sup>, obgleich sie sich noch in Wasser von  $0^{\circ}$  bewegen und obgleich das Wachstumsminimum dieser Pflanze bei Null liegt (I, p. 87). Es ist auch noch nicht untersucht, ob diejenigen Meeresalgen leicht erfrieren, die zwar noch bei  $-1,8$  C. wachsen (II, p. 88), aber in der Natur normalerweise nicht wesentlich tiefer abgekühlt werden.

Wie nicht anders zu erwarten, lehren die Erfahrungen, dass die Widerstandsfähigkeit einer Art gegen Kälte bis zu einem gewissen Grade von den übrigen Aussenbedingungen und von den vorausgegangenen Culturbedingungen abhängt. So erfroren nach G. Haberlandt<sup>5)</sup> die bei  $+18$  bis  $+20$  C. erwachsenen Keimpflanzen leichter, als die bei  $+8$  C. cultivirten Keimlinge. Ferner gingen nach Göppert<sup>6)</sup> *Senecio vulgaris*, *Poa annua*, *Fumaria officinalis*, die im November und December bis  $-11$  C. ausgehalten hatten, schon bei  $-9$  C. zu Grunde, nachdem sie 15 Tage in einem Warmhaus zugebracht hatten. Auch scheint den etiolirten Pflanzen eine geringere Widerstandsfähigkeit zuzukommen. Durch die besondere Combination von Licht und Wärme wird zugleich mit dem abweichenden Habitus (II, § 26) offenbar auch veranlasst, dass

1) Die Wurzeln pflegen minder resistent zu sein, als die Stämme. Mohl, Bot. Ztg. 1848, p. 6; 1862, p. 324; Göppert, Gefrieren, Erfrieren u. s. w. 1883, p. 56.

2) Göppert, Die Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 43; G. Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 48.

3) Vgl. Karsten, Bot. Ztg. 1861, p. 289; Göppert, Botan. Jahresb. 1873, p. 263; Naudin, Annal. d. scienc. naturell. 1877, VI. sér., Bd. 5, p. 323 u. s. w. — Siehe auch II, p. 298 Erfrieren über Null.

4) Strasburger, Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 62.

5) G. Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 48; Botan. Jahresb. 1879, p. 239.

6) Göppert, l. c. 1830, p. 63.



die in den Hochalpen erwachsenen Pflanzen zumeist nicht so leicht erfrieren, als die in der Ebene erwachsenen Individuen derselben Art<sup>1)</sup>.

Im allgemeinen scheint die Widerstandsfähigkeit durch alle ungünstigen Aussenbedingungen etwas reducirt zu werden, so dass eine Abnahme der Resistenz z. B. ebenso durch eine übermässige, als durch eine ungenügende Versorgung mit Wasser oder einem Nährstoff veranlasst werden kann<sup>2)</sup>. Bedenkt man, dass ferner der Beginn der Ruhezeit und des Wiedererwachsens der Thätigkeit, sowie verschiedene andere Momente von Bedeutung sind, so ist klar, dass in der Natur eine Steigerung der Frostempfindlichkeit durch verschiedene Factoren und Combinationen erzielbar ist. Es ist deshalb auch verständlich, dass zwar häufig die an dem Nordabhang stehenden Individuen einer Nadelholzart frosthärter sind, zuweilen aber leichter erfrieren, als die an dem Südbabhang erwachsenen Individuen.

**Folgen der Wasserentziehung.** — Wie schon erwähnt, wird durch eine weitgehende Wasserentziehung die Widerstandsfähigkeit derart gesteigert, dass nach dem Befunde verschiedener Forscher<sup>3)</sup> schon die lufttrockenen Samen, Pilzsporen, Bacterien und vermuthlich alle austrocknungsfähigen Objecte durch die erzielbare tiefste Temperatur (— 200 bis — 250 C.) nicht geschädigt werden. Allerdings erstrecken sich diese Versuche nur auf kürzere Zeit, und nur von Brown und Escombe (l. c.) wurde 110 Stunden auf — 183 bis — 192 C. abgekühlt. Es ist also nicht ausgeschlossen, dass bei längerer Dauer des Experimentes ein Absterben beobachtet wird (II, p. 299). In der That fand C. de Candolle<sup>4)</sup>, dass nach 118 Tagen, während die Temperatur zwischen — 37 bis — 57 C. geschwankt hatte, und zuweilen etwas über — 37 C. gestiegen war, die Samen von *Lobelia Erinus* die Keimfähigkeit verloren hatten, die in den übrigen Samen (*Avena*, *Triticum* u. s. w.) unverändert geblieben war. Durch Zufuhr von wenig oder viel Wasser müssen sich natürlich alle Abstufungen bis zu der Widerstandsfähigkeit der turgescen ten Objecte herstellen lassen. Da sich ferner durch die Verminderung der Turgescenz der Gefrierpunct erniedrigt, so wird dadurch auch der Erfrierpunct derjenigen Pflanzen hinausgeschoben, die durch die Eisbildung getödtet werden (II, p. 298).

Die tödtliche Wasserentziehung kann aber einmal durch die übermässige Eisbildung in der Pflanze (II, p. 299) und ferner dadurch verursacht werden, dass die Pflanze austrocknet, weil sie dem gefrorenen Boden nicht die Wassermenge

1) Es ist noch zu entscheiden, ob bei Versetzung von Pflanzen aus einem nördlichen in ein wärmeres Klima die höhere Resistenz in einem ähnlichen Sinne nachwirkt, wie die Abkürzung der Vegetationszeit (II, § 60).

2) Vgl. H. Müller-Thurgau, Landwirth. Jahrb. 1886, Bd. 15, p. 343. An dieser Stelle sind auch andere Beobachtungen über die Abhängigkeit der Frostempfindlichkeit von den Aussenbedingungen zu finden. Einige Beobachtungen schon bei Duhamel, Naturgesch. d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 270.

3) R. Pictet (Archiv. d. scienc. phys. et naturell. d. Genève 1893, III. période, Bd. 30, p. 314) erzielte — 200 C. mit flüssiger Luft; dgl. H. Brown und F. Escombe (Proceed. of the Royal Society 1897, Bd. 62, p. 160). W. Th. Thiselton-Dyer (Proceed. of the Royal Society 1899, Bd. 65, p. 362) erreichte — 250 C. mit Hilfe von flüssigem Wasserstoff. In den früheren Versuchen von Pictet, de Candolle, Edwards u. Collin, Göppert wurde mit minder tiefer Temperatur gearbeitet.

4) C. de Candolle, Archiv. d. scienc. physiqu. et naturell. de Genève 1895, III. pér., Bd. 33, p. 504.

entreissen kann, die zur Deckung des Transpirationsverlustes nothwendig ist. Durch das so erzielte Austrocknen der oberirdischen Theile gehen auch bei uns in trockenen Wintern einzelne Holzpflanzen zu Grunde<sup>1)</sup>. Da aber in arctischen Gegenden der Boden sehr lange gefroren ist, so ist es wesentlich, dass die hier wachsenden Holzpflanzen in ähnlicher Weise gegen zu starke Transpiration geschützt sind, wie die xerophilen Arten in einem warmen Klima<sup>2)</sup>.

**Schutz gegen Gefrieren.** Nehmen auch die Pflanzen mit der Zeit die Temperatur der Umgebung an, so kann doch durch alle Einrichtungen, welche die Abkühlung des Pflanzenkörpers verzögern (vgl. II, Kap. XVI), ein gewisser Schutz gegen eine vorübergehende tiefe Temperatursenkung gewonnen werden. In viel höherem Maasse als durch die Bauverhältnisse, werden freilich die Pflanzen durch die Bedeckung mit Erde, mit Schnee etc. vor einer zu weitgehenden Abkühlung und damit vor dem Erfrieren bewahrt<sup>3)</sup>. Durch eine solche Bedeckung wird auch die Temperaturerniedrigung durch Ausstrahlung verhindert, durch welche in hellen Nächten die Körpertemperatur der Pflanze bis 8 C. unter die Lufttemperatur sinken kann. (Näheres II, Kap. XVI.) Unter diesen Umständen findet man thatsächlich Pflanzen steif gefroren, obgleich das Thermometer nur bis auf + 1 bis + 2 C. zurückging. Weil aber diese Verhältnisse nicht immer genügend berücksichtigt wurden, sind die älteren Angaben über das Erfrieren über Null nur mit Vorsicht aufzunehmen (II, p. 298).

Wie durch Nebel wird die Abkühlung durch Strahlung durch eine jede Trübung der Luft, also auch durch rauchende Feuer vermindert, deren Anwendung als ein Schutzmittel gegen das Erfrieren in einer klaren Frostnacht schon Plinius und ebenso die Peruaner vor der Entdeckung Amerikas kannten<sup>4)</sup>. Da der Rauch durch Verminderung der Abkühlung des Pflanzenkörpers, aber nicht durch die Abhaltung der Sonnenstrahlen, d. h. durch die Verlangsamung des Aufthauens, wirkt, so müssen die Feuer schon in der Nacht angezündet werden. Ueberhaupt ist der Regel nach das Leben der Pflanze durch Verlangsamung des Aufthauens nicht zu retten (II, p. 300)<sup>5)</sup>. Wenn also, was noch fraglich ist, das Begiessen der gefrorenen Pflanze mit Wasser nützlich ist, so muss das nicht durch die Verlangsamung des Aufthauens, sondern durch andere Ursachen bedingt sein.

**Die specifisch verschiedene Widerstandsfähigkeit** ist bereits, insbesondere mit Rücksicht auf höhere Pflanzen, durch Beispiele illustriert<sup>6)</sup>. Zur Ergänzung

1) Vgl. Bd. I, p. 213 u. die dort cit. Arbeiten von Kihlmann, sowie von Stenström. Ferner Göppert, l. c. 4830, p. 58; Molisch, l. c. p. 50; Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 45, 717. — Ueber die Transpiration gefrorener Pflanzen und bei niedriger Temperatur siehe Bd. I, p. 228 und Prillieux, Compt. rend. 1872, Bd. 74, p. 4344.

2) Kihlmann, Stenström, l. c. Die Knospenschuppen u. s. w. sind überhaupt nicht auf Verhinderung der Abkühlung, sondern auf Schutz gegen Transpiration und gegen andere Unbilden berechnet. Vgl. auch Grüss, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 669.

3) Näheres über Schutzmittel gegen Gefrieren und Erfrieren bei H. Müller-Thurgau, Landwirthschaftl. Jahrb. 1886, Bd. 15, p. 338; H. R. Göppert, Ueber das Gefrieren, Erfrieren d. Pflanze etc. 1883, p. 67; A. B. Frank, Krankheiten der Pflanze II. Aufl., 1895, Bd. I, p. 244.

4) Vgl. Göppert 1830, l. c. p. 230; Boussingault, Agronom., Chim. agricole et Physiol. 1862, Bd. 2, p. 384.

5) Näheres bei Müller-Thurgau, l. c. p. 355.

6) Ebenso ist die näher orientirende Literatur citirt. Ueber frostharte Rassen vgl. Noll, Landwirth. Jahrbüch. 1885, p. 708. Ueber Pollenkörner P. Rittinghaus, Verhandlg. d. naturw. Vereins d. Rheinlande Jahrg. 43, 5. Folge, Bd. 3, p. 164.

sollen hier noch einige Belege für die Resistenz der turgescenten Algen und Pilze mitgetheilt werden.

**Algen.** — Schon die Flechten führen uns Algen und Pilze vor, welche in der Natur die höchste Kälte aushalten. Das thut ebenso die Alge des rothen Schnees, *Sphaerella nivalis*, die in einem Versuche von Göppert<sup>1)</sup> durch — 36 C. nicht geschädigt wurde. Ferner blieben Diatomeen lebendig, als sie von Schuhmann<sup>2)</sup> auf — 20 C., von Pictet<sup>3)</sup> auf — 200 C. abgekühlt wurden. Es dürfte also durch die ungleiche Resistenz der verschiedenen Arten bedingt sein, dass Ewart<sup>4)</sup> eine Tödtung von Diatomeen bei — 8 bis — 10 C. beobachtete. Sicherlich vertragen unsere gewöhnlichen Arten von *Spirogyra*, *Cladophora*, *Vaucheria* u. s. w. in ihrem vegetativen Zustand keine sehr niedrigen Temperaturen. Jedoch halten manche ein Einfrieren in Eis aus, während andere möglicherweise durch das Gefrieren stets getödtet werden<sup>5)</sup>. Es wurde schon (II, p. 302) darauf hingewiesen, dass gewisse Algen trotz ihres niedrigen Minimums leicht erfrieren, und vielleicht leben in warmen Meeren Pflanzen, die schon über Null leicht zu Grunde gehen.

**Pilze.** — Abgesehen von den Pilzen in den Flechten, widerstehen auch die ausdauernden *Polyporus*-Arten der grössten Winterkälte, während verschiedene Hutpilze ziemlich leicht erfrieren<sup>6)</sup>. Augenscheinlich sind aber die Sporen der Hutpilze sowie der Schimmelpilze sehr widerstandsfähig, und nach Chodat<sup>7)</sup> werden die Sporen von *Mucor mucedo* durch — 110 C. nicht getödtet. Falls, wie es Chodat angiebt, auch das Mycelium dieses Pilzes diese niedrige Temperatur aushält, kommt ihm eine höhere Resistenz zu, als den Hyphen von *Penicillium*, *Botrytis*, die nach H. Hoffmann<sup>8)</sup> ziemlich leicht erfrieren. Ferner verträgt das Plasmodium von *Aethalium* und anderen *Myxomyceten* keine grosse Kälte<sup>9)</sup> und kleine Amöben scheinen nach Molisch<sup>10)</sup> durch Eisbildung in dem Protoplasma stets getödtet zu werden.

Dagegen sind alle bis dahin untersuchten Bacterien so resistent, dass sie auch im wachstumsthätigen Zustand in der Natur durch die Kälte nicht getödtet werden. Nur bei sehr länger Dauer der Kältewirkung wurde bei einigen Arten ein Absterben gefunden<sup>11)</sup>. Auch ist in den Versuchen, in welchen zum Theil einige Stunden lang bis — 200 C. abgekühlt wurde, weder eine Tödtung der Sporen, noch der vegetativen Zellen beobachtet worden<sup>12)</sup>. Jedoch fanden R. Pictet

1) Göppert, Bot. Ztg. 1873, p. 645.

2) Citirt nach Göppert, Bot. Ztg. 1875, p. 645.

3) R. Pictet, Archiv. d. scienc. physiqu. et naturell. d. Genève 1893, III. sér., Bd. 30, p. 311.

4) A. Ewart, Annals of Botany 1898, Bd. 12, p. 366.

5) Lit.: A. Ewart, l. c.; W. Went u. G. S. Went, Annals of Bot. 1898, Bd. 12, p. 33; Molisch, Das Erfrieren d. Pflanzen 1897, p. 21.

6) Vgl. J. Schmitz, Linnaea 1843, Bd. 17, p. 445; Fries, Annal. d. scienc. naturell. 1839, IV. sér., Bd. 12, p. 304; Göppert, Bot. Ztg. 1875, p. 644; Gefrieren, Erfrieren d. Pflanzen etc. 1883, p. 37.

7) M. R. Chodat, Bulet. d. l'Herbier Boissier 1896, Bd. 4, p. 894.

8) H. Hoffmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 321. Vgl. auch Molisch, Das Erfrieren d. Pflanzen 1897, p. 18.

9) Kühne, Unters. ü. d. Protoplasma 1864, p. 88.

10) Molisch, l. c. p. 17.

11) Vgl. die Literatur bei Flügge, Mikroorganismen III. Aufl., 1896, Bd. I, p. 440.

12) E. Schuhmacher, Sitzungsb. der Wiener Akad. 1874, Bd. 70, Abth. I, p. 177 (— 113 C. mit Aether u. fester Kohlensäure); A. Frisch, ebenda 1880, Bd. 80, III, p. 77;

und E. Yung<sup>1)</sup> *Micrococcus luteus* und die vegetativen Zellen von *Bacillus anthracis* abgestorben, nachdem die Nährflüssigkeit 108 Stunden auf — 70 und dann weitere 20 Stunden auf — 130 C. abgekühlt gewesen war, während unter diesen Umständen die Sporen von *Bacillus anthracis*, *subtilis*, *ulna* nicht gelitten hatten.

Für Hefezellen wurde von Schumacher (l. c. p. 173) eine theilweise Tödtung bei — 113,7 C. beobachtet. Ferner fand Melsens<sup>2)</sup>, dass durch längeren Aufenthalt in — 94 C. die Gährwirkung verlangsamt wurde, die nach Pictet und Yung<sup>3)</sup> ganz erloschen war, als die Hefezellen 108 Stunden bei — 70 C. und weitere 20 Stunden bei — 130 verweilt hatten. Nach Pictet (l. c. 1893, p. 312) sollen aber durch die tiefsten Temperaturen nicht nur das wirksame Enzym der Hefe, sondern auch die wirksamen Stoffe in den giftigen Bacterien zersetzt werden.

### § 67. Eisbildung in der Pflanze.

Bei genügender Abkühlung wird, wie schon (II, p. 297) bemerkt, in der Pflanze Eis<sup>4)</sup> gebildet, das häufig in direct sichtbaren Massen auftritt, dessen Entstehung und Existenz aber auch durch die Sprödigkeit der steif gefrorenen Pflanze, sowie durch den Gang der Temperatur bei dem Gefrieren und dem Aufthauen der Pflanze angezeigt wird. Da aber die Pflanzensäfte wässrige Lösungen sind, so liegt der Gefrierpunct unter Null, und zudem ist eine mehr oder minder ansehnliche Unterkühlung nöthig, um in der Pflanze die Eisbildung einzuleiten.

Bei dem Gefrieren wird das Eis zumeist nicht im Innern, sondern ausserhalb der Zellen gebildet. Demgemäss findet man in gefrorenen Geweben das Eis zwischen den Zellen, also in den präexistirenden Intercellularen oder in Räumen, die von den wachsenden Eismassen durch Auseinanderdrängung oder Zerreißung von Zellen erweitert oder geschaffen wurden. Mit zunehmender Eisbildung wird dann bei manchen Pflanzen eine Zersprengung der peripherischen Gewebe erzielt und damit ein Riss hergestellt, aus welchem Eismassen hervortreten<sup>5)</sup>. Analog wie in den Intercellularen bilden sich Eiskristalle und

R. Pictet, *Archiv. d. scienc. phys. et naturell. d. Genève* 1893, III. sér., Bd. 30, p. 311 (bis — 200 C.); Dewar and Mc Kendrick, *Royal Inst. Proc.* 1892, Bd. 13, p. 699 (— 182 C.); J. Meyer, *Centrabl. f. Bacteriol. I. Abth.*, 1900, Bd. 28, p. 594 und die an diesen Stellen citirte Lit.

1) R. Pictet und E. Yung, *Compt. rend.* 1884, Bd. 98, p. 747.

2) Melsens, *Compt. rend.* 1870, Bd. 70, p. 634.

3) R. Pictet und E. Yung, l. c. p. 748; Pictet, l. c. 1893, p. 312.

4) Gegenüber Hunter u. Anderen, welche die Entstehung von Eis in der Pflanze leugneten, wurde dessen Bildung im Pflanzenkörper festgestellt von Schübler und seinen Schülern (1823, 1826). Vgl. Göppert, *Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen* 1830, p. 138, 160.

5) Vgl. Prillieux, *Annal. d. scienc. naturell.* 1869, V. sér., Bd. 12, p. 129. Ausserdem können sich auch Eismassen in anderweitig entstandenen Rissen bilden und sammeln. Es sei nur beiläufig erwähnt, dass in manchen Fällen bis 4 cm hohe, kammartig hervorragende Massen von Eis beobachtet wurden. Lit. bei Caspary, *Bot. Ztg.* 1854, p. 665; Sachs, *Bericht. d. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. z. Leipzig* 1860, Bd. 12, p. 10; Ch. Bay, *Botanic. Gazette* 1894, Bd. 19, p. 321.

Eismassen auch auf der Schnittfläche saftiger Pflanzentheile, also z. B. dann, wenn Stücke einer Rübe, eines Kürbisses u. s. w. im feuchten Raum zum Gefrieren gebracht werden.

Die Eisbildung wurde vornehmlich von Sachs (l. c.), Prillieux (l. c.), H. Müller-Thurgau<sup>1)</sup> und Molisch<sup>2)</sup> verfolgt. Die beiden zuletzt genannten Forscher studirten den Vorgang auch unter dem Mikroskope, indem sie dasselbe in einem doppelwandigen Metallkasten hielten, dessen Wandungsraum mit einer Kältemischung beschickt wurde<sup>3)</sup>.

Im allgemeinen scheint in einem saftigen Gewebe das Eis zunächst in den Intercellularen zu entstehen, während es im Holze, in welchem die Intercellularen zurücktreten, in den todtten trachealen Elementen aufzutreten pflegt<sup>4)</sup>. Es ist übrigens einleuchtend, dass z. B. die in einem Intercellularraum gebildete Eismasse durch ihre Vergrößerung ähnlich wie ein Keil wirkt, also Zellen und Gewebe mit grosser Energie auseinandertreibt. Diese Eisbildung und Gewebetrennung wird in Folge der bestimmten anatomischen Anordnung in jedem Falle in einer specifischen Weise vor sich gehen<sup>5)</sup>. Offenbar ist es also in den gefrierenden, aber nicht erfrierenden Pflanzentheilen durch den Bau erreicht, dass durch die Eisbildung keine allzu nachtheiligen Zerreibungen eintreten. Von den mannigfachen Eigenheiten sei hier nur kurz erwähnt, dass sich nach Prillieux in dem Stengel der Labiaten vielfach unter der Epidermis 4 Eismassen bilden, die durch das festere collenchymatische Gewebe der Stengelkanten von einander getrennt sind. Im Stengel von *Senecio crassifolius* treten unter der Epidermis gewöhnlich 5 einzelne Eismassen auf; im Stengel verschiedener Scrophularineen bildet sich häufig ein Ringmantel aus Eis unter der Oberhaut. Im Blattstiel von *Cynara scolymus* (Fig. 31) entstehen gleichfalls Eismassen unter der Epidermis. Ausserdem zerreisst das Innengewebe, so dass jeder Fibrovasalstrang von einer Parenchymmasse umschlossen ist, aus welcher Eisnadeln in die luftführenden Räume hervorragen. Da die Trennung in der Regel in der Richtung des geringsten Widerstandes erfolgen wird, so ist es begreiflich, dass sich reihenförmig angeordnete Zellen häufig in Richtung dieser Reihen von einander trennen. Auch ist es leicht zu verstehen, warum bei vielen Pflanzen der herbstliche Blattfall durch ein Gefrieren sehr beschleunigt wird (II, § 62).

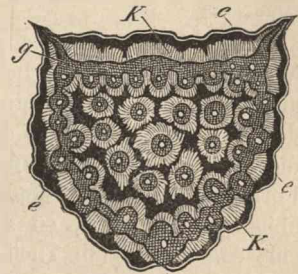


Fig. 31. Querschnitt eines langsam gefrorenen (und erfrorenen) Blattstiels von *Cynara scolymus*. (Nach Sachs.) *e* Epidermis; *g* Parenchym, innerhalb dessen die fibrovasalstränge liegen, die von Eisnadeln umgeben sind. Auf dem Parenchym haben sich die Eismassen *K* gebildet, welche in die schwarz gehaltenen Hohlräume ragen.

Es genügt hier der Hinweis, dass die durch die Eisbildung erweiterten oder erzeugten Hohlräume bei dem Aufthauen wieder theilweise oder auch gänzlich

1) H. Müller-Thurgau, Landwirth. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 434 und 1886, Bd. 15, p. 453.

2) H. Molisch, Unters. ü. d. Erfrieren d. Pflanzen 1897.

3) Am zweckmässigsten ist der von Molisch angewandte Apparat. Vgl. über solche Beobachtungen auch Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 28, p. 642.

4) H. Müller-Thurgau 1886, l. c. p. 481.

5) Näheres bei Prillieux u. in den übrigen citirten Arbeiten. Vgl. ferner Frank, Krankheit. der Pflanzen II. Aufl., 1894, Bd. I, p. 178; M. Dalmer, Flora 1895, p. 437; Ludwig, Botan. Centralbl. 1899, Bd. 80, p. 405.

ausgeglichen werden, während sie erhalten bleiben, wenn man das gefrorene Stück in kalten Alkohol bringt und in diesem aufthauen lässt. — Ebenso sei nur beiläufig erwähnt, dass das Eis der Regel nach aus Nadeln oder Säulen besteht, die senkrecht gegen die Ansatzstelle gerichtet sind und die sich zu grösseren Massen vereinen können. (Näheres bei Müller, Sachs u. s. w. I. c.)

Die erwähnten Thatsachen sind völlig verständlich, wenn, wie es der Fall ist, die Eisbildung leichter ausserhalb, als innerhalb der Zelle stattfindet. Ausserhalb der Zelle muss, wie es zuerst Sachs (I. c. p. 12) betonte, die dünne Wasserschicht gefrieren, welche die Zellwand gegen den dampfgesättigten Interzellularraum überzieht. Eine solche Eisbildung wirkt wie eine Wasserentziehung, und demgemäss wird zur Wiederherstellung des Gleichgewichtes aus dem Zellinnern Wasser nachströmen, das wiederum erstarrt. Bis zu einem gewissen Grade liegt also ein analoger Process vor, wie bei der Entstehung und dem Wachsthum von Eisnadeln oder Eismassen auf einem feuchten Boden oder auf einem wasserdurchtränkten Gipspfropf<sup>1)</sup>. Ebenso wie der Boden wird mit der fortschreitenden Eisbildung auch die Zelle (das Gewebe) wasserärmer, während gleichzeitig der Zellsaft in entsprechendem Maasse an Concentration zunimmt. Denn die gelösten Stoffe werden in dem (lebendigen) Protoplasten zurückgehalten (I, § 16), und demgemäss ist das gebildete Eis fast reines Wasser<sup>2)</sup>.

Das Gesagte gilt ebenso für den Fall, dass die gefrierenden Zellen in Wasser liegen. Das erhebliche Schrumpfen, das unter diesen Umständen z. B. an dem Faden einer Spirogyra<sup>3)</sup> beobachtet wird, tritt ebenso (wie auch bei dem Welken) an den in der Luft gefrierenden Zellen ein, sofern es nicht durch die Starrheit der Zellwand unmöglich gemacht ist (II, Kap. 4). Da aber die Form- und Dimensionsänderungen in dem Gewebe von verschiedenen Umständen abhängen (II, § 17), so ist es begreiflich, dass bei dem Gefrieren zum Theil eine Abnahme, zum Theil eine Zunahme des Volumens bezw. der Länge oder der Dicke eines Organes beobachtet wird<sup>4)</sup>. Es ist auch bereits darauf hingewiesen, dass die Eisbildung Bewegungsvorgänge verursachen kann, indem sie eine Erschlaffung oder eine ungleiche Dimensionsänderung in den antagonistischen Geweben hervorruft (II, § 19).

Ebenso wie bei dem Gefrieren einer Salzlösung ist auch bei dem Gefrieren der Pflanze (bei intracellulärer und extracellulärer Eisbildung) der Gleichgewichtszustand hergestellt, nachdem eine bestimmte Menge Eis gebildet ist. Diese

1) Vgl. hierüber O. Lehmann, Molecularphysik 1888, Bd. I, p. 347. Mit diesem Vorgang haben auch bereits Le Conte, Mohl und Sachs (I. c. p. 6) die Eisbildung in der Pflanze verglichen.

2) Nach Sachs (Lehrb. IV. Aufl., p. 703) enthielt das an der Schnittfläche der Blattstiele der Artischoke, nach H. Müller (1880, I. c. p. 143) das an der Schnittfläche der Runkelrübe gesammelte Eis ungefähr 1 pro Mille an festen Bestandtheilen. Dieser geringe Gehalt an festen Stoffen kann aber nur durch eingeschlossene Mutterlauge etc. bedingt sein, da das in einer Salzlösung gebildete Eis reines Wasser ist. Vgl. Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chem. 1891, Bd. I, p. 742.

3) Molisch, Das Erfrieren d. Pflanzen 1897, p. 22.

4) Einige Thatsachen bei Sachs, Bericht. ü. d. Verhandl. d. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1860, Bd. 12, p. 24; H. Müller-Thurgau, Landw. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 188.

Eismenge wird dann durch die Erniedrigung der Temperatur vermehrt, durch die Erhöhung der Temperatur vermindert, wie das auch H. Müller (1880, l. c. p. 180) beobachtete, als er gefrorene Pflanzen aus  $-10\text{ C.}$  in  $-2\text{ C.}$  brachte. Da aber der Salzgehalt nur eine mässige Erniedrigung des Gefrierpunctes bewirkt<sup>1)</sup>, so wird in den Pflanzen gewöhnlich schon bei  $-3$  bis  $-8\text{ C.}$  mehr als die Hälfte des Wassers in Eis verwandelt. So enthielten nach H. Müller<sup>2)</sup> 100 gr eines bei  $-4,5\text{ C.}$  gefrorenen Apfels 53 gr Eis, d. h. es waren von dem im turgescen ten Zustand vorhandenen Wasser bei  $-4,5\text{ C.}$  63,8 Proc., bei  $-15,2\text{ C.}$  aber 79,3 Proc. gefroren. Bei sehr niedriger Temperatur, z. B. bei  $-60$  bis  $-100\text{ C.}$  dürfte somit in der Zelle ein flüssiger Inhalt nicht mehr zu bemerken sein. Jedoch ist auch bei einer so tiefen Temperatur sicherlich nicht derjenige Theil des Imbibitionswassers gefroren, der mit grosser Energie festgehalten (adsorbirt) ist (vgl. I, § 12).

Diese allgemeinen Betrachtungen gelten auch für den Fall, dass Eis in dem Innern der Zelle entsteht. Eine solche intracellulare Eisbildung ist in der That durch Göppert<sup>3)</sup>, H. Müller<sup>4)</sup> und Molisch<sup>5)</sup> nachgewiesen. Nach Molisch (l. c. p. 18) tritt z. B. in dem in die Luft ragenden Fruchträger von *Phycomyces nitens* bei  $-17\text{ C.}$  (ohne eine extracellulare Eisbildung) das Gefrieren ein, während in den Epidermiszellen der Blätter von *Tradescantia discolor* (l. c. p. 27) bei  $-4\text{ C.}$  Eis entsteht, wenn die in Wasser liegenden Schnitte gefrieren. Bei genügender Erniedrigung der Temperatur muss ja schliesslich in jeder Zelle Eis gebildet werden, sofern nicht durch die extracellulare Eisbildung, bzw. durch die auf diese Weise erzielte Wasserentziehung, der Zellinhalt durch die zunehmende Concentration und endlich durch das Austrocknen vor dem Gefrieren bewahrt wird. Da nun aber die extracellulare Eisbildung, die Ueberkältung u. s. w. Factoren sind, die je nach der Pflanze und den obwaltenden Verhältnissen einen anderen Werth haben, so ist es begreiflich, dass die intracellulare Eisbildung nicht in jedem Falle und nicht unter allen Umständen beobachtet wird. Möglicherweise begünstigt schon eine plötzliche Abkühlung die intracellulare Eisbildung. Jedoch ist nicht zu vergessen, dass ein schneller Wasseraustritt aus der Zelle möglich ist und dann stattfindet, wenn nach einer Ueberkältung in kurzer Zeit (II, p. 312) eine ansehnliche Eismenge ausserhalb der Zelle entsteht.

Ist reichlich Zellsaft vorhanden, so wird vermuthlich in diesem das Eis

1) Vgl. II, p. 312. Für die 1,01 proc.  $\text{KNO}_3$ -Lösung, sowie für die hiermit isosmotischen Lösungen beträgt die Gefrierpuncterniedrigung  $-0,308\text{ C.}$ , für die 10,1 proc. Lösung  $-3,08\text{ C.}$  u. s. w.

2) H. Müller-Thurgau, Landw. Jahrb. 1886, Bd. 15, p. 472. In der Kartoffel wurden bei  $-5\text{ C.}$  sogar 77,2 Proc. des Wassergehaltes in Eis verwandelt. — In methodischer Hinsicht sei nur bemerkt, dass (l. c. p. 469) auf die Eismenge aus der Wärmetönung geschlossen wurde, die sich ergibt, wenn das eine Mal eine ungefrorene, das andere Mal eine gefrorene Kartoffel in Wasser von bekannter Temperatur gebracht wird. Ausserdem (l. c. p. 473) lässt sich die Eismenge auch annähernd aus dem Temperaturgang beim Gefrieren ermitteln.

3) Göppert, Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 26; Regel's Gartenflora 1879, p. 260.

4) H. Müller-Thurgau, Landw. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 184.

5) H. Molisch, Das Erfrieren d. Pflanzen 1897, p. 16.

auftreten. Indess zeigen die Plasmodien<sup>1)</sup> und die Amöben<sup>2)</sup>, dass das Protoplasma ebenso gut gefrieren kann, wie eine todte colloidale Masse. Wenn in diesen Pflanzen mit der Eisbildung die Tödtung verknüpft ist, so ist damit nicht gesagt, dass dieses stets der Fall sein muss, wenn das Protoplasma gefriert. Uebrigens ist noch nicht untersucht, ob die Pflanzen, welche das Gefrieren ertragen, auch eine intracellulare Eisbildung aushalten. Aus der Resistenz gegen eine sehr niedrige Temperatur kann man nicht ohne weiteres einen Schluss ziehen, da man zunächst nicht weiss, ob nicht die intracellulare Eisbildung durch die schon erwähnte Wasserentziehung vermieden wird. Es ist deshalb auch noch fraglich, ob sich in Bacterien Eis bildet, wenn diese im turgescenzen Zustand einer sehr niedrigen Temperatur ausgesetzt werden.

Für die Pflanze ist es von wesentlicher Bedeutung, dass Eis erst nach einer gewissen Ueberschreitung des Gefrierpunctes, also nach einer gewissen Unterkühlung (Ueberkältung) entsteht. Denn auf diese Weise vermögen eine gewisse Abkühlung unter den Gefrierpunct auch solche Pflanzen zu ertragen, die durch die Eisbildung getödtet werden (II, p. 298). Dass in der That der Ueberkältungspunct zum Theil erheblich tiefer liegt, als der Gefrierpunct, ergiebt sich aus folgenden Beispielen, in welchen nach H. Müller<sup>3)</sup> jedesmal zunächst der Gefrierpunct und darauf eingeklammert der Ueberkältungspunct angegeben sind: Kartoffelknolle — 4,0 bis — 4,6 C. (— 2,8 bis — 5,6 C.); Apfel und Birne — 4,4 bis — 4,9 C. (— 2,4 bis — 5,2 C.); Weintraube — 3,4 C. (— 6,8 bis — 7,8 C.); Labellum der Blüthe von *Phajus grandifolius* — 0,58 C. (— 6,0 C.); Laubblätter von *Phaseolus vulgaris* — 0,8 bis — 4,4 C. (— 5,3 bis — 6,3 C.); *Sempervivum tabulaeforme* — 0,55 C. (— 6,48 C.).

Wie man aus diesen Zahlenwerthen ersieht, bestehen keine einfachen Beziehungen zwischen Gefrierpunct und Ueberkältungspunct. Es war dieses auch zu erwarten, da die Ueberkältung nicht von der Concentration des Zellsaftes, sondern zunächst von anderen Umständen abhängt, die auch nach der Tödtung fortbestehen, da durch diese nach H. Müller (l. c. p. 494) die Ueberkältung nur wenig oder auch gar nicht herabgesetzt wird.

Der Gefrierpunct der Pflanze wird zwar in erster Linie durch den Gefrierpunct (den osmotischen Werth) der Säfte bestimmt, jedoch ein wenig auch durch die in der lebenden Pflanze bestehenden Bedingungen beeinflusst, wie sich daraus ergiebt, dass dem ausgepressten Saft und ebenso den getödteten Pflanzen ein etwas geringerer Gefrierpunct zukommt, als den lebenden Objecten<sup>4)</sup>. In der lebenden Pflanze ist also der Gefrierpunct ebenso gut wie die osmotische Leistung (I, p. 124) veränderlich, und es ist einleuchtend, dass ebenso wie durch die Eisbildung auch durch das Welken der Pflanze eine Concentration der Säfte

1) Kühne, Unters. ü. d. Protoplasma 1864, p. 88.

2) H. Molisch, l. c. p. 17.

3) H. Müller-Thurgau, Landwirthschaftl. Jahrb. 1886, Bd. 15, p. 490. Nach Molisch (l. c. p. 18) tritt in dem Fruchträger von *Phycomyces nitens* bei — 17 C., aber nicht bei — 12 C. Gefrieren ein. — In den Tracheiden von *Taxus* beobachteten H. Dixon und H. Joly (Annals of Botan. 1895, Bd. 9, p. 403) bei — 40 bis — 41 C. Eisbildung.

4) H. Müller, l. c. p. 478. Eine lebende Kartoffel ergab z. B. einen Gefrierpunct von — 0,98 C., nach der Tödtung aber von — 0,55 C.



und damit eine Erniedrigung des Gefrierpunctes verursacht wird (H. Müller, l. c. p. 493). In den von H. Müller (l. c.) untersuchten turgescen ten Pflanzen lag der Gefrierpunct zwischen  $-0,15$  und  $-8,0$  C.; bei den meisten saftigen Pflanzen bewegt sich aber der Gefrierpunct zwischen  $-1$  und  $-2$  C.

Beginnt nach der Unterkühlung die Eisbildung, so wird durch diese Wärme producirt, und der Pflanzentheil stellt sich demgemäss nach bekannten physikalischen Gesetzen (sofern die erzeugte Wärme ausreicht) auf den Gefrierpunct ein. Da nun factisch die Temperatur des Pflanzenkörpers nach Beginn der Eisbildung schnell steigt, so folgt schon daraus, dass die Bildung des Eises (analog wie in einer unterkühlten Lösung) schnell von statten geht. Desshalb begreift man auch, dass zwei Thermometer, die in eine Kartoffel an zwei verschiedenen Stellen eingesenkt waren, annähernd dieselbe Temperaturbewegung anzeigten, obgleich die Eisbildung offenbar von einem oder von einigen Puncten aus begonnen hatte (Müller, l. c.).

Demgemäss muss durch eine locale Eisbildung (analog wie durch die Gegenwart eines Eisstückchens im Wasser) die Unterkühlung verhindert werden können. Offenbar wird es auf solche Weise, d. h. dadurch, dass sich in dem ausgetretenen Saft leicht Eis bildet, bewirkt, dass die geschälte Kartoffel schon bei  $-4$  C., also ohne Unterkühlung gefriert (vgl. II, p. 298). Ferner kann man durch eine schnelle Abkühlung eines dickeren Pflanzentheiles erreichen, dass sich in der Peripherie Eis bildet, wenn die Temperatur des Innern noch nicht auf den Gefrierpunct gesunken ist. So ist es zu verstehen, dass in den Versuchen H. Müller's das in das Innere einer dicken Runkelrübe eingesetzte Thermometer eine Eisbildung ohne Unterkühlung anzeigte, die aber dann eintrat, wenn die Rübe sehr langsam abgekühlt wurde<sup>1)</sup>.

**Zur Ermittlung des Temperaturganges in gefrierenden Pflanzentheilen** unwickelte H. Müller<sup>2)</sup> das Quecksilbergefäss eines empfindlichen Thermometers mit Blättern u. s. w., oder senkte das Quecksilbergefäss in Bohrlöcher von Kartoffeln, Rüben u. s. w. ein. Die so hergerichteten Objecte wurden dann derart in einen nach dem Princip der Eisschränke construirten Kälteschrank gebracht, dass die abzulesende Scala des Thermometers hervorsah. In einem mit der Kartoffel angestellten Versuch (1880, l. c. p. 169) hatte die Luft im Kälteraum eine Temperatur von  $-4,0$  bis  $-4,5$  C. In diesem Raum sank nach den Angaben des in die Knolle eingesenkten Thermometers die Temperatur der Knolle zwischen 3 und 4 Uhr von  $+15$  C. auf  $-0,1$  C. Nachdem um 4 Uhr 50 Min. mit  $-3,2$  C. das Unterkühlungsmaximum erreicht war, begann die Eisbildung und das Thermometer stieg infolgedessen bis 5 Uhr 15 Min. auf  $-0,8$  C., blieb auf diesem Gefrierpunct bis 6 Uhr 15 Min. stehen, um dann langsam zu fallen. Durch das längere Verharren auf  $-0,8$  C. wird also die Lage des Gefrierpunctes markirt. Ebenso verhartet die Temperatur der geschälten Kartoffel, in der sich

1) H. Müller-Thurgau, Landwirth. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 176; 1886, Bd. 15, p. 488.

2) H. Müller-Thurgau 1880, l. c. p. 156, 168; 1886, l. c. p. 470. — Die in der Botanik längst klar gestellten Verhältnisse des Ueberkältens, Gefrierens und Erfrierens scheint P. Bachmetjew (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1899, Bd. 66, p. 521) nicht zu kennen, der in seinen Untersuchungen über das Gefrieren und Erfrieren der Insekten in principieller Hinsicht nichts Neues bringt.

ohne Unterkühlung Eis bildet (II, p. 298), längere Zeit auf dem Gefrierpunct, um sich fernerhin weiter abzukühlen. Nach dem oben Gesagten ist es auch verständlich, dass nach H. Müller in dem Epheublatt die Wärmeentwicklung durch die Eisbildung nicht ausreichte, um das Blatt und die Thermometerkugel von dem Unterkühlungspunct ( $-3,45$  C.) auf den Gefrierpunct zu erwärmen, der nach anderweitigen Ermittlungen um  $-1,5$  C. liegt. Warum sich der Gefrierpunct der Pflanzen nicht gut durch die Aufthaumethode bestimmen lässt, ist von H. Müller (1880, l. c. p. 177) erörtert.

Bei H. Müller (1886, l. c. p. 473) ist auch dargethan, wie sich aus dem Temperaturgang beim Gefrieren annähernd der Verlauf der Eisbildung ermitteln lässt. Wie zu erwarten, wird diese Eisbildung nach der Ueberschreitung des Unterkühlungsmaximums zunächst beschleunigt, um dann bis zur Einstellung auf den Gefrierpunct verlangsamt zu werden. Auch während die Pflanze auf dem Gefrierpunct verharret, und während sie ferner allmählich tiefer abgekühlt wird, geht die Eisbildung langsamer von statten. In einem Versuche mit einem Kohlrabiblatt fand z. B. H. Müller (l. c. p. 476), dass der kritische Unterkühlungspunct bei  $-4,4$  C. lag. Nimmehr stellte sich das Blatt in  $4\frac{1}{2}$  Minuten auf den Gefrierpunct ( $-1,2$  C.) ein und in dieser Zeit wurden in 100 gr Blattsubstanz 6,69 g Eis gebildet. In den folgenden 3 Minuten, in welchen das Blatt auf dem Gefrierpunct verharrete, wurden weitere 2,25 gr Wasser in Eis übergeführt. Von da ab kühlte sich das Blatt im Verlaufe von 56 Minuten allmählich auf  $-4,3$  C. ab, und während dieser Zeit entstanden weitere 32,4 gr Eis, so dass bei Beendigung des Versuches 100 gr Blattmasse 41,3 gr Eis enthielten.

Aus diesen und anderen Erfahrungen ist zu ersehen, dass sich in der unterkühlten Pflanze die Eisbildung nicht so stürmisch vollzieht, wie in einer unterkühlten Lösung. Auch demonstrieren Blätter, in denen sich die Eisbildung von einzelnen, zunächst gefrierenden Puncten ausbreitet, dass diese Ausbreitung nicht immer sehr schnell von statten geht. Es soll hier nicht näher dargelegt werden, dass ein derartiges Verhalten sehr wohl zu verstehen ist, auch dann, wenn es sich um eine extracellulare Eisbildung handelt. Ob das ausserhalb der Zelle befindliche Eis das Gefrieren des unterkühlten Zellsaftes veranlasst, ist zwar wahrscheinlich, aber ebensowenig entschieden, wie die analoge Frage, ob ein Kryställchen durch eine semipermeable Membran hindurch das Auskrystallisiren der übersättigten Lösung desselben Stoffes bewirkt (vgl. I, p. 465, 474).

**Erniedrigung des Gefrierpunctes.** Da für diese Erniedrigung die gleiche Relation gilt, wie für die osmotische Leistung (I, p. 126), so lässt sich aus der Tabelle in Bd. I, p. 129 auch für verschiedene Salzlösungen die Depression des Gefrierpunctes ableiten, wenn man beachtet, dass eine 1,01 proc. Kaliumnitratlösung (0,1 Moleculargewicht in 1 Liter) bei  $-0,308$  C. gefriert<sup>1)</sup> und dass mit der Concentration die osmotische Leistung und die Erniedrigung des Gefrierpunctes in demselben Verhältniss zunehmen. Durch concentrirte Lösungen colloidalen Körper wird also der Gefrierpunct nur wenig erniedrigt, und thatsächlich wird z. B. in einer 10 proc. Gelatinemasse Eis schon bei einer geringen Senkung der Temperatur unter Null gebildet<sup>2)</sup>.

1) Vgl. z. B. Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chem. II. Aufl., 1894, Bd. 4, p. 752. — Da eine 1,01 proc. Lösung von Kaliumnitrat einen osmotischen Druck von 3,5 Atmosphären entwickelt, so entspricht also einem osmotischen Druck von 1 Atmosphäre eine Gefrierpuncterniedrigung um  $-0,088$  C.

2) Siehe z. B. Guthrie, Philosoph. Magazine 1876, V. ser., Bd. 2, p. 241; A. Sabinjew u. N. Alexandrow, Zeitschr. f. physikal. Chem. 1892, Bd. 9, p. 88.

Ist also die Turgorenergie einer Zelle isosmotisch mit einer 1 proc., bezw. einer 3 proc. Kaliumnitratlösung, so kommt dieserhalb dem Zellsaft ein Gefrierpunct von ca.  $-0,3$  bezw.  $-0,9$  C. zu. Dass aber der Gefrierpunct der lebenden Zelle factisch etwas tiefer liegt (II, p. 310), ist wenigstens im allgemeinen als eine Folge der Oberflächenenergie (Capillarität, Imbibition), des osmotischen Druckes etc. verständlich. Da bei der Compression des Wassers durch den Druck von einer Atmosphäre der Gefrierpunct nur um  $0,0075$  C. sinkt<sup>1)</sup>, so wird die Compression durch einen osmotischen Druck von  $3,5$ , bezw. von  $10,5$  Atmosphären<sup>2)</sup> den Gefrierpunct nur um  $-0,025$  bezw.  $-0,075$  C. erniedrigen. Ferner wird der Gefrierpunct durch die Oberflächenenergie ebenso gut deprimirt wie die Dampfspannung (vgl. I, p. 144 Anmerk.). Nach Mousson<sup>3)</sup> wird in einer Capillare von  $0,4$  mm Durchmesser der Gefrierpunct des Wassers um  $0,1$  bis  $0,2$  C. erniedrigt, und ferner wurde von H. Müller-Thurgau (1880, l. c. p. 146) für nasses Filtrirpapier ein Gefrierpunct von  $-0,1$  C. gefunden. Also selbst dann, wenn die Zellhaut mit reinem Wasser imbibirt sein sollte, würde die extracelluläre Eishildung (bei Ausschluss von Ueberkältung) erst unter Null beginnen. Mit der Tödtung treten aber in Folge der Mischung der Säfte, der Injection der Inter-cellularen etc. Veränderungen ein, die es begreiflich machen, dass der Gefrierpunct modificirt wird, und zwar scheint der Gefrierpunct der toten Pflanzen annähernd mit dem Gefrierpunct des ausgepressten Saftes übereinzustimmen.

**Eine Unterkühlung** tritt in Wasser und in Salzlösungen stets ein, wenn die Berührung mit Eis oder eine locale Eishildung vermieden sind, und ist besonders in Capillaren leicht zu beobachten. So fand Mousson (l. c.), dass Wasser in einer Capillare von  $0,4$  mm Durchmesser bei  $-7$  bis  $-10$  C. noch nicht gefror, und Dufour<sup>4)</sup> constatirte, dass Wassertropfen von einigen Millimeter Durchmesser, die in einem Gemisch (von gleichem specifischen Gewicht) aus Mandelöl und Chloroform frei schwebten, noch bei  $-8$  bis  $-12$  C. flüssig blieben, bei Berührung mit Eis aber sogleich erstarrten. Diese Unterkühlungen sind also ansehnlicher als in den meisten Pflanzen, deren Verhalten u. a. auch durch einen Versuch H. Müller's (1880, l. c. p. 146) versinnlicht wird. Als dieser nämlich das Quecksilbergefäss des Thermometers anstatt mit einem lebenden Blatte, mit nassem Fliesspapier umwickelte und in den Kältekasten brachte, beobachtete er ebenfalls, dass die Temperatur zunächst auf  $-3$  bis  $-4$  C. fiel, um dann, in Folge der Eishildung, plötzlich auf den Gefrierpunct ( $-0,1$  C.) zu steigen. Da zudem in toten Pflanzen eine ähnliche Unterkühlung eintritt, wie in den lebenden Objecten (II, p. 310), so handelt es sich bei der Ueberkältung um ein physikalisches Phänomen, das durch die im vitalen Zustand bestehenden Bedingungen nicht wesentlich beeinflusst wird. Eine physikalische Behandlung des Problems der Unterkühlung<sup>5)</sup> ist aber nicht unsere Aufgabe, und es genügt der Hinweis, dass, abgesehen von der

1) Clausius, Mechanische Wärmetheorie 1876, p. 174; Lehmann, Molecularphysik 1888, Bd. I, p. 820.

2) Ein solcher Druck wird durch die Lösungen bewirkt, welche mit  $1,04$  bezw.  $3,03$  Proc. Kaliumnitrat isosmotisch sind. In den meisten Pflanzen ist der Turgordruck äquivalent mit der Leistung einer  $1,5$ - bis  $3$  proc. Kaliumnitratlösung. Vgl. I, p. 121.

3) Mousson, Die Physik auf Grundlage d. Erfahrung I. Aufl., 2. Abth., p. 73 und Annal. d. Phys. u. Chem. 1838, Bd. 103, p. 161.

4) Dufour, Annal. d. Physik u. Chemie 1864, Bd. 114, p. 530.

5) Vgl. u. a. Ostwald, l. c. p. 993; Wüllner, Physik IV. Aufl., 1883, Bd. 3, p. 607; G. Tammann, Zeitschr. f. physikal. Chem. 1898, Bd. 25, p. 444; P. Bachmetjew, Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1900, Bd. 67, p. 529. — Dass u. a. die schnelle Abkühlung durch locale Eishildung Einfluss haben kann, ist schon p. 314 erwähnt.

Natur der Flüssigkeit, verschiedene Umstände Einfluss haben können. Uebrigens ist noch nicht ermittelt, ob etwa der Unterkühlungspunct durch die geringe Grösse eines Bacteriums erheblich hinausgeschoben wird, und ferner, ob die Ueberkältung schon durch das ausserhalb der Zelle befindliche Eis vermieden wird (vgl. II, p. 312).

## § 68. Die Ursachen des Erfrierens.

Der irrigen Annahme von Duhamel, Senebier u. A.<sup>1)</sup>, die Eisbildung bewirke die Zersprengung und hierdurch die Tödtung der Zelle, traten Göppert<sup>2)</sup>, Sachs<sup>3)</sup>, Nägeli<sup>4)</sup> mit gewichtigen Gründen entgegen. Schon durch die Thatsache, dass viele Pflanzen durch das Gefrieren nicht getödtet werden, dass ferner in der Zelle in der Regel kein Eis entsteht, wird die Unhaltbarkeit jener Ansicht erwiesen. Aber selbst ein Gefrieren des Zellinhaltes würde keine Zersprengung der Zellhaut herbeiführen, da diese vermöge ihrer Dehnbarkeit einer grösseren Inanspruchnahme gewachsen ist, als durch das Gefrieren zu Stande kommt<sup>5)</sup>. Werden aber durch die intercellulare Eisbildung u. s. w. einzelne Zellen und Gewebe zerrissen (II, p. 307), so hat das, ebenso wie eine locale Verwundung, keine Tödtung oder nachhaltige Schädigung der Pflanze zur Folge.

Die Schädigung oder Tödtung bei dem Erfrieren beruhen also auf irgend welchen Störungen und Veränderungen im Protoplasten, die sich als directe oder indirecte Folgen der Abkühlung einstellen. Die specifische Eigenschaft der Pflanzen bringt es aber mit sich, dass die Schädigung und Tödtung nicht in allen Fällen durch dieselben Vorgänge und Combinationen herbeigeführt werden. Es ergiebt sich das schon daraus, dass, wie in § 66 und 67 dargelegt ist, 1) gewisse Pflanzen schon über Null, also ohne Gefrieren zu Grunde gehen; 2) bestimmte Pflanzen durch die Eisbildung bei einer Temperatur getödtet werden, die sie ohne das Gefrieren ertragen; 3) andere Pflanzen nur eine gewisse oder auch eine jede beliebige Eisbildung und Temperaturerniedrigung aushalten.

Wie früher (II, § 63, 64) hervorgehoben wurde, geht in einer inframinimalen Temperatur schliesslich eine jede Pflanze zu Grunde, und die zu der Gruppe I gehörenden Pflanzen beweisen, dass die Tödtung auch ohne Eisbildung möglich ist. Mit dieser werden aber weitere Factoren wirksam, zu denen die durch die Eisbildung bewirkte Wasserentziehung gehört. Da diese mit der Eisbildung steigt, so müssen bei genügender Erniedrigung der Temperatur alle Pflanzen absterben, die das Austrocknen nicht ertragen (II, § 70). Nun wird

1) Literatur bei Göppert, Die Wärmeentwicklung in den Pflanzen 1830, p. 8; Molisch, Das Erfrieren d. Pflanzen 1897, p. 66.

2) Göppert, l. c. p. 25.

3) Sachs, Versuchsstationen 1860, Bd. 2, p. 179; Flora 1862, p. 20.

4) Nägeli, Sitzungsber. d. Bayrisch. Akad. 1861, I, p. 267.

5) Vgl. II, § 16. Ferner Nägeli, l. c. p. 267; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop. II. Aufl., 1877, p. 453. — So lange Flüssigkeit in der Zelle vorhanden ist, wird übrigens eine Drucksteigerung in der Zelle ausgeglichen, da Wasser so lange nach aussen getrieben wird, bis der Gleichgewichtszustand hergestellt ist.

aber bei den meisten Pflanzen schon bei — 3 bis — 8 C. mehr als die Hälfte des Wassers in Eis verwandelt (II, p. 309), und es ist deshalb näher aufzuklären, wie es kommt, dass gewisse nicht austrocknungsfähige Pflanzen — 20 und sogar — 30 bis — 50 C. aushalten (II, p. 297). Falls unter diesen Umständen der flüssige Inhalt gefriert, so wird zunächst in das Auge zu fassen sein, ob das Gefrieren anders wirkt, als das Austrocknen, oder ob die Pflanze in der durch die niedrige Temperatur hergestellten Stimmung befähigt ist, einen grösseren Wasserverlust zu ertragen<sup>1)</sup>.

Ohne Frage sterben auch diejenigen Pflanzen, welche die Eisbildung ertragen, mit der Zeit ab, wenn sie dauernd im gefrorenen Zustand, also bei inframinimaler Temperatur gehalten werden. Somit wird nicht in allen Fällen die Tödtung beim Gefrieren durch die Wasserentziehung bewirkt, wie es H. Müller<sup>2)</sup> und H. Molisch<sup>3)</sup> annehmen, die in ungerechtfertigtem Generalisiren alle Erfolge auf einen einzelnen Factor schieben, der in vielen Fällen und unter bestimmten Umständen nachweislich den Tod herbeiführt. Thatsächlich beweisen schon die austrocknungsfähigen Samen, die im gequollenen Zustand leicht erfrieren (II, p. 302), dass mit der Austrocknungsfähigkeit nicht nothwendig eine hohe Resistenz gegen Kälte verknüpft sein muss<sup>4)</sup>. Da es sich bei der Ausbildung dieser Eigenschaften um ökologische Anpassungen handelt, so wird vermuthlich das nähere Studium von Pflanzen, die in ihrer tropischen Heimath dem Austrocknen, aber nicht der Kälte ausgesetzt sind, noch weitere Beispiele dafür liefern, dass eine austrocknungsfähige Pflanze schon bei mässiger Kälte erfriert.

Nun suchen allerdings H. Müller und H. Molisch das Verhalten der austrocknungsfähigen Samen durch die Annahme zu erklären, die Tödtung werde durch die plötzliche Eisbildung in der überkälteten Pflanze und die hierdurch verursachte schnelle Wasserentziehung herbeigeführt. So lange diese Hypothese nicht empirisch geprüft ist, lässt sich nicht bestimmt sagen, ob sie zulässig oder unzulässig ist, da unter Umständen der schnelle Wechsel nachtheilig wirkt. Allerdings wird nach den vorliegenden Erfahrungen durch das schnelle Aufthauen und Gefrieren ein schädlicher Einfluss nicht oder doch nur in einem geringen Grade ausgeübt (II, p. 300). Auch ist für die Samen wenigstens das bekannt, dass sie möglichst schnelles Aufquellen und Austrocknen ohne Nachtheil ertragen. Jedenfalls hat aber Müller für die Kartoffel und für die Runkelrübe erwiesen, dass die Tödtung auch dann erfolgt, wenn die Unterkühlung vermieden ist und demgemäss das Gefrieren und die Eisbildung langsam von statten gehen (II, p. 311).

Ob unter den letztgenannten Bedingungen bei der Kartoffel und den sich

1) Es ist auch noch zu untersuchen, ob die nicht austrocknungsfähigen Bacterien eine sehr grosse Kälte aushalten.

2) H. Müller-Thurgau, Landwirth. Jahrb. 1886, Bd. 13, p. 534.

3) H. Molisch, Das Erfrieren der Pflanzen 1897, p. 534. — Dieser Schluss ist ebenso einseitig wie die Annahme, die Tödtung durch Hitze werde stets durch Gerinnung des Eiweisses bewirkt. Vgl. II, p. 294.

4) Da mit dem Wasserverlust die Resistenz gegen alle Agentien gesteigert wird, so ist natürlich aus der hohen Widerstandsfähigkeit trockener Objecte gegen Kälte in unseren Fragen kein bestimmter Schluss zu ziehen.

ähnlich verhaltenden Pflanzen die Tödtung bei jeder, also auch bei einer geringen Eisbildung erfolgt, ist leider aus den vorliegenden Untersuchungen nicht zu ersehen. Nach diesen scheint aber schon die Eisbildung bei dem Gefrierpunct tödtlich zu wirken, obgleich das unter diesen Umständen gebildete Eisquantum (II, p. 312) nicht ausreicht, um eine Tödtung durch Wasserentziehung (II, § 70) herbeizuführen. Falls dieses zutrifft, muss natürlich durch nähere Studien entschieden werden, wie es kommt, dass Kartoffel, Rübe u. s. w., sofern sie nicht gefrieren, ohne Nachtheil die Abkühlung auf eine Temperatur ertragen, in der sie zu Grunde gehen, sobald Eisbildung eintritt. Auch in diesem Falle ist zu beachten, dass der Erfolg möglicherweise durch Combinationen bedingt ist, und dass vielleicht die Pflanze durch die Abkühlung in einen Zustand versetzt wird, in dem sie gegen die Eisbildung und die hiermit verknüpften Vorgänge empfindlicher ist. Uebrigens befinden sich unter den Pflanzen, die ein Gefrieren und eine ziemlich weitgehende Eisbildung ertragen, auch solche, die durch das Austrocknen leicht getödtet werden.

Die obigen Betrachtungen gelten ebensowohl für die extracellulare, wie für die intracellulare Eisbildung, womit nicht ausgeschlossen ist, dass durch die Eisbildung im Protoplasma ausserdem besondere Wirkungen ausgeübt werden. Aus den Erfahrungen, dass Plasmodien und Amöben durch das Gefrieren getödtet werden, folgt aber natürlich noch nicht, dass es überhaupt keine Organismen giebt, welche die durch die intraplasmatische Eisbildung erzielte Deformation ertragen (II, p. 309). Auch die Thatsache, dass Stärkekleister durch das Gefrieren zu einer grobporigen Masse wird, aus der sich das Wasser wie aus einem Badeschwamme ausdrücken lässt<sup>1)</sup>, folgt nur, dass in diesem Falle die Molecularstructur zerstört wird. Da der Stärkekleister auch nach dem Austrocknen nicht wieder die frühere Wassermasse bindet, während doch gewisse Protoplasten das Austrocknen vertragen, so wird damit direct erwiesen, dass die Erfahrungen am Stärkekleister nicht ohne weiteres auf alle Protoplaste übertragen werden dürfen.

Die gesammten Erfahrungen und Erwägungen führen alle zu dem Schlusse, dass der Kältetod zwar in vielen, jedoch nicht in allen Fällen durch die Wasserentziehung herbeigeführt wird. Wenn diese als nächste Ursache des Absterbens erkannt wird, so ist damit natürlich kein Einblick in diejenigen Structurverhältnisse und Eigenheiten des Protoplasmas gewonnen, die es bedingen, dass die Wasserentziehung tödtlich wirkt oder ertragen wird. Ebensowenig vermögen wir dann, wenn der Tod nicht durch die Wasserentziehung veranlasst wird, die functionellen Störungen u. s. w. anzugeben, die das Absterben verursachen. Nach den früheren allgemeinen Erörterungen (II, § 63, 64) ist es aber klar, dass die für die Erhaltung des Lebens unerlässliche functionelle Harmonie auf verschiedene Weise gestört werden kann, dass also durch verschiedene Factoren und Combinationen das Absterben in einer inframinimalen Temperatur bewirkt wird.

1) Vogel, Gilbert's Annalen 1820, Bd. 64, p. 467. Analoge Veränderungen wurden beim Gefrieren von geronnenem Hühnereisweiss und von Gelatine beobachtet. Vgl. Sachs, Versuchsstationen 1860, Bd. 2, p. 492; H. Müller, Landwirth. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 440; Molisch, l. c. p. 7.

An anderer Stelle (II, p. 284) ist bereits betont, dass die sichtbaren Veränderungen und Deformationen im Protoplasma nur die Folgen der uns unbekannt inneren Verschiebungen und Veränderungen sind. Es genügt deshalb der Hinweis, dass auch in dem Protoplasma durch niedrige Temperatur, ohne Tödtung, weitgehende Deformationen hervorgerufen werden können. Da diese nach Klemm<sup>1)</sup> hauptsächlich durch den Temperaturwechsel veranlasst werden, so pflegen die Deformationen nicht bei dem allmählichen Abkühlen, sondern bei dem schnellen Wiedererwärmen aufzutreten. Diese Reactionsfähigkeit ist aber beachtenswerth, da die meisten Pflanzen durch den schnellen Temperaturwechsel nicht beeinträchtigt werden.

Wenn in niedriger Temperatur, in Folge der Reduction der Gesamthätigkeit, die Störung der functionellen Harmonie im allgemeinen ein langsames Absterben veranlassen wird, so ergiebt sich doch aus den allgemeinen Erörterungen (§ 63, 64), dass unter diesen Umständen vermöge der specifischen Eigenschaften einer Pflanze auch eine schnelle Tödtung möglich ist, dass ferner durch eine weitere Senkung der Temperatur unter das Minimum (abgesehen von dem Gefrieren) eine Beschleunigung des Absterbens eintreten kann, aber nicht nothwendig eintreten muss. Da nun durch die plötzliche Eisbildung in der unterkühlten Pflanze eine schnelle und weitgehende Verschiebung der bisherigen Bedingungen und Verhältnisse verursacht wird, so ist dieserhalb eine Beschleunigung des Absterbens auch dann möglich, wenn der Tod nicht durch die Wasserentziehung, sondern durch andere Umstände veranlasst wird. Aus alledem ist auch zu entnehmen, dass sich die Todesursache aus der Schnelligkeit des Absterbens nicht mit Sicherheit erkennen lässt (Vgl. II, § 63, 64).

So lange wir nicht wissen, durch welche Besonderheiten der Structur u. s. w. die mehr oder minder grosse Widerstandsfähigkeit des Protoplasmas bedingt ist, vermögen wir auch nicht die Veränderungen zu präcisiren, durch welche das Protoplasma in gewissen Organen und Entwicklungsphasen (z. B. in den Winterknospen der Holzpflanzen) eine höhere Resistenz gegen Kälte gewinnt. Bis zu einem gewissen Grade kann freilich die Widerstandsfähigkeit schon durch die Erhöhung des Gefrierpunctes des Zellsaftes und der Imbibitionsflüssigkeit der Zellhaut gesteigert werden. Dieserhalb ist es in der That von ökologischer Bedeutung, dass verschiedene Pflanzen durch die Abkühlung zu der selbstregulatorischen Vermehrung des Zuckergehaltes (I, p. 514, 618), also zu einer Erhöhung des Turgors und damit zu einer mässigen Erniedrigung des Gefrierpunctes veranlasst werden. Ob aber, wie A. Fischer<sup>2)</sup> vermuthet, die Fettbäume durch die winterliche Oelbildung resistenter gegen Kälte werden, ist nicht entschieden und lässt sich auch nicht theoretisch voraussagen.

Auf die verschiedenen indirecten Schädigungen durch Kälte und Gefrieren haben wir nicht einzugehen. Auf die mechanische Zerreißung von Zellen und Geweben in Folge der Eisbildung wurde schon II, p. 307 hingewiesen. Ferner ist bereits II, p. 75 auf die Gewebespannungen aufmerksam gemacht, die durch Abkühlung sowie besonders durch das Schrumpfen in Folge der Wasserentziehung durch die Eisbildung entstehen und die zuweilen ein plötzliches Einreißen, so z. B.

1) P. Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 28, p. 644. Vgl. ferner II, Kap. XV.

2) A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 22, p. 455.

die Bildung von Frostrissen in Bäumen verursachen (Lit. II, p. 73). Auch wurde (I, p. 243) besprochen, dass das Gefrieren des Bodens eine ungenügende Wasserversorgung und dadurch das Absterben der Pflanze veranlassen kann. Endlich sei auf das Auswintern der Saaten und darauf hingewiesen, dass die gefrorenen und brüchigen Zweige u. s. w. leichter durch Sturm und mechanische Eingriffe beschädigt werden<sup>1)</sup>.

### Abschnitt III.

## Schädliche Wirkungen des Lichtes.

### § 69.

Dass und warum viele Pflanzen das Licht bedürfen, also durch die Entziehung des Lichtes geschädigt werden, wurde schon früher (II, § 25, I, p. 344) besprochen. Bei dieser Gelegenheit ist auch hervorgehoben, dass andererseits eine jede Pflanze durch eine zu hohe Lichtintensität benachtheiligt wird, dass es also für eine jede Pflanze ein Maximum und Ultramaximum der Beleuchtung giebt. Das zulässige Maximum liegt verhältnissmässig hoch bei denjenigen Pflanzen, die an sonnigen Standorten gedeihen, an welchen die typischen Schattenpflanzen langsam oder schnell absterben. Derartige Pflanzen giebt es unter den chlorophyllführenden Phanerogamen und Kryptogamen, von denen z. B. viele Algen das intensive Sonnenlicht nicht vertragen<sup>2)</sup>. Ebenso finden sich unter den Pilzen alle Abstufungen von Arten, die im Sonnenlicht wachsen, bis zu solchen, die schon im diffusen Licht zu Grunde gehen. So werden nach Elfving<sup>3)</sup> *Aspergillus glaucus*, nach Laurent<sup>4)</sup> die Sporen von *Ustilago carbo* durch längere Besonnung getödtet, während die Plasmodien verschiedener *Myxomyceten*<sup>5)</sup> ziemlich schnell im Sonnenlicht absterben. Ferner gehen manche Bacterien im Sonnenlicht schnell, andere langsamer zu Grunde, und gewisse Arten vermögen schon im diffusen Licht nicht zu gedeihen. Unter Verweisung auf die Zusammenstellung der Erfahrungen und der Literatur in bacteriologischen Werken<sup>6)</sup> sei hier nur erwähnt, dass die sonst so widerstandsfähigen Sporen gegenüber dem Sonnenlicht vielfach nicht resistenter zu sein scheinen, als die vegetativen Zellen. Arloing fand sogar, dass die Sporen von *Bacillus*

1) Vgl. Frank, Krankheiten d. Pflanzen II. Aufl., 1894, p. 177.

2) Vgl. die II, p. 407 citirte Literatur.

3) F. Elfving, Einwirkung. d. Lichtes auf d. Pilze 1890, p. 405.

4) E. Laurent, Bullet. d. l. Soc. Botan. d. Belgique 1889, Bd. 28, Abth. 2, p. 162.

5) W. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 723. Vgl. auch II, Kap. XV.

6) Flügge, Die Mikroorganismen III. Aufl., 1896, Bd. 1, p. 444; Migula, System d. Bacter. 1897, Bd. I, p. 364; Lafar, Technische Mykologie 1897, Bd. I, p. 72; Dieudonné, Biolog. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 403; T. Tammes, Landwirth. Jahrb. 1900, Bd. 29, p. 468. An diesen Stellen sind auch die Versuche mit künstlichen Lichtquellen angeführt.



anthracis nach zweistündiger, die vegetativen Stäbchen aber erst nach 26—30stündiger Insolation abgetödtet werden. Somit ist im Naturhaushalt die hemmende und tödtliche Wirkung des Sonnenlichtes von wesentlicher Bedeutung und es scheint, dass sämtliche pathogenen Bacterien durch eine genügende Insolation getödtet werden. Uebrigens ist bis dahin kein vegetabilischer Organismus bekannt, der in einem solchen Maasse lichtempfindlich ist, dass er nur bei völligem Lichtabschluss zu gedeihen vermag.

Bei Pflanzen, die das Sonnenlicht vertragen, lässt sich aber die Tödtung durch Steigerung der Lichtintensität erzielen. Derartige Untersuchungen wurden zuerst von Pringsheim<sup>1)</sup> ausgeführt, der in seinen Studien mikroskopisch die Wirkung verfolgte, welche das durch eine Linse concentrirte Sonnenlicht ausübt. Durch dieses wird in der That eine jede Pflanze schneller oder langsamer getödtet. Die Lichtwirkung tritt dabei nur local, d. h. nur an der beleuchteten Stelle auf, und an dieser werden zunächst häufig Störungen und Veränderungen bemerklich, die reparabel oder doch nicht tödtlich sind. So werden die Plasmaströmung gehemmt und wohl auch anderweitige Deformationen im Protoplasma bewirkt<sup>2)</sup>. Ferner wird eine transitorische Inactivirung oder eine Entfärbung der Chloroplasten beobachtet, die im allgemeinen empfindlicher zu sein scheinen, als das übrige Protoplasma (I, p. 320, 344). Weiter werden nach Pringsheim der im Zellsaft gelöste Farbstoff der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica*, sowie der an Chromatophoren gebundene gelbe Farbstoff der Zungenblüthen von *Calendula officinalis* leicht zertört. Die Farbstoffe mancher anderer Pflanzen erwiesen sich dagegen resistenter, und auf Gerbstoffbläschen, Fetttropfen, Stärkekörner übt das concentrirte Sonnenlicht keinen directen Einfluss aus.

Die Zerstörung der Farbstoffe, sowie die tödtliche Wirkung des Sonnenlichtes treten, wie Pringsheim nachwies, nur (oder doch zunächst) bei Gegenwart von Sauerstoff ein, unterbleiben also, wenn sich die Objecte in indifferenten Gasen befinden<sup>3)</sup>. Daraus ergibt sich zugleich, dass auch die Erfolge im concentrirten Sonnenlicht nicht etwa durch die Wärmewirkung<sup>4)</sup> im Sonnenbildchen, sondern durch den besondern Einfluss der sichtbaren Strahlen erzielt werden. Das Gleiche geht auch daraus hervor, dass gerade die stärker brechbaren Strahlen am intensivsten wirken. Desshalb wird nach Pringsheim die Wirkung des Sonnenlichtes nur wenig geschwächt, wenn man die Strahlen eine Lösung von Kupferoxydammoniak passiren lässt. Dagegen wird die Wirkung durch die Einschaltung einer Lösung von Kaliumbichromat sehr vermindert, und durch Einschaltung einer Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff aufgehoben, obgleich den Strahlen, die dieses Medium durchlässt, die grösste Wärmewirkung

1) Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Botan. 1879, Bd. 12, p. 288. Pringsheim benutzte Sonnenlicht, das durch einen Heliostaten auf einen besonders grossen Mikroskopspiegel geworfen und durch eine unterhalb des Objectisches befindliche Sammellinse zu einem Lichtpunct von ca. 0,35 mm Durchmesser concentrirt wurde. — In vielen Fällen kommt man schon zum Ziele, indem man das durch den Abbé'schen Beleuchtungsapparat concentrirte Sonnenlicht benutzt. — Vgl. auch P. Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 644; Ewart, Annals of Botany 1898, Bd. 12, p. 384; Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 711.

2) P. Klemm, l. c. Vgl. auch Bd. II, Kap. XV.

3) Pringsheim, l. c. p. 351, 358. — Ueber Bacterien vgl. Flügge, l. c. p. 443.

4) Ueber Tödtung durch die Hitze im Brennpunct von Wassertropfen vgl. II, p. 295.

zukommt. Analog verhalten sich die Bacterien, auch diejenigen, die schon durch diffuses Licht geschädigt werden<sup>1)</sup>.

Im allgemeinen scheint also die stärkste Wirkung denselben Strahlen zukommen, durch die auch Wachstums- und Bewegungsvorgänge am stärksten beeinflusst werden (II, § 27, Kap. XII--XV). Jedoch ist noch nicht näher untersucht, ob beide Curven genau übereinstimmen und ob z. B. in denjenigen Fällen, in welchen die Wachstumsvorgänge am intensivsten durch die schwächer brechbaren Strahlen beeinflusst werden, durch diese Strahlen auch die stärkste benachtheiligende Wirkung ausgeübt wird. Ebenso ist noch unsicher, ob die isolirten grünen Strahlen auf gewisse Pflanzen einen schädlichen Einfluss ausüben, und ob ein solcher in bestimmten Fällen dadurch zu Stande kommt, dass der Ausfall einzelner Strahlengruppen eine functionelle Disharmonie und hierdurch eine Schädigung veranlasst (vgl. II, p. 624).

Vermuthlich kommt die schädliche Wirkung des Lichtes nicht immer in derselben Weise zu Stande. Auch lässt schon die Tödtung der anaeroben Bacterien vermuthen, dass bei genügender Lichtintensität auch die aeroben Organismen ohne Mitwirkung des freien Sauerstoffs geschädigt werden. Die Beschleunigung der Tödtung bei Gegenwart von Sauerstoff hängt offenbar mit irgendwelchen Oxydationsvorgängen zusammen. Jedoch ist unbekannt, ob die Bedingungen für die Schädigung etwa durch eine übermässige Beschleunigung der Athmung, durch die Production von schädlichen Stoffen oder in irgend einer anderen Weise geschaffen werden. Der Umstand, dass die Athmung durch eine inframaximale Beleuchtung nicht wesentlich beeinflusst wird (I, p. 573), erlaubt keinen Schluss auf das Verhalten bei einer ultramaximalen Wirkung. Durch eine solche wird ja auch in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia* die Zerstörung des Farbstoffes bewirkt, der unter den gewöhnlichen Beleuchtungsverhältnissen nicht oder doch nur in sehr geringem Maasse oxydirt wird<sup>2)</sup>. Da diese Oxydation (ohne Tödtung) auch durch Wasserstoffsperoxyd verursacht wird, so liegt die Vermuthung nahe, dass die Entfärbung im intensiven Licht ebenfalls durch die Production von activirtem Sauerstoff erzielt wird. Somit ist es auch möglich, dass in bestimmten Fällen der Lichttod durch Wasserstoffsperoxyd oder durch eine noch giftigere Form des activirten Sauerstoffs bewirkt wird<sup>3)</sup>. Durch das Licht werden aber bekanntlich nicht nur Oxydationen, sondern auch Spaltungen, überhaupt mannigfache Umsetzungen und Veränderungen veranlasst, so dass die schädigende Wirkung des Lichtes ebensogut in einer anderen Weise, also auch durch eine directe Veränderung im Protoplasma zu Stande kommen kann.

Befindet sich der Organismus in Luft oder in Wasser, so handelt es sich um eine Lichtwirkung im Inneren der Zelle. Befindet sich aber der Organismus in einer Flüssigkeit, in welcher durch die Lichtwirkung Umsetzungen

1) Vgl. die Lit. bei den in der Anmerkung 6 p. 348 citirten Arbeiten. Ausserdem Beck und Schultz, Zeitschr. f. Hygiene u. Infectionskrankheiten 1897, Bd. 23, p. 490.

2) Es folgt dieses daraus, dass der einmal zerstörte Farbstoff nicht wieder regenerirt wird. Vgl. Pfeffer, Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen 1889, p. 383. Vgl. Bd. I, p. 554.

3) Ueber Giftwirkung von Wasserstoffsperoxyd und Ozon vgl. die in Bd. I, p. 554 citirte Literatur.

erzielt und schädliche Stoffe producirt werden, so kann natürlich auch durch eine Veränderung in der Umgebung die Tödtung bewirkt werden<sup>1)</sup>. Jedenfalls ist es sehr beachtenswerth, dass auch die ausgetrockneten Bacterien (Sporen und vegetative Zustände) durch Licht getödtet werden<sup>2)</sup>. Dasselbe gilt anscheinend auch für die oben erwähnten Sporen von *Ustilago carbo* und vielleicht für manche andere lichtempfindliche Organismen. Dagegen ist es bekannt, dass z. B. die an Felsen lebenden Moose und Flechten im ausgetrockneten Zustand durch den intensivsten Sonnenbrand nicht geschädigt werden und, wie zu erwarten war, wird auch die Keimfähigkeit trockener Samen durch Beleuchtung nicht alterirt<sup>3)</sup>.

#### Abschnitt IV.

### Einfluss der Wasserentziehung.

#### § 70. Austrocknen.

In Anpassung an die besonderen Lebensweisen und Aufgaben sind die verschiedenen Pflanzen und Pflanzenorgane in einem sehr ungleichen Grade befähigt, die Abnahme und den Verlust des Wassergehaltes zu ertragen<sup>4)</sup>. So werden die vegetativen Organe der Blütenpflanzen durch das Austrocknen getödtet, durch das die meisten Samen nicht geschädigt, sondern nur in einen Starrezustand versetzt werden. Schon unter den Gefässkryptogamen giebt es aber einige Arten, deren vegetative Theile das Austrocknen aushalten, und diese Fähigkeit kommt den meisten Moosen und Flechten zu, die an stark besonnten Felsen, überhaupt an ihrem natürlichen Standort häufig staubtrocken werden. Die Flechten sind zugleich Beispiele für austrocknungsfähige Algen und Pilze. Jedoch geht die Mehrzahl der in Wasser lebenden Algen (wenigstens der vegetative Theil) bei dem Austrocknen zu Grunde. Ebenso verhält sich der vegetative Zustand vieler höherer und niederer Pilze, deren Fortpflanzungsorgane und Dauerzustände zumeist den völligen Wasserverlust ertragen. Dasselbe gilt für die Bacterien, unter denen es (ebenso wie unter den übrigen Pilzen) auch solche giebt, die in ihrem vegetativen Zustand durch den Wasserverlust nicht geschädigt werden.

Wie schon das Welken beweist, vermögen alle turgescenzen Pflanzen einen gewissen Wasserverlust zu ertragen, und thatsächlich giebt es alle Abstufungen

1) Vgl. A. Richardson, Bot. Ztg. 1894, p. 304; Dieudonné, Arbeit. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte 1894, Bd. 9, p. 537; Flügge, l. c. p. 443.

2) Vgl. Flügge, l. c. p. 444.

3) T. Tammes, Landwirth. Jahrb. 1900, Bd. 29, p. 467 u. die hier citirte Literatur.

4) Ueber den Einfluss des Wassergehaltes auf das Wachsen, sowie über die Einrichtung für Gewinnung des Wassers und Erhaltung des Turgescenzzustandes vgl. I, § 27, 37; II, § 33, 34, sowie p. 287.

von den Pflanzen, die bei mässigem oder erst bei ansehnlichem Wasserverlust zu Grunde gehen, bis zu denjenigen, die das Austrocknen aushalten. Nach den bisherigen Erfahrungen ist selbst bei den empfindlichen Pflanzen eine Reduction des Wassergehaltes des turgescenten Objectes um 40—50 Proc. zulässig, jedoch giebt es auch Blütenpflanzen, deren vegetative Organe eine Reduction um 80—90 Proc. aushalten<sup>1)</sup>. Im allgemeinen scheint diese höhere Befähigung bei denjenigen Pflanzen vorhanden zu sein, die unter den natürlichen Vegetationsbedingungen zeitweise weitgehend welken, gleichviel ob es sich um Pflanzen handelt, die im turgescenten Zustand wasserarm oder wasserreich sind. Nach G. Schröder<sup>2)</sup> verträgt z. B. das turgescente *Sedum elegans* (mit 16,4 Proc. Trockensubstanz) eine Verminderung des Wassergehaltes um 90, aber nicht um 95 Proc., während die empfindlicheren Blätter der *Parietaria arborea* bei einer Reduction des Wassergehaltes um 50 Proc. theilweise, bei einer Reduction um 70—76 Proc. gänzlich absterben. Uebrigens sind immer nur annähernde Angaben möglich, da das zunächst zulässige Welken auf die Dauer nicht vertragen wird, da ferner die Zellen ungleich resistent sind und in den gewelkten Pflanzen diejenigen Organe und Zellen, welche das Wasser mit grösserer Energie an sich reissen, die übrigen Organe und Zellen aussaugen und zum Absterben bringen (I, p. 194).

Ausserdem bieten insbesondere die Kryptogamen zahlreiche Beispiele dafür, dass Lufttrockenheit, aber nicht eine weitergehende Wasserentziehung im Exsiccator (über Schwefelsäure oder Phosphorsäure) ertragen wird<sup>3)</sup>. Unter den Laubmoosen stirbt z. B. die in Wasser lebende *Fontinalis antipyretica* schon bei Lufttrockenheit ab, während das an mässig feuchten Stellen lebende *Mnium hornum* eine mehrwöchentliche Lufttrockenheit aushält. Dieses Moos und ebenso die etwas resistentere *Funaria hygrometrica* gehen indess mit der Zeit im Exsiccator zu Grunde, in dem *Barbula muralis*, *Bryum cespiticium* und andere an trockenen Stellen wachsende Arten in 20 Wochen nicht getödtet werden (Schröder, l. c. p. 15). Aehnliche Abstufungen werden z. B. auch bei den verschiedenen Arten von *Oscillaria* (Schröder, l. c. p. 32) und von Bacterien gefunden. Eine vollständige Austrocknung erfahren gelegentlich auch in der Natur die an trockenen Felsen lebenden Moose und Flechten. Dagegen dürfte in den im Boden eingewurzelten Pflanzen (auch bei Moosen und Flechten) sogar bei starker Insolation keine völlige Trockenheit eintreten. Zudem hält dieser Trockenzustand nie sehr lange an, da in jeder Nacht der Feuchtigkeitsgehalt erhöht und von Zeit zu Zeit sogar der volle Turgor hergestellt wird.

1) Enthält die turgescente Pflanze 80 Proc. Wasser (vgl. I, p. 191), so würde sich ihr Gewicht bei einer Reduction des Wassergehaltes um 40—50 Proc. um 32—40 Proc., bei einer Reduction um 80—90 Proc. um 72 Proc. vermindern.

2) G. Schröder, Unters. a. d. Bot. Institut in Tübingen 1886, Bd. II, p. 3. Die ältere Literatur über Blütenpflanzen beschränkt sich auf einige Versuche von Dutrochet, Mémoir. p. servir à l'histoire d. végétaux et d'animaux Brüssel 1837, p. 204 und von A. P. de Candolle, Pflanzenphysiol. übers. von Röper 1835, Bd. 2, p. 872. Weitere Versuche bei E. Fleischer, Bot. Centralbl. 1885, Bd. 22, p. 356. — Uebrigens ist bei Schröder die gesammte ältere Literatur citirt.

3) Lit.: G. Schröder, l. c.; A. Ewart, Transact. Liverpool Biol. Soc. 1897, Bd. 11, p. 154; W. Kochs, Biolog. Centralbl. 1892, Bd. 12, p. 336. — Vgl. auch die weiterhin zu besprechenden Versuche von Saussure mit angekeimten Samen.

Bei einem mittleren Feuchtigkeitsgehalt der Luft enthalten die lufttrockenen Pflanzentheile gewöhnlich noch 8—14 Proc. Wasser<sup>1)</sup>, das sich auch im Exsiccator nicht völlig entfernen lässt. Denn wenn über Schwefelsäure der Gleichgewichtszustand hergestellt ist, werden z. B. in den Samen noch 4—3 Proc. (Schröder, Ewart) in *Sticta pulmonacea* (Schröder, l. c. p. 48) sogar 4,8 Proc. Wasser gefunden, die erst allmählich weggehen, wenn die Objecte in trockener Luft auf 100—110 C. erwärmt werden. Gleichviel ob hierbei nur adsorbirtes oder auch chemisch gebundenes Wasser ausgetrieben wird, jedenfalls ist es nicht überraschend, dass auch durch diese gesteigerte Wasserentziehung wiederum gewisse Organismen absterben, die Schwefelsäuretrokkenheit vertragen<sup>2)</sup>. Vermuthlich wird in der That das Absterben verschiedener Samen, Sporen, Moose u. s. w. bei 100 C. wenn auch nicht allein, so doch zum Theil durch die weitere Entziehung (oder Abspaltung) von Wasser verursacht. Indess geht aus der Erfahrung, dass andere Objecte ein mehrstündiges Erhitzen auf 100—110 C. aushalten (II, p. 293), hervor, dass auch die so erzielte Wasserentziehung nicht in allen Fällen tödtlich wirkt. Denn wenn auch vielleicht bei der Erwärmung der über Schwefelsäure getrockneten (dickeren) Samen in der Versuchszeit nicht alles abgebbare Wasser entzogen war, so dürfte doch bei Verwendung von Sporen, Moosen, Bacterien und anderen kleinen Objecten in 1—2 Stunden der Gleichgewichtszustand hergestellt sein. Zudem werden viele Sporen, Bacterien u. s. w. nicht durch einen langen Aufenthalt in absolutem Alkohol getödtet (II, p. 324), durch den sicherlich das imbibirte Wasser sehr weitgehend entfernt wird.

Wie schon früher erwähnt wurde, sterben auch die ausgetrockneten Pflanzen mit der Zeit ab, obgleich in ihnen die Athmungsthätigkeit sistirt ist (II, p. 282). Während aber in manchen trockenen Samen, Sporen, Moosen u. s. w. die Lebensfähigkeit in kurzer Zeit erlischt, wird dieselbe in anderen Objecten viele Jahre und vielleicht mehr als 100 Jahre conservirt (einige Beispiele II, p. 327). Wie weit hierbei die äusseren Bedingungen influiren, ist noch nicht eingehend untersucht (Ueber Einfluss von Wärme und Kälte vgl. II, p. 292, 299). Aus dem Mitgetheilten ist aber zu ersehen, dass jedenfalls der Grad des Austrocknens eine Rolle spielt. Denn einmal wird die Lebensdauer der lufttrockenen Pflanze durch die Zunahme des Wassergehaltes verkürzt, und ferner beweisen diejenigen Pflanzen, welche im Exsiccator schneller absterben als in der Luft (z. B. *Mnium hornum*, *Funaria*), dass die Steigerung der Wasserentziehung in gewissen Fällen das Absterben beschleunigt. Voraussichtlich giebt es aber auch Pflanzen, die bei völliger Austrocknung am längsten lebendig bleiben. Nach unzureichenden Versuchen scheinen z. B. die Sporen von *Phycomyces nitens* ihre Keimfähigkeit gleich lang im Exsiccator und an der Luft (Schröder, l. c. p. 34), sowie auch im sauerstofffreien Raume zu bewahren. Ausserdem ergiebt sich aus Versuchen von M. Ficker<sup>3)</sup>, dass gewisse Bacterien (*B. cholerae*, *typhi*) im

1) Schröder, l. c.; Ewart, l. c.

2) Ebenso dürfte das Tödtten der gefrorenen Pflanzen durch eine weitere Erniedrigung der Temperatur ganz oder zum Theil auf einer gesteigerten Wasserentziehung beruhen. Vgl. II, p. 299.

3) M. Ficker, Ueber Lebensdauer u. Absterben von pathogenen Keimen. Habilitationsschrift 1898, p. 25.

Exsiccator länger am Leben bleiben, als wenn sie abwechselnd in feuchte Luft und in den Exsiccator gebracht werden.

Da durch die Wasserentziehung die physiologische Thätigkeit und Reactionsfähigkeit aufgehoben wird, so ist die Resistenz der trockenstarren Organismen im hohen Grade gesteigert, wie wir dieses schon in Bezug auf Wärme und Kälte gehört haben (II, p. 293, 303). Ferner wird das Leben der trockenen Sporen von Pilzen (*Aspergillus niger*, *Phycomyces nitens*), der Hefezellen, der Bacterien (*Micrococcus prodigiosus* etc.) durch einen längeren Aufenthalt in absolutem Alkohol, Aether, Benzol oder Schwefelkohlenstoff nicht oder doch nur allmählich vernichtet und vielleicht sterben manche Organismen unter diesen Bedingungen nicht schneller ab, als in der Luft. Auch Samen bewahren in den genannten Medien lange Zeit ihre Keimfähigkeit<sup>1)</sup>. Jedoch werden diese sowie alle Organismen getödtet, wenn sie in einem turgescenten oder auch nur in einem stark wasserhaltigen Zustand in Alkohol oder Aether u. s. w. gebracht werden, oder wenn sie getrocknet in verdünnten Alkohol kommen, der eine gewisse Quellung gestattet. Andererseits werden diese Objecte nicht oder langsam getödtet, wenn in dem wasserfreien Alkohol, Aether u. s. w. gewisse giftige Stoffe gelöst<sup>2)</sup> sind oder wenn sie im trockenen Zustand giftigen Gasen oder Dämpfen ausgesetzt werden<sup>3)</sup>.

Sicherlich dringen Alkohol, Aether, Benzol u. s. w. in die trockenen Zellen ein und die in diesen Medien löslichen Stoffe dürften aus den winzigen Bacterien, Sporen u. s. w., wenn auch langsam, jedoch in begrenzter Zeit ausgezogen werden. Demgemäss wird die Keimfähigkeit dieser Organismen durch die Entfernung von Fett u. s. w. nicht unbedingt aufgehoben. Das dürfte indess nicht in allen Fällen zutreffen, und thatsächlich scheinen die ölhaltigen Samen abgestorben zu sein, bevor die Gesamtmenge des Fettes extrahirt ist. Allerdings geht dieses Ausziehen und Abtöden bei Gegenwart der Samenschale sehr langsam von statten, und selbst nach Entfernung der Samenschale schreitet das Hinweglösen des Fettes nur langsam in centripetaler Richtung fort.

Jedenfalls ist es von ökologischer Bedeutung, dass die austrocknungsfähigen Pflanzen eine schnelle Entziehung und Wiederezufuhr von Wasser ohne Nachtheil ertragen. Es liegen also ähnliche Verhältnisse vor wie bei dem Gefrieren und Auftauen (II, p. 300), und es ist zwar noch nicht erwiesen, aber zu vermuthen,

1) Näheres über dieses, auch für die Desinfection wichtige Thema wird eine Arbeit bringen, mit der Herr Kurzwelly in meinem Institut beschäftigt ist. — In historischer Hinsicht sei folgendes bemerkt. Nach Pasteur (Compt. rend. 1877, Bd. 85, p. 99) waren die Sporen von *Bacillus anthracis* noch lebendig, nachdem sie 24 Tage in Alkohol gelegen hatten. Gleiches fand Cl. Bernard (Leçons s. l. phénomènes d. l. vie 1878, p. 54) für Hefezellen nach 3—4 tägigen Aufenthalt in Alkohol. Ferner ist auch mehrfach beobachtet, dass Samen in Alkohol ihre Keimfähigkeit bewahren. (Lit. bei Nobbe, Samenkunde 1876, p. 283.) Ein näheres und kritisches Studium fehlte bis dahin. Die beiläufigen Bemerkungen von H. Hoffmann (Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 334) haben keine Bedeutung. Vgl. auch Flügge, Mikroorganismen III. Aufl., 1896, Bd. I, p. 450.

2) Vgl. B. Krönig u. Th. Paul, Zeitschr. f. Hygiene u. Infectiouskrankheiten 1897, Bd. 25, p. 94. — Unter gewissen Umständen tritt eine Vernichtung des Lebens ein.

3) Diesbezügliche Versuche von G. J. Romanes sind citirt bei H. Brown und F. Escombe, Proceed. of the Royal Soc. 1897, Bd. 62, p. 160.

dass in gewissen Fällen die langsame Wasserzufuhr vortheilhaft ist<sup>1)</sup>. Andererseits werden gewisse Organismen durch die Abnahme des Wassergehaltes zur Bildung von austrocknungsfähigen Dauerzuständen oder Fortpflanzungsmitteln angeregt (II, § 34). In einem solchen Falle ist es wichtig, dass das Austrocknen langsam genug fortschreitet, um die Production der resistenten Organe zu ermöglichen.

Schon eingangs ist auf die ökologisch bedeutungsvolle Thatsache hingewiesen, dass sich die Resistenz in vielen Fällen mit der Entwicklung ändert. Zur Ergänzung sei hier noch erwähnt, dass die Austrocknungsfähigkeit bereits den unreifen Samen und zwar zum Theil schon dann zukommt, wenn diese noch nicht die Hälfte des endlichen Trockengewichts erreicht haben<sup>2)</sup>. Ausserdem wird aber die entwickelte Keimpflanze durch die Wasserentziehung getödtet und deshalb geht mit der Keimung die Austrocknungsfähigkeit allmählich verloren. Wie bereits Th. de Saussure<sup>3)</sup> in einer trefflichen Arbeit darthat, halten nur die eben erscheinenden Keimwürzelchen noch das Austrocknen und zwar zum Theil schon nicht mehr das Austrocknen über Schwefelsäure aus. Nachdem aber die Wurzel, oder die Würzelchen lang oder länger als der Samen geworden sind, sterben sie beim Austrocknen ab, doch kann dann der Keimling das Wurzelsystem durch Production von adventiven Wurzeln ergänzen. Immerhin ist einleuchtend, dass z. B. eine Aussaat von Grassamen unmittelbar nach Beginn des Keimens im höheren Grade durch trockenes Wetter geschädigt wird, als fernerhin, wenn die Wurzeln tiefer in den Boden eingedrungen sind. Analog wie bei den Samen wird bei dem Keimen der austrocknungsfähigen Sporen von *Penicillium*, *Phycomyces*, *Mucor*<sup>4)</sup>, *Uredo*<sup>5)</sup> ein Keimschlauch gebildet, der durch die Wasserentziehung getödtet wird.

Wie in Bezug auf die Resistenz gegen hohe (II, p. 294) und niedrige (II, p. 317) Temperatur, ist es auch unbekannt, durch welche Mittel die Pflanze die Befähigung zum partiellen oder totalen Austrocknen gewinnt oder verliert. Das Zusammenfallen dieser Eigenschaft mit der Anhäufung von Nährstoffen in Samen, Sporen etc. ist als eine ökologische Anpassung aufzufassen, aber es ist keine Nothwendigkeit. Denn einmal vertragen nicht alle mit Reservestoffen angefüllten Zellen

1) G. Schröder, l. c. p. 45—47. In Bezug auf Samen vgl. auch Just, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1877, Bd. 2, p. 338. — Nach Saussure (Annal. d. scienc. naturell. 1827, Bd. 10, p. 92) soll freilich das Leben der ausgetrockneten jugendlichen Keimwürzelchen nur bei langsamer Wasserzufuhr erhalten werden. Jedoch bedürfen diese Befunde einer kritischen Prüfung. Vgl. Schröder, l. c. — Ueber das Austrocknen als Wachstumsreiz vgl. II, p. 267.

2) Schröder, l. c. p. 10. — Ueber Keimen unreifer Samen vgl. Cohn, Symbola ad seminis physiologiam 1847, p. 39; Nobbe, Samenkunde 1876, p. 339 [W. Kinzel, Landw. Versuchsstat. 1901, Bd. 35, p. 255]. — Da die Zellen der unreifen Samen beim Trocknen stärker schrumpfen, so ist auch bei diesen die Zelle mit Reservestoffen völlig angefüllt. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 510.

3) Th. de Saussure, Annal. d. scienc. naturell. 1827, Bd. 10, p. 68; Schröder, l. c. p. 12 u. die hier citirte Literatur; H. Will, Versuchsstationen 1883, Bd. 28, p. 52; G. Bonnier, Rev. général. d. Botan. 1892, Bd. 4, p. 193; Frank, Krankheiten der Pflanzen II. Aufl., 1895, p. 263.

4) Schröder, l. c. p. 34; M. Nordhausen, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 29; Duggar, Botanic. Gazette 1901, Bd. 31, p. 65.

5) H. Hoffmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 329.

das Austrocknen, und ferner kommt diese Fähigkeit z. B. den Moosblättern zu, die keine Reservestoffe anhäufen und welche die völlige Wasserentziehung auch dann aushalten, wenn sie zuvor in einen Hungerzustand versetzt sind (Schröder, l. c. p. 45).

Die Keimfähigkeit der unreifen Samen beweist zudem, dass die völlige Anfüllung mit Reservestoffen nicht nothwendig ist, und es ist in der That noch nicht entschieden, ob speciell die Austrocknungsfähigkeit von Samen, Sporen u. s. w. von einer gewissen Ansammlung der Nährstoffe abhängt. Eine solche Ansammlung gewährt insofern einen Vortheil, als bei dem Austrocknen das Zusammenschrumpfen der Zellen vermindert wird, das aber bei den Moosen in vollem Maasse stattfindet (Schröder, l. c. p. 43). In diesem Falle ergiebt sich zugleich aus der starken Volumverminderung, dass das Protoplasma sehr wasserreich ist, dass also dessen Austrocknungsfähigkeit mit einem grossen Wassergehalt verträglich ist. Ebenso ist z. B. nach den Erfahrungen an Moosen nicht eine Durchtränkung des Protoplasmas mit fettem Oel nothwendig, um die Resistenz gegen die völlige Wasserentziehung zu ermöglichen<sup>1)</sup>. Da ferner in Moosen und anderen Pflanzen der volle Turgor sogleich mit der Wasserzufuhr wiederkehrt, so ist anzunehmen, dass die eintrocknenden Turgorstoffe in den schrumpfenden Vacuolenräumen verbleiben. Damit ist zugleich gesagt, dass das austrocknungsfähige Protoplasma durch die hohe Concentrirung des Zellsaftes nicht geschädigt wird. Sollte in anderen Pflanzen durch diese Concentrirung (analog wie durch eine ungiftige oder giftige Salzlösung) der Tod herbeigeführt werden, so würde für einen concreten Fall die nächste Ursache der Tödtung aufgeklärt sein. Auf derartigen Verhältnissen kann es aber nicht beruhen, dass gewisse Pflanzen schon durch eine mässige oder eine weitgehende Reduction des Imbibitionswassers, andere vielleicht erst durch die Abspaltung von chemisch gebundenem Wasser (vgl. Bd. I, p. 63) getödtet werden.

Wie schon bemerkt, kann man es als eine Folge der Verminderung der Reactionsfähigkeit wohl im allgemeinen verstehen, dass die ausgetrockneten Pflanzen gegen Wärme, Kälte, Alkohol, Schwefelkohlenstoff u. s. w. im hohen Maasse resistent sind. Jedoch ist wiederum nicht aufgeklärt, durch welche Veränderungen bewirkt wird, dass die ausgetrockneten (auch die völlig ausgetrockneten) Pflanzen nach kürzerer oder längerer Zeit ihre Lebensfähigkeit verlieren. Jedenfalls wird dieses nicht schlechthin durch den Oelgehalt, bezw. durch das Ranzigwerden des Fettes bedingt. Denn, wenn viele ölhaltige Samen ihre Keimkraft verhältnissmässig schnell zu verlieren scheinen, so sterben doch auch gewisse stärkehaltige Samen bald ab, während verschiedene ölhaltige Samen, Sporen u. s. w. lange lebendig bleiben. Uebrigens werden trockene Moose durch das Einlegen in ranziges Fett oder in Oelsäure nicht geschädigt. Augenscheinlich wird aber die Lebensfähigkeit des ausgetrockneten Objectes nicht nur durch den Entwicklungszustand und den Reifegrad, sondern auch durch die jeweiligen Culturbedingungen und verschiedenen Umstände beeinflusst. Denn nur so ist es verständlich, dass Samen, Sporen u. s. w. derselben Art unter den gleichen Aufbewahrungsbedingungen ungleichzeitig absterben, dass z. B. die Sporen von

1) Ueber den Fettgehalt d. Moose vgl. B. Jönsson u. E. Olin, Lunds Universitets Arsskrift 1898, Bd. 34, Afd. 2, Nr. 1.



*Phycomyces nitens* ihre Keimfähigkeit zum Theil schon nach einigen Wochen, zum Theil erst nach 2 oder 3 Jahren verlieren (Schröder, l. c. p. 34).

**Von den Samen** vertragen viele, jedoch nicht alle das Austrocknen. So erwiesen sich die ausgetrockneten Samen von *Oxalis rubella* und *lanceifolia*<sup>1)</sup>, von *Coffea arabica*, *Dictamnus fraxinella*, *Angelica archangelica*, von vielen *Myrtaceen* und *Lauraceen* nicht mehr keimfähig<sup>2)</sup>. Da die Weidensamen vielfach schon nach einigen Tagen die Entwicklungsfähigkeit verlieren, so ist es begreiflich, dass *Wichura*<sup>3)</sup> und *Winkler*<sup>4)</sup> keine Austrocknungsfähigkeit constatirten, die allerdings vorhanden ist, wie *Wiesner*<sup>5)</sup> und *Woloszczak*<sup>6)</sup> an solchen Weidensamen constatirten, die länger als 3 Monate keimfähig blieben.

In den lufttrockenen Samen der Weide geht die Keimfähigkeit in wenigen Monaten, in verschiedenen anderen Samen im Lauf eines Jahres verloren. Bei lufttrockener Aufbewahrung ist nach 10 Jahren<sup>7)</sup> die Keimfähigkeit bereits in vielen Samen, nach 25 Jahren<sup>8)</sup> aber in sehr zahlreichen Samenarten erloschen, jedoch wurden die Samen von *Nelumbium* nach 100 Jahren keimfähig befunden<sup>9)</sup>. Wenn es nun auch möglich ist, dass gewisse Samenarten noch länger lebendig bleiben, so beruhen doch die Angaben über die Keimfähigkeit der in Mumien gefundenen Samen auf einem Irrthum<sup>10)</sup>. Beiläufig sei noch erwähnt, dass in den Versuchen *Burgerstein's* (l. c.) bei sorgfältiger Aufbewahrung die Samen von Gerste, Hafer, Weizen nach 40 Jahren noch zum grössten Theil keimfähig waren, während die Samen des Roggens in dieser Zeit die Keimfähigkeit verloren hatten.

Ueber die Dauer der Keimfähigkeit des Blütenstaubes vgl. *L. Mangin*, *Bullet. d. l. Soc. botan. d. France*, 23. Juli 1886; *Rittinghaus*, *Verhandl. d. naturw. Vereins d. Rheinlande* 1886, Bd. 43, p. 139.

**Gefässkryptogamen.** Unter diesen vertragen *Isoetes hystrix*<sup>11)</sup>, *Polypodium vulgare*, *Ceterach* u. s. w.<sup>12)</sup> das Austrocknen und nach *Wittrock* war *Selaginella lepidophylla* noch lebendig, nachdem sie 11 Jahre im Herbar gelegen hatte. Die Sporen der Gefässkryptogamen sind der Regel nach austrocknungsfähig. Die meisten bewahren im ausgetrockneten Zustand die Keimfähigkeit lange, doch sterben z. B. die Sporen mancher *Osmundaceen*, *Hymenophyllaceen*<sup>13)</sup> und die von *Equisetum*<sup>14)</sup> nach kürzerer Zeit ab.

1) *F. Hildebrand*, *Bot. Ztg.* 1884, p. 110.

2) *de Candolle*, *Pflanzenphysiol.* übers. von *Röper* 1835, Bd. 2, p. 260; *Schröder*, l. c. p. 8; *U. Dammer*, *Botan. Jahresh.* 1897, p. 154.

3) *Wichura*, *Jahresh. d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur* 1856, p. 56.

4) *Winkler*, *Bot. Jahresh.* 1877, p. 352.

5) *Wiesner*, *Biolog. d. Pflanzen* 1889, p. 43.

6) *E. Woloszczak*, *Bot. Centralbl.* 1889, Bd. 39, p. 150.

7) *Vgl. Nobbe*, *Samenkunde* 1876, p. 37, 370.

8) *de Candolle*, *Annal. d. scienc. naturell.* 1846, III. sér., Bd. 6, p. 373. Ueber die Gewinnung der Keimfähigkeit nach einer gewissen Ruhezeit oder nach dem Austrocknen siehe II, § 60.

9) *Vgl. de Candolle*, *Geographie botanique* 1855, p. 542.

10) *A. Burgerstein*, *Beobachtung. ü. d. Keimkraftdauer u. s. w.* Sep. a. Verh. d. zool.-bot. Gesellsch. in Wien 1895.

11) *A. Braun*, *Verjüngungen* 1851, p. 213 Anmerk.

12) *E. Bureau*, *Compt. rend.* 1890, Bd. 110, p. 318; *V. B. Wittrock*, *Botan. Centralbl.* 1892, Bd. 49, p. 132; *A. F. W. Schimper*, *Botan. Mittheil. a. d. Tropen* 1888, Heft 2, p. 36; *Heinricher*, *Ber. d. bot. Ges.* 1896, p. 234 (*Adventivknospen von Cystopteris bulbifera*).

13) *Sadebeck*, *Schenk's Handbuch d. Bot.* 1879, Bd. I, p. 156.

14) *O. Buchtien*, *Bibliothec. botanic.* 1887, Heft 8, p. 13.

**Moose.** Nach den Beobachtungen von Schröder sterben auch die austrocknungsfähigsten Laubmoose<sup>1)</sup> in einigen Jahren ab, und vermuthlich hat die Eigenschaft der todten Moose, bei dem Befeuchten wieder ein straffes Aussehen zu gewinnen, einige Autoren zu der Angabe veranlasst, dass Moose nach einem hundertjährigen Aufenthalt im Herbar wieder aufgelebt seien. Resistenter pflegen die Dauerzustände des Protonemas und in noch höherem Grade die Sporen zu sein, die z. Th. keimten, nachdem sie 50 Jahre lang trocken gelegen hatten<sup>2)</sup>. — Die meisten Lebermoose<sup>3)</sup> sind, ihrer Lebensweise entsprechend, nicht so widerstandsfähig wie die Laubmoose. Jedoch verträgt der vegetative Körper der an trockenen Stationen lebenden Lebermoose entweder nur für sehr kurze oder auch für längere Zeit die Wasserentziehung, so dass z. B. *Corsinia marchantioides* noch lebendig war, nachdem sie  $\frac{3}{4}$  Jahre im Herbar gelegen hatte.

**Algen**<sup>4)</sup>. Auch bei den in Wasser lebenden Süßwasseralgen sind die Zygoten, oder anderweitige Dauersporen zumeist austrocknungsfähig. Diese Eigenschaft besitzen bei den erdbewohnenden Algen, z. B. bei *Cystococcus humicola*, *Pleurococcus*, *Scenedesmus* auch die vegetativen Zellen. Ferner werden bei *Nostoc* und *Oscillaria* sowohl Arten gefunden, die nur ein kurzes, als auch solche, die ein langes Austrocknen ertragen. Die Diatomeen scheinen aber der Regel nach wohl einen sehr weitgehenden Wasserverlust, aber nicht die völlige Lufttrockenheit auszuhalten. — Ueber die Flechten vgl. das im Text Gesagte und Schröder, l. c. p. 38.

**Pilze**<sup>5)</sup>. Der vegetative Körper wird bei den meisten Pilzen, auch bei den gewöhnlichen Schimmelpilzen (II, p. 323), durch Austrocknen getödtet. Dagegen sind die verschiedenartigen Sporen, Sclerotien und anderweitige Dauerzustände der meisten Pilzarten austrocknungsfähig und bieten alle Abstufungen von Objecten, die das Austrocknen einige Tage bis zu einigen Jahren vertragen. Indess ist eine Lebensdauer von 10 Jahren bisher nur für die Conidien von *Aspergillus fumigatus* beobachtet, denn die Sporen der gemeinsten Schimmelpilze keimen gewöhnlich nach 4—3 Jahren, die Sporen der resistantesten *Ustilagineen* nach 8—9 Jahren nicht mehr. Auch bei den *Myxomyceten*<sup>6)</sup> widerstehen nur die Sclerotien und die Sporen dem Austrocknen, doch scheinen die letzteren bei den meisten Arten in  $\frac{1}{2}$  bis 1 Jahre abzusterben. — Dagegen vertragen auch die vegetativen Zellen der *Saccharomyces*-Arten<sup>7)</sup> das Austrocknen, auch das Austrocknen über Schwefelsäure. Will fand nach lufttrockenem Aufbewahren viele Zellen noch nach 13 Jahren lebendig.

**Bakterien**<sup>8)</sup>. Die vegetativen Formen der verschiedenen Arten bieten Beispiele dafür, dass das Austrocknen nicht, kurze oder sehr lange Zeit ausgehalten

1) Vgl. G. Schröder, *Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen* 1886, Bd. 2, p. 15 u. die dort. citirte Lit.

2) W. Schimper, *Rech. anatom. et morphol. s. l. mousses* 1848, p. 22.

3) Vgl. Schröder, l. c. p. 14. Siehe auch Goebel, *Pflanzenbiol. Schilderungen* 1889, I, p. 174.

4) Vgl. Schröder, l. c. p. 24.

5) Siehe Schröder, l. c. p. 34; de Bary, *Morphol. u. Biol. d. Pilze* 1884, p. 368; Zopf, *Pilze* 1890, p. 347; Wehmer, *Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth.* 1895, Bd. I, p. 217; J. Eriksson, *Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth.*, 1894, Bd. 4, p. 431.

6) Schröder, l. c. p. 36; de Bary, l. c. p. 483.

7) Schröder, l. c. p. 37; H. Will, *Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth.*, 1900, Bd. 6, p. 226. 8) de Bary, *Pilze* 1884, p. 345; Flügge, *Mikroorganismen III. Aufl.*, 1896, Bd. I, p. 445; M. Ficker, *Lebensdauer u. Absterben von pathogenen Keimen* 1898 u. die an diesen Stellen citirte Lit. — Ueber Einfluss des totalen Austrocknens siehe II, p. 323.

wird. Soweit bekannt, vertragen die typischen Sporen zum Theil ein sehr langes Austrocknen, jedoch ist nicht ermittelt, ob in den resistantesten Sporen das Leben länger als in den widerstandsfähigsten Samen bewahrt wird. Da aber die Eigenschaften der Bacterien offenbar durch die Culturbedingungen, ferner durch den Uebergang in Dauerformen, Involutionsformen u. s. w. modificirt werden, so ist begreiflich, dass die Angaben der verschiedenen Autoren über die Lebensdauer im ausgetrockneten Zustand öfters erheblich differiren.

Sofort getödtet werden durch das Austrocknen z. B. *Spirillum undula*, sowie einige andere Spirillen, ferner *Bacillus carotarum*<sup>1)</sup>, der austrocknungsfähige Sporen bildet. Nach Kurth<sup>2)</sup> hält die Stäbchenform von *Bacterium Zopfii* das Austrocknen 2—5 Tage, die Coccenform 17—26 Tage aus. Das ausgetrocknete *Spirillum cholerae asiaticae* stirbt in 15 Minuten oder in einigen Stunden ab, während die Typhus-, Diphtherie- und Tuberkelbacillen wochen- bis monatelanges Austrocknen vertragen. Das Verhalten bei Wasserverlust ist ökologisch von hoher Bedeutung, da durch die Luft nur diejenigen Bacterien übertragen und verbreitet werden können, die austrocknungsfähig sind.

## § 71. Osmotische Einflüsse.

Eine jede Pflanze wird mit der Zeit auch dann absterben, wenn ihr durch Verminderung des Wassergehaltes (durch Transpiration) oder durch den Aufenthalt in Salzlösungen das Wachsthum, überhaupt die zureichende functionelle Thätigkeit unmöglich gemacht ist (II, p. 137, 279)<sup>3)</sup>. Dass aber auch in Bezug auf die Widerstandsfähigkeit gegen Salzlösungen grosse Differenzen bestehen, geht schon daraus hervor, dass zahlreiche Pflanzen nicht mehr in Lösungen gedeihen, die mit 4—2 Proc. Chlornatrium isosmotisch sind, während die Wachstumsgrenze anderer erst in einer Lösung erreicht wird, deren osmotischer Werth 17—20 Proc. Chlornatrium entspricht (I, p. 414; II, p. 137).

Die Wirkung der Salzlösungen kann aber selbst dann, wenn die Salze unschädlich sind, nicht nach dem Erfolg bemessen werden, den die Herabsetzung des Turgors durch Transpiration hervorruft. Denn hierbei tritt einmal keine Plasmolyse ein, die durch die Abhebung des Protoplasten eigenartige Bedingungen schafft, und ferner werden durch den Wechsel der Concentration und der osmotischen Druckzustände besondere Verhältnisse und Reactionen verursacht, die namentlich bei einem plötzlichen Uebergang schädlich und tödtlich auch auf solche Organismen wirken können, die das vollständige Austrocknen vertragen.

Schon früher (II, p. 138) wurde mitgetheilt, dass verschiedene Algen, Pilze u. s. w. sehr wohl eine allmähliche Verdünnung der Lösung vertragen, während sie bei schneller Herabsetzung der Concentration durch die ansehnliche Turgorsteigerung zersprengt werden. Eine solche Tödtung wird aber auch bei plötzlicher Erhöhung der Concentration in Bacterien, Infusorien und vermuthlich in verschiedenen anderen Organismen und zwar wohl dadurch verursacht, dass aus noch aufzuklärenden Gründen eine übermässige Turgorsteigerung eintritt

1) A. Koch, Bot. Ztg. 1888, p. 298.

2) Kurth, Bot. Ztg. 1883, p. 409.

3) Ueber den Einfluss der Ueberfüllung mit Wasser vgl. II, p. 139; I, p. 463.

(II, p. 138 Anm.). So gehen nach A. Fischer<sup>1)</sup> z. B. *Bacillus anthracis, coli, cholerae* in 40—60 Minuten zu Grunde, wenn sie aus einer 0,75 proc. in eine 2 proc. Chlornatriumlösung übertragen werden, obgleich sie noch in Lösungen wachsen, die 5—7 Proc. Chlornatrium enthalten. Damit dieser Erfolg eintritt, ist es nicht nöthig, dass die Bakterien zunächst plasmolysirt werden.

Aber auch ohne Zersprengung und ohne Plasmolyse werden manche Organismen durch den schnellen Wechsel und zum Theil schon durch eine mässige Variation der Concentration geschädigt oder getödtet. Ein solches Resultat wurde z. B. von Richter<sup>2)</sup> mit verschiedenen Süßwasseralgeln erhalten. Ferner beobachtete Stahl<sup>3)</sup>, dass das Plasmodium von *Aethalium septicum* theilweise oder ganz abstarb, wenn es plötzlich in eine 2 proc. Lösung von Traubenzucker oder umgekehrt aus dieser in verdünnte Nährlösung gebracht wurde. Dagegen gedeihen verschiedene Algen u. s. w. an Flussmündungen, obgleich sie täglich den Wechsel von Meereswasser und Süßwasser auszuhalten haben (II, p. 138). Auch tritt in Schimmelpilzen nur eine transitorische Wachstumsstörung ein, wenn z. B. die Concentration der Nährlösung plötzlich um den osmotischen Werth einer 4 proc. Chlornatriumlösung gesteigert oder vermindert wird (II, p. 31, 138).

Thatsächlich vertragen die Zellen gewisser Algen, Pilze, Bakterien und mancher höheren Pflanzen die Plasmolyse und nehmen nach Ausgleichung dieser das Wachsthum wiederum auf. Bleibt aber die Plasmolyse bestehen, so wird vielfach eine neue Zellhaut gebildet (I, § 83) und besonders die so reagirenden Protoplasten bleiben in Zuckerlösung u. s. w. zuweilen ein bis einige Wochen am Leben. Andere Pflanzen, z. B. manche Arten von *Spirogyra*, sterben im plasmolysirten Zustand in einigen Stunden ab. Ferner werden auch durch die vorsichtigste Anwendung von Zuckerlösung diejenigen Zellen sogleich oder schnell getödtet, bei denen die Plasmolyse nur unvollständig (Blattstrahlen und Internodien von *Chara* und *Nitella*)<sup>4)</sup> oder, wie in einigen Urmeristemem, Pilzfäden u. s. w. gar nicht gelingt<sup>5)</sup>.

Alle diese Erfolge werden auch bei langsamer Steigerung der Concentration und bei Anwendung des indifferenten Zuckers, also allein durch die physikalische (osmotische) Wirkung des gelösten Stoffes erzielt. Natürlich werden die Schädigung und das Absterben beschleunigt, wenn der Körper zugleich einen giftigen Einfluss ausübt. Eine schwache Giftwirkung geht in der That auch schon von Kaliumnitrat, Chlornatrium und anderen Neutralsalzen der Alkalien aus und deshalb sterben in diesen Lösungen in einigen Tagen die plasmolysirten Zellen von Moosen, Algen, Blütenpflanzen ab, die in einer isosmotischen Zuckerlösung

1) A. Fischer, Zeitschr. f. Hygiene u. Infectionskrankheiten 1900, Bd. 33, p. 10. Vgl. II, p. 138. Ebenso werden nach J. Massart (Archiv d. Biolog. 1889, Bd. 9, p. 547) Bakterien getödtet, wenn sie in Folge chemotactischer Lockung plötzlich in eine Lösung geführt werden, in der sie bei allmählicher Accommodation leben können.

2) A. Richter, Flora 1892, p. 54. Nach G. Karsten (Die Diatomeen der Kieler Bucht 1899, p. 132) sind auch manche Diatomeen ziemlich empfindlich.

3) Stahl, Bot. Ztg. 1884, p. 166.

4) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 724.

5) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 307; Reinhardt, Festschrift für Schwendener 1899, p. 425.

einige Wochen lebendig bleiben<sup>1)</sup>. Allerdings scheint bei Pilzen und Bacterien die Wachsthumsgrenze annähernd bei einer isosmotischen Concentration von Kaliumnitrat, Chlornatrium, Zucker, Glycerin u. s. w. zu liegen<sup>2)</sup>. Damit ist freilich nicht ausgeschlossen, dass auch auf diese Organismen die genannten Neutralsalze bei noch höherer Concentration vermöge ihrer chemischen Qualität schädlich wirken, eine Frage, die noch nicht endgiltig entschieden ist.

Da die Bacterien die Plasmolyse ausgleichen, also auch in concentrirten Lösungen nicht plasmolysirt sind, so kann die Schädigung dieser Organismen in der supramaximalen Concentration einer ungiftigen Lösung nur auf der osmotischen Wirkung des Stoffes beruhen. Jedoch befinden sich unter diesen Umständen ausserhalb und innerhalb des turgescenten Protoplasten Lösungen von hoher osmotischer Leistung, und schon deshalb bestehen andere Bedingungen als in einer Zelle, deren Turgor durch Transpiration deprimirt oder aufgehoben ist. Empirisch ist freilich noch nicht untersucht, ob unter beiderlei Bedingungen die verschiedenen Arten in Bezug auf ihre Widerstandsfähigkeit eine ähnliche Anordnung bieten. Immerhin reichen die vorliegenden Untersuchungen aus, um darzuthun, dass kein Parallelismus zwischen Austrocknungsfähigkeit und Resistenz in concentrirten Lösungen besteht, deren schädliche Wirkung im allgemeinen mit der Concentration gesteigert wird. Wie üblich erweisen sich wiederum die Sporen am resistentesten, doch bewahren auch die vegetativen Zellen von gewissen Mikroorganismen in hoch concentrirten Salzlösungen (ohne Wachstumsthätigkeit) einige Wochen oder Monate ihr Leben, während andere in einigen Stunden absterben. Nach Freytag<sup>3)</sup> trat in einer concentrirten (wohl nicht völlig gesättigten) Kochsalzlösung das Absterben ein; bei dem Milzbrandbacillus nach 2 Stunden (Wachsthumsgrenze bei 7—10 proc. NaCl), bei dessen Sporen noch nicht nach 6 Monaten; bei Cholerabacillen nach 6—8 Stunden (Wachsthumsgrenze 7—9 proc. NaCl), bei Typhusbacillen nach 5 Monaten.

Wenn die Plasmolyse ertragen wird und bestehen bleibt, tritt, wie sich aus dem Gesagten ergibt, nach kurzer oder längerer Zeit das Absterben ein. Dieses wird durch die Erhöhung der Concentration sowohl bei den austrocknungsfähigen, als den nicht austrocknungsfähigen Zellen beschleunigt, die bei Steigerung der Plasmolyse schon durch die supramaximale Wasserentziehung getödtet werden. Wie den übrigen Organen kommt eine specifisch verschiedene

1) Klebs, *Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen* 1886, Bd. 2, p. 504, 548; de Vries, *Mechanische Ursachen d. Zellstreckung* 1877, p. 67; Pfeffer, *Osmot. Unters.* 1877, p. 134; R. H. True, *Botanic. Gazette* 1898, Bd. 26, p. 413; H. Coupin, *Rev. général. d. Botan.* 1898, Bd. 10, p. 187.

2) Vgl. z. B. Eschenhagen, *Einfluss von Lösungen verschiedener Concentration auf Schimmelpilze* 1889, p. 35; Klebs, *Bedingungen d. Fortpflanzung* 1896, p. 460, zum Vergleich sind die Angaben auf isosmotische Werthe umzurechnen. Ferner J. Massart, l. c. p. 547. — Nach A. Fischer (*Jahrb. f. wiss. Bot.* 1895, Bd. 27, p. 64, 153) übt Chlorammonium im Vergleich zu Chlornatrium und Kaliumnitrat eine schädliche Wirkung auf Bacterien aus.

3) C. J. de Freytag, *Archiv f. Hygiene* 1890, Bd. 11, p. 81. Vgl. ausserdem z. B. A. Pettersen, *Archiv für Hygiene* 1900, Bd. 37, p. 3; C. Wehmer, *Centralbl. für Bacteriol. II. Abth.*, 1897, Bd. 3, p. 209; Lafar, *Technische Mykologie* 1897, p. 193. [S. Schmidt-Nielsen, *Biolog. Centralbl.* 1904, Bd. 24, p. 68.]

Widerstandsfähigkeit auch den Samen zu, von denen manche z. B. im Seewasser<sup>1)</sup> ziemlich schnell absterben, während die Samen anderer Landpflanzen (durch das Meer verbreitet werden können<sup>2)</sup>, weil sie entweder durch das Eindringen dieser Salzlösung nicht sobald geschädigt werden, oder weil sie durch ihren Bau gegen das Eindringen des Meerwassers geschützt sind.

## Abschnitt V.

### Chemische Einflüsse.

#### § 72. Allgemeines über Gifte.

Eine giftige Wirkung schreiben wir einem jeden Körper zu, der vermöge seiner chemischen Qualität schon in geringer oder erst in grösserer Dosis (in verdünnter oder concentrirter Lösung) im Organismus (im Protoplasten) eine functionelle Störung hervorruft, die mit der Zeit oder bei Einführung einer grösseren Menge des Stoffes sehr bald eine Schädigung bezw. den Tod des Organismus zur Folge hat<sup>3)</sup>. Demgemäss wird, wie schon früher erwähnt ist (I, p. 409; II, p. 76), auch von vielen anorganischen und organischen Nährstoffen eine Giftwirkung ausgeübt, die z. B. bei den neutralen Salzen des Kaliums und Natriums erst bei hoher Concentration (II, p. 330), bei den Salzen des Eisens, sowie bei freien Säuren und Alkalien schon in grosser Verdünnung hervortritt. Ausserdem kommt eine schwache oder starke Giftwirkung vielen anderen Stoffen, auch solchen zu, die der Pflanze in der Natur normalerweise nicht begegnen. Wie immer die Wechselwirkung im Protoplasten sein mag, durch welche die Schädigung in einem concreten Falle veranlasst wird, soviel ist jedenfalls bekannt und aus den allgemeinen Erörterungen (II, § 63, 64) zu entnehmen, dass eine benachtheiligende Störung erst bei einem specifisch verschiedenen Schwellenwerth eintritt; dass ferner eine schwache oder transitorische Störung überwunden werden kann, dass aber ein etwas stärkerer Eingriff mit der Zeit oder eine intensive Einwirkung sogleich tödtlich wirken.

Wie schon betont (II, p. 287), haben wir auch die Giftwirkungen nur vom physiologischen Standpunct zu behandeln und demgemäss nicht eine Uebersicht der verschiedenen Gifte und Intoxicationen zu liefern. Wohl aber entspricht es unserer Aufgabe, an Beispielen darzuthun, dass die Pflanzen, ebenso wie die Thiere, eine specifisch verschiedene Giftempfindlichkeit besitzen, und dass gewisse Differenzen in Anpassung an die besondere Lebensweise ausgebildet sind.

1) Vgl. Thuret, *Archiv. d. scienc. physiqu. et naturell. d. Genève* 1873, Bd. 47, p. 177.

2) Schimper, *Pflanzengeographie* 1898, p. 32.

3) Ueber den Begriff »Gift« vgl. z. B. R. Kobert, *Lehrbuch d. Intoxicationen* 1893, p. 9; A. J. Kunkel, *Handb. d. Toxicologie* 1899, p. 4. — Die Schädigungen durch die osmotische (physikalische) Wirkung (II, § 74) werden üblicherweise nicht als Giftwirkungen bezeichnet.

Ein schönes Beispiel sind die obligaten Anaeroben, die zum Theil schon durch eine sehr geringe Partiärpressung des Sauerstoffes getödtet werden, während die meisten Aeroben noch in einem Gasmisch wachsen, in dem der Sauerstoff viel dichter ist, als in unserer Luft (I, p. 548; II, p. 131). Weiter sind viele Bacterien gegen freie Säure sehr empfindlich, die in grosser Menge von einzelnen Bacterien und gewissen Pilzen ertragen wird<sup>1)</sup>. Bei dem Zusammenleben solcher Organismen werden also die empfindlichen durch die von den unempfindlicheren producirt und secernirte Säure lahm gelegt und getödtet (I, p. 515). Gleiches findet statt, wenn sich in derselben Flüssigkeit Hefezellen, die bis 14 Proc. Alkohol erzeugen, und andere Organismen befinden, die bei einem Alkoholgehalt von 2—10 Proc. zu Grunde gehen<sup>2)</sup>. Ferner vertragen die Schwefelbacterien (I, p. 531) viel Schwefelwasserstoff<sup>3)</sup>. Die Hefezellen, sowie gewisse Bacterien leben in einer mit Kohlensäure übersättigten Flüssigkeit, in der manche anderen Bacterien nicht fortkommen. Die meisten Landpflanzen sterben mit der Zeit in einer Luft ab, die 4—20 Proc. Kohlensäure enthält<sup>4)</sup>. Die Nitrat- und die Nitritbacterien werden zweckentsprechend sogar durch geringe Mengen von Zucker, Pepton und einigen anderen Verbindungen gehemmt, die als die besten Nährstoffe für andere Pilze bekannt sind (II, p. 129). Jedoch ist in diesem Falle sachgemäss dafür gesorgt, dass ein Absterben als Folge der functionellen Hemmung erst nach sehr langer Zeit eintritt.

Das Vorstehende liefert zugleich Beispiele dafür, dass eine Pflanze gegen die eigenen Producte minder empfindlich ist (vgl. auch I, p. 515), und ein solches Verhältniss dürfte im Pflanzenreich sowie im Thierreich<sup>5)</sup> die Regel sein. Ob diese Regel auch für Alkaloide und für andere vegetabilische Gifte zutrifft<sup>6)</sup>, muss freilich erst durch kritische Untersuchungen entschieden werden, in denen auch die Aufnahmefähigkeit in den Protoplasten und die Thatsache berücksichtigt werden müssen, dass ein giftiger Körper ohne Nachtheil für die Pflanze in grosser Menge gespeichert sein kann (I, p. 82; II, § 73), und dass z. B. die Blausäure erst nach der Tödtung der Zelle abgespalten wird (I, p. 494). Nach den vorliegenden Erfahrungen sind aber hauptsächlich die verschiedenen Pflanzen in einem ungleichen Grade gegen ein bestimmtes vegetabilisches Gift empfindlich. Uebrigens scheinen verschiedene Alkaloide<sup>7)</sup>, wie z. B. Morphium,

1) Bd. I, p. 485, 515. Ferner J. F. Clark, *Botanical Gazette* 1899, Bd. 28, p. 318.

2) I, p. 567. Ueber die Giftigkeit des Alkohols für verschiedene Pflanzen vgl. ferner Bokorny, *Pflüger's Archiv* 1896, Bd. 64, p. 284; Clark, l. c. p. 384; F. L. Stevens, *ibid.* 1898, Bd. 26, p. 385.

3) Nach W. Kühne (*Zeitschr. f. Biolog.* 1898, N. F. Bd. 18, p. 67) ist Schwefelwasserstoff für *Chara* nur in geringem Grade giftig.

4) I, p. 316. Weitere Angaben bei Frank, *Krankheit. d. Pflanzen* II. Aufl., 1894, Bd. I, p. 307; Lopriore, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1895, Bd. 28, p. 531; Fränkel, *Zeitschr. f. Hygiene* 1889, Bd. 5, p. 322; *Freudenreich, Beiheft z. Botan. Centralbl.* 1894, Bd. 4, p. 457.

5) Für Thiere vgl. L. Lewin, *Lehrb. d. Toxicologie* II. Aufl., 1897, p. 423.

6) Vgl. Schübler, *Flora* 1827, p. 757; Ch. Cornevin, *Compt. rend.* 1894, Bd. 113, p. 274; H. de Varigny, *Rev. général. d. Botan.* 1892, Bd. 4, p. 407.

7) Ueber Giftigkeit der Alkaloide vgl. Th. Bokorny, *Pflüger's Archiv* 1896, Bd. 64, p. 299; E. Schwarz, *Wirkungen von Alkaloiden auf Pflanzen.* Erlanger Dissertation 1897; E. Overton, *Vierteljahrsschrift der Naturf. Gesellsch. in Zürich* 1896, Bd. 44, p. 404; 1899, Bd. 44, p. 108; J. F. Clark, *Botanical Gazette* 1899, Bd. 28, p. 394; Flügge, *Mikroorganismen* II. Aufl., 1896, Bd. I, p. 472; W. Sigmund, *Versuchsstat.*

für die meisten Pflanzen nicht übermässig giftig zu sein, während u. a. dem Strychnin vielfach eine stärkere Giftwirkung zuzukommen pflegt.

Auffallend verschieden ist die Empfindlichkeit gegen Kupfersalze. Denn während Spirogyra und manche andere Algen schon absterben, wenn sich 4 Theil Kupfer in 4000 Millionen Theilen Wasser befindet<sup>1)</sup>, vermag *Penicillium glaucum* noch merklich in einer Lösung zu wachsen, die 21 Proc.  $\text{CuSO}_4$  (1 Moleculargewicht in 0,75 Liter) enthält<sup>2)</sup>. Zwar hemmt diese Kupferlösung das Wachstum mehr, als sie vermöge ihrer osmotischen Leistung thun würde, jedoch sind die Kupfersalze nicht als ein ernstliches Gift für dieses *Penicillium* zu betrachten, da dessen Conidien sogar in einer gesättigten Lösung von Kupfersulfat (die bei 20 C. 25,5 Proc.  $\text{CuSO}_4$  enthält) lange Zeit lebendig bleiben. Eine solche Widerstandsfähigkeit gegen Kupfersalze kommt aber keineswegs allen Schimmelpilzen zu. Denn nach Pulst wachsen *Aspergillus niger*, *Botrytis cinerea*, *Mucor mucedo* eben noch oder gar nicht mehr in einer Lösung, die 0,016 Proc.  $\text{CuSO}_4$  (1 Mol. in 4000 Liter) enthält. Noch empfindlicher sind z. B. die Sporen von *Ustilagineen*<sup>3)</sup>, die bekanntlich durch Beizen des Getreides mit Kupfervitriol getödtet werden, und augenscheinlich giebt es auch Pilze, die zwar noch nicht so empfindlich wie eine Spirogyra, aber doch nicht widerstandsfähiger sind als Blütenpflanzen. Ebenso werden viele Bacterien durch

1896, Bd. 47, p. 4 u. die an diesen Orten citirte Lit. Einige weitere Angaben auch in der I. Aufl. dieses Buches Bd. II, p. 454.

1) Nägeli, vgl. Bd. I, p. 404. Das aus einer Kupferblase destillirte Wasser wirkt deshalb der Regel nach giftig auf Spirogyra und ähnliche Algen. Vgl. auch E. B. Copeland und L. Kahlenberg, *Transact. of the Wisconsin Academy of Sciences* 1899, Bd. 12, p. 454. Reines destillirtes Wasser ist nicht giftig für diese Algen und andere Pflanzen. Siehe auch Loew und E. Schulze, *Landwirth. Jahrb.* 1894, Bd. 20, p. 235. [P. Deherain und Demoussy, *Compt. rend.* 1904, Bd. 132, p. 532.] Ueber die Darstellung von reinem destillirtem Wasser vgl. auch die Bd. I, p. 409 citirten Arbeiten von Molisch und Benecke. — Für Organismen, die nur bei einer gewissen osmotischen Leistung der Lösung leben können (I, p. 445), ist natürlich reines Wasser schädlich. Nach Ficker (Lebensdauer und Absterben von pathogenen Keimen 1898, p. 71) scheint das auch bei bestimmten Bacterien der Fall zu sein.

2) Dass auf *Penicillium glaucum* Kupfer nicht besonders giftig wirkt, ist schon lange bekannt. (Jäger, *Flora* 1843, p. 486; Chatin, ebenda 1845, p. 244; Preuss, *Bot. Ztg.* 1848, p. 409; J. de Seynes, *Bullet. d. l. soc. botan. d. France* 1895, p. 451, 482.) Neuerdings wurde die Frage in meinem Institut von Herrn Pulst untersucht, dessen noch nicht veröffentlichten Studien die obigen Angaben entnommen sind. Augenscheinlich ist aber nicht ein jeder Pilz, der seiner Form nach als *Penicillium glaucum* anzusprechen ist, in gleichem Maasse resistent, da öfters der Grenzwert für das Wachsen bei 1—3 Proc. Kupfersulfat gefunden wurde. (Vgl. J. F. Clark, *Botanic. Gazette* 1899, Bd. 23, p. 393.) Es muss also dahin gestellt bleiben, ob es sich um verschiedene Arten oder um besonders resistente Varietäten handelt. (Ueber *Accommodation* siehe II, p. 337.) Zu beachten ist also, dass in den Untersuchungen von Pulst nur der in so hohem Grade widerstandsfähige Pilz verwandt wurde. — Kupfernitrat wirkt wie Kupfersulfat; vgl. II, § 74.

3) E. Wüthrich, *Zeitschr. f. Pflanzenkrankheit.* 1892, Bd. 2, p. 93. Weitere Lit. über Pilze und Blütenpflanzen bei A. Tschirch, *Das Kupfer* 1893, p. 44. Ferner Clark, l. c.; F. L. Stevens, *Botan. Gazette* 1898, Bd. 26, p. 385 (Pilze); L. Kahlenberg u. R. True, *Botanic. Gazette* 1896, Bd. 22, p. 96; F. D. Heald, ebenda 1896, Bd. 22, p. 139 (Phanerogamen); H. J. Coupin, *Compt. rend.* 1900, Bd. 127, p. 400; Frank, *Arbeit. a. d. Biolog. Abth. f. Land- u. Forstwirthschaft* 1900, I. Heft 2, p. 127; H. Devans, *Compt. rend.* 1904, Bd. 132, p. 747.



eine geringe Kupfermenge getödtet, während z. B. die Sporen von *Bacillus anthracis*<sup>1)</sup> gegen Kupfer sehr resistent sind.

Die hohe Resistenz des *Penicillium glaucum* gegen Kupfer bedingt aber keineswegs eine besonders grosse Widerstandsfähigkeit gegen alle Gifte oder auch nur gegen andere Metallgifte. Allerdings ist Zinksulfat nach Pulst nicht schädlicher als Kupfersulfat, und ebenso verträgt *Penicillium glaucum* viel arsenige Säure. Dagegen ist dieser Pilz gegen die Salze von Cobalt, Quecksilber, Thallium nur wenig und vielleicht zum Theil gar nicht widerstandsfähiger als *Aspergillus* und die anderen oben genannten Schimmelpilze. Voraussichtlich werden aber bestimmte andere Gifte energischer auf *Penicillium glaucum* wirken, als auf die anderen Schimmelpilze und auf andere Pflanzen<sup>2)</sup>.

Im allgemeinen sind übrigens die Salze der Schwermetalle sehr giftig, und die Salze von Quecksilber und Silber gehören zu den stärksten Giften<sup>3)</sup>. Am wenigsten giftig scheinen der Regel nach die Mangansalze zu sein, wenn sich gegen diese auch nicht alle Pflanzen so indifferent verhalten wie *Penicillium glaucum*, dessen Wachstumsgrenze nach Pulst erst erreicht ist, wenn die Lösung 37,7 Proc.  $MnSO_4$  enthält (1 Mol. in 0,4 Liter), während die Wachstumsgrenze dieses Pilzes z. B. bei 8 Proc.  $Fe_2(SO_4)_3$  (1 Mol. in 5 Liter) liegt. Einen sehr geringen Einfluss hat, wie schon bemerkt, das Zinksulfat, das auch für verschiedene andere Schimmelpilze ein mässig starkes, für die Phanerogamen u. s. w. aber ein sehr starkes Gift ist (I, p. 434).

Ebenso wie die Anordnung nach dem Nährwerth (I, § 66) ergibt auch die Anordnung nach der relativen Giftigkeit bei verschiedenen Organismen eine differente Reihenfolge. Zumeist ist jedoch aus einer Giftwirkung auf Thiere auch auf eine Giftwirkung auf Pflanzen zu schliessen. Jedoch ist es nach dem Gesagten nicht auffallend, wenn z. B. die für die höheren Thiere so überaus giftigen Stoffe Ricin und Abrin (vielleicht noch andere Toxalbumine) wenigstens für gewisse Algen schwache Gifte sind<sup>4)</sup>. Da aber speciell die giftige Wirkung des Kohlenoxyds auf der Verdrängung des im Blute gebundenen Sauerstoffs beruht, so ist es begreiflich, dass dieses Gas auf Pflanzen nicht oder kaum schädlich wirkt<sup>5)</sup>. Es scheint dieses auch für diejenigen Bacterien zu gelten, in denen Sauerstoff in ähnlicher Weise gebunden wird wie durch Hämoglobin (I, p. 554). Immerhin ist es möglich, dass es Ausnahmen giebt, da ja sogar der indifferente Wasserstoff auf *Pelomyxa palustris* eine schädliche Wirkung ausübt<sup>6)</sup>.

Mit der Entwickelung wird die Widerstandsfähigkeit einmal schon durch

1) B. Krönig u. Th. Paul, Zeitschr. f. Hygiene u. Infectionskrankh. 1897, Bd. 25, p. 63. Weitere Lit. Tschirch, l. c. p. 46.

2) Das von Clark (l. c. p. 399) benutzte *Penicillium glaucum* war z. B. gegen freie Säuren nicht so resistent, wie zwei andere Arten von Schimmelpilzen.

3) Eine Tabelle über die von Clark gefundene relative Giftwirkung bei Clark, l. c. p. 396.

4) Bokorny, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1896, Bd. 64, p. 305.

5) Bd. I, p. 309. — Nach A. J. Kunkel (Centralbl. f. Physiol. 1900, Bd. 13, p. 565) ist jedoch das Kohlenoxyd schon für die kaltblütigen Thiere kein Gift. [A. Mosso, Compt. rend. 1900, Bd. 131, p. 483.]

6) L. Čelakovsky, Bullet. international d. l'Academ. d. scienc. d. Bohême 1898, p. 23. Nach P. Samassa (Einwirkung von Gasen auf d. Protoplasmastromung u. s. w. 1898, p. 12) wirkt Wasserstoff auch schädlich auf Froscheier.

die Ausbildung der Cuticula, überhaupt durch die Erschwerung der Giftaufnahme (vgl. II, § 73), ausserdem aber ohne Frage auch vielfach durch die Verschiebung der Eigenschaften des Protoplasten modificirt. Durch eine solche Veränderung wird offenbar erzielt, dass die Sporen der Bacterien<sup>1)</sup> giftfester, die Conidien gewisser Schimmelpilze<sup>2)</sup> aber etwas empfindlicher sind, als die vegetativen Theile.

Weiter wird die Empfindlichkeit gegen Gifte durch die Aussenbedingungen verschoben. In dieser Hinsicht haben wir bereits gehört, dass die ausgetrockneten Organismen fast unempfindlich gegen giftige Gase sowie gegen Alkohol, Schwefelkohlenstoff u. s. w. und die in diesen Medien gelösten Gifte sind (II, p. 324). Andererseits dürfte in vielen Fällen die Giftwirkung auf die turgescente Pflanze durch die Erhöhung der Temperatur gesteigert werden<sup>3)</sup>.

Die Wirkung eines Giftes kann ferner bei Gegenwart von anderen Stoffen durch die Ausfällung aufgehoben oder durch die Entstehung von wirksameren oder unwirksameren Verbindungen modificirt werden (vgl. II, § 72, 73). Ausserdem wird durch die alleinige Anwesenheit von Chlornatrium, Chlorcalcium u. s. w. in Pollenkörnern und wohl in verschiedenen Organen von Pflanzen eine Schädigung hervorgerufen, die in einer completen anorganischen Nährlösung, sowie in destillirtem Wasser unterbleibt<sup>4)</sup>. Vielleicht ist dieses in gewissen Fällen die Folge einer Massenwirkung, indem z. B. durch die Verdrängung des Kaliums oder Calciums die Constitution des Protoplasten verändert und dadurch das Absterben veranlasst wird<sup>5)</sup>. Jedoch tritt eine derartige Reaction nicht in allen Pflanzen ein, da Pilze und Bacterien sogar concentrirte Lösungen von Chlornatrium u. s. w. vertragen (II, § 74), obgleich eine grosse Menge von Kochsalz nachweislich in den Protoplasten der Bacterien eindringt (I, p. 121). Uebrigens ist auch noch nicht erwiesen, dass die erwähnten Schädigungen in so einfacher Weise durch die Verdrängung eines Körpers zu Stande kommen, da sie z. B. auch eine Folge davon sein könnten, dass, wie in so vielen Fällen, durch eine einseitige Inanspruchnahme eine functionelle Disharmonie geschaffen wird (II, p. 279). — Wie weit ferner in gegebenen Fällen durch die physiologische Wirkung eines Stoffes die Eigenschaften (Stimmung) einer Pflanze derart verändert werden, dass die Empfindlichkeit gegen ein bestimmtes Gift gesteigert oder vermindert wird<sup>6)</sup>, ist noch nicht näher untersucht.

1) Brefeld, Unters. ü. d. Spaltpilze 1878, p. 44 (Sep. a. d. Sitzungsber. der naturf. Freunde zu Berlin). Weitere Lit. bei Tschirch, Das Kupfer etc. 1893, p. 45; Flügge, Mikroorganismen III. Aufl. 1896, p. 454; Krönig und Paul, Zeitschr. f. Hygiene 1897, Bd. 25, p. 4.

2) J. F. Clark, Botanic. Gazette 1899, Bd. 28, p. 400.

3) Vgl. z. B. Flügge, l. c. p. 450; O. Loew, Natürl. System d. Giftwirkungen 1893, p. 8; A. Heider, Centralbl. f. Bacteriol. 1894, Bd. 9, p. 324; N. Chudiakow, Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth. 1898, Bd. 4, p. 394. — Die Angabe von G. Schwartz (Wirkung von Alkaloiden auf Pflanzen 1897, p. 48), das Licht wirke schädlicher bei Gegenwart von Alkaloiden, bedarf einer kritischen Prüfung.

4) B. Lidforss, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 36; 1899, Bd. 33, p. 232. — Nach Correns (Bot. Ztg. Orig. 1896, p. 26) wirken Kalksalze schädlich auf *Drosera*.

5) Vgl. J. Loeb, Americ. Journal of Physiol. 1900, Bd. 3, p. 327.

6) Ueber antagonistische Gifte vgl. Kunkel, Toxicologie 1899, p. 36. — Ferner gehört hierher die Frage der Immunisirung, vgl. z. B. Flügge, l. c. p. 344.

Ebenso wie Menschen und Thiere<sup>1)</sup> besitzen auch die Pflanzen die Fähigkeit, sich bei allmählicher Steigerung der Inanspruchnahme (der Dosis) an ein bestimmtes Gift derart zu gewöhnen, dass nunmehr eine Quantität des Giftes ertragen wird, die vor der Accommodation tödtlich gewirkt haben würde. Eine derartige Adaptation anaerober Bacterien an eine höhere Sauerstoffpressung wurde schon früher besprochen (II, p. 434). Ferner wird nach Sorel<sup>2)</sup> das Wachstum der Bierhefe schon durch 170 mgr Fluorwasserstoff im Liter sistirt, während die accommodirte Hefe noch in einer Flüssigkeit wächst, die 1000 mgr Fluorwasserstoff im Liter enthält. Auch geht aus den Studien verschiedener Forscher<sup>3)</sup> hervor, dass sich Bacterien an höhere Dosen von Metallgiften gewöhnen. So fand z. B. Trambusti, dass Friedländer's Pneumoniebacillus nach der Accommodation in einer Flüssigkeit wuchs, die in 2000 Theilen 1 Theil Quecksilberchlorid enthielt, obgleich dieses Gift zuvor schon bei einer Verdünnung von 1 : 15 000 tödtlich wirkte. Weiter vermögen die in einer sauren Flüssigkeit erwachsenen Bacterien eine grössere Menge freier Säure auszuhalten, als diejenigen Bacterien, welche in einer alkalischen Nährlösung erwachsen<sup>4)</sup>. Ausserdem gelang es Pulst (vgl. II, p. 334), *Penicillium glaucum* durch eine allmähliche Steigerung an eine höhere Concentration von Nickel-, Cobalt-, Cadmium- und Quecksilbersalzen zu gewöhnen. Bei diesem Pilze gelingt eine Verschiebung der Grenzconcentration des Kupfersulfates offenbar deshalb nicht, weil dieses Salz die kupferfrei erwachsenen Conidien nicht tödtet und so ermöglicht, dass die Conidien bezw. die aus ihnen hervortretenden Hyphen sich einer jeden Kupferlösung anpassen, die noch Wachstum zulässt. Die Accommodation wird aber in diesem Falle dadurch bemerklich, dass die Keimung und die Entwicklung langsamer von statten gehen, wenn die zur Aussaat verwandten Conidien einer kupferfreien Cultur entnommen wurden, als wenn dieselben von einem auf Kupferlösung erwachsenen Individuum stammen.

In allen diesen und ähnlichen Fällen handelt es sich (in analoger Weise wie z. B. bei der Steigerung der Festigkeit durch Zugreize u. s. w.) um physiologische Reactionen, durch welche in Folge der Erhöhung der Inanspruchnahme eine grössere Widerstandsfähigkeit hergestellt wird. Auch die so erhöhte Giftfestigkeit geht nach Beseitigung der Inanspruchnahme allmählich in einigen Generationen (also mit einiger Nachwirkung) verloren. Jedoch ist nicht ausgeschlossen, dass es fernerhin gelingt, eine Rasse zu erziehen, in welcher die gesteigerte Giftfestigkeit erblich fixirt ist<sup>5)</sup>.

Aus dem Umstand, dass eine hohe Immunität gegen einen Stoff keine generelle Giftfestigkeit bedingt, ist auch zu entnehmen, dass sich die

1) Vgl. z. B. Kobert, Lehrb. der Intoxicationen 1893, p. 434; O. Loew, Giftwirkungen 1893, p. 80; C. B. Davenport, Experimental Morphology 1897, Bd. I, p. 30 (Infusorien etc.).

2) M. E. Sorel, Compt. rend. 1894, Bd. 118, p. 253.

3) M. G. Kossiakoff, Annal. d. l'Institut Pasteur 1887, Bd. I, p. 463 (Borsäure, Quecksilberchlorid); A. Trambusti, Centralbl. f. Bacteriol. 1893, Bd. 13, p. 673. Vgl. auch Dieudonné, Biolog. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 109.

4) Flügge, l. c. p. 457. — Ueber Accommodation von Flagellaten an Strychnin vgl. Klebs, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1883, Bd. I, p. 289.

5) Vgl. Bd. II, p. 241. — Möglicherweise giebt es unter den erblich fixirten Hefenrassen solche, die auch eine inhärente erhöhte Alkoholfestigkeit gewonnen haben.

Steigerung der Giftfestigkeit zunächst nur auf die veranlassende Verbindung erstreckt. Ob damit unter Umständen zugleich eine erhöhte Immunität gegen eine Gruppe von Körpern gewonnen wird, die in gleicher oder ähnlicher Weise auf den Organismus wirken, ist noch nicht entschieden. Nach einigen Versuchen, die Pulst mit Schimmelpilzen anstellte, scheint allerdings durch die Accommodation an ein Metallgift die Giftigkeit eines anderen Metallgiftes nicht vermindert zu werden. Ebenso ist z. B. aus Thierversuchen bekannt, dass durch die Anzüchtung der Ricinfestigkeit die Resistenz gegen Abrin nicht verändert wird und umgekehrt<sup>1)</sup>.

Bei Beachtung aller dieser Verhältnisse und der allgemeinen Erörterungen in § 63 und 64 ist es selbstverständlich, dass auch in Bezug auf die Giftwirkung eine genaue Fixirung des Maximums und Ultramaximums nicht möglich ist. Zudem wird die Scala für die relative Wirkung verschiedener Gifte erheblich verschieden ausfallen können, wenn man das einamal das Nichtwachsen, das anderemal die Tödtung als Markstein wählt.

In der Natur spielen Giftwirkungen bei der Concurrrenz und der wechselseitigen Beeinflussung der Mikroorganismen (I, p. 545), ausserdem bei der Schädigung höherer Pflanzen durch die Secrete von Parasiten eine mehr oder minder hervorragende Rolle. Ausserdem treten im natürlichen Kreislauf (I, § 51), insbesondere in Bezug auf die chlorophyllführenden Pflanzen die Giftwirkungen zurück, die in den meisten Fällen durch die dauernde Fortführung der Kohlensäure und die ausgezeichnete absorbirende und entgiftende Wirkung des Bodens vermieden werden<sup>2)</sup>. Immerhin werden gelegentlich durch Vulkane, durch flüchtige oder lösliche Fabrik- und Hüttenproducte, durch Leuchtgas, durch Seewasser u. s. w. erhebliche Schädigungen verursacht<sup>3)</sup>.

Soweit der Einfluss von Stoffen, auch von giftigen Stoffen, zur Characterisirung physiologischer Eigenschaften und zum Studium bestimmter vitaler Functionen nutzbar gemacht werden kann, ist und wird derselbe in den entsprechenden Kapiteln dieses Buches behandelt. Ich erinnere an die Sistirung und Separirung gewisser Sensibilitäten und Bewegungsvorgänge, an die Veranlassung und Beeinflussung von Bewegungsvorgängen und Stoffwechselprocessen in der ganzen Pflanze und im einzelnen Protoplasten. Die Partiärpressung des Sauerstoffes und der Kohlensäure ist ebenfalls an geeigneter Stelle behandelt, und in Bd. I, § 73—75 sind Angaben über die Bedeutung und das Vorkommen verschiedener Gifte zu finden (vgl. auch II, § 30—32). Ebenso werden in den beiden folgenden Paragraphen einige Giftwirkungen mit Rücksicht auf physiologische Probleme besprochen.

Vom toxicologischen Standpunct haben wir indess die Gifte und die Intoxicationen nicht zu besprechen. Die ältere Literatur ist bei de Candolle<sup>4)</sup>,

1) Kobert, l. c. p. 454; Loew, l. c. p. 80.

2) Bd. I, § 28; Tschirch, Das Kupfer 1893, p. 43; R. Otto, Landwirth. Jahrb. 1896, Bd. 25, p. 4007.

3) Frank, Krankheit. d. Pflanzen II. Aufl., 1893, Bd. I, p. 343; Sorauer, Botan. Centralbl. 1899, Bd. 80, p. 50 u. s. w. — Ueber die Widerstandsfähigkeit von Samen, Sporen etc. im Magen der Thiere siehe F. Ludwig, Biolog. d. Pflanzen 1893, p. 363; F. Huth, Botan. Jahresb. 1888, Bd. I, p. 566.

4) A. P. de Candolle, Physiologie végétale 1832, Bd. 3, p. 4324.

Treviranus<sup>1)</sup> und Göppert<sup>2)</sup>, die neuere zum Theil bei Frank<sup>3)</sup> zusammengestellt. Weitere Literatur über höhere und theilweise auch über niedere Pflanzen findet sich in den citirten Arbeiten von Sigmund, Bokorny, Tschirch, Schwartz, Overton, Kahlenberg und True, Heald, Copeland u. s. w.

Eine Zusammenstellung über einige Erfahrungen an Pilzen bringt Zopf (Pilze 1890, p. 219). Weiteres ist aus den citirten Arbeiten von Wüthrich, Stevens, Clark etc. zu ersehen. Der Einfluss von Giften auf Bacterien ist vielfach studirt. Die hauptsächlichste Literatur ist bei Flügge (Mikroorganismen II. Aufl., Bd. I, p. 446) zusammengestellt (vgl. u. a. auch die früher citirten Arbeiten von Krönig und Paul u. s. w.). Bei der Desinfection ist natürlich immer zu beachten, dass die Entwicklungshemmung leichter erzielt wird, als die Abtödtung. So wird z. B. nach Koch (Flügge, l. c. p. 466) das Wachstum des vegetativen Milzbrandbacillus durch Carbolsäure bei einer Verdünnung von 1 : 1250 erheblich, bei 1 : 850 vollständig gehemmt, während eine Abtödtung in kürzerer Zeit erst bei 0,25—0,5 Proc. Carbolsäure erfolgt. Die Sporen dieses Bacillus vermögen aber sogar in 5 proc. Carbolsäure einige Tage auszuhalten.

### § 73. Näheres über Giftwirkungen.

Die Wirkung eines Giftes beruht wie die Wirkung eines Nähr- oder Reizstoffes auf der specifischen Wechselwirkung zwischen dem hinzutretenden chemischen Agens und dem Protoplasten. Auch werden durch eine genügend geringe Giftmenge nur ungefährliche oder vielleicht sogar nutzbringende physiologische Reactionen hervorgerufen, die natürlich ebenso zu berücksichtigen sind, wie die stärkeren Intoxicationen, welche durch eine grössere Störung schädigend oder tödtlich wirken. Die durch ein Gift verursachten physiologischen Vorgänge sind also ebensogut die Folgen einer chemischen Reizwirkung, wie alle Reactionen, die durch einen Nährstoff oder irgend einen anderen Stoff ausgelöst werden (I, § 3 ; II, § 20). Uebrigens werden verschiedene Nährstoffe bei Ueberschreitung einer gewissen Concentration zu verschiedenen Giften (II, p 332), und vermuthlich wird die Mehrzahl der anderweitigen specifischen Reizstoffe (II, § 30 bis 32) bei genügender Menge giftig wirken.

Die Gifte, überhaupt die chemischen Einflüsse, verursachen aber, wie das auch für die Thiere bekannt ist, nicht nur eine Hemmung, sondern auch eine transitorische oder dauernde Beschleunigung der Gesamthätigkeit oder einzelner Functionen. So wird durch eine geringe Dosis der verschiedensten Gifte die Wachstums- und Athmungsthätigkeit (Stoffwe selthätigkeit) gesteigert und demgemäss auch eine erhöhte Wärmeproduction veranlasst<sup>4)</sup>. Zu diesen Reizerfolgen zählen ferner die Erweckung oder die Beschleunigung der Wachstums- thätigkeit in ruhenden Organen durch Chloroform sowie andere chemische Reize (II, § 30, 60), die unter Umständen eine Beschleunigung der Bewegungen

1) Treviranus, Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 721.

2) Göppert, De acidi hydrocyanici vi in plantis commentatio 1827.

3) Frank, Krankheiten d. Pflanzen II. Aufl., 1894, Bd. I, p. 310.

4) I, p. 409, 573; II, p. 127 u. Kap. XVI. — Ueber die Beschleunigung der Athmung siehe auch die neueren Arbeiten von B. Jacobi, Flora 1899, p. 289; M. N. Morkowine, Rev. général. d. Botan. 1899, Bd. 11, p. 289.

bestimmter Organe oder des Protoplasmas veranlassen. Durch eine erhöhte Giftwirkung wird freilich mit oder ohne ein Excitationsstadium eine Hemmung der Partialfunctionen oder der Gesamthätigkeit verursacht und schon dieserhalb ist es möglich, dass bei einer empfindlichen Pflanze oder bei Anwendung eines specifisch wirkenden Giftes eine Beschleunigung nicht erzielbar ist. Uebrigens wird die Wachstums- und Bewegungshemmung der Nitrit- oder Nitratbakterien durch sehr geringe Mengen von Zucker, also durch einen Körper bewirkt, der gegenüber anderen Organismen ungiftig und zudem für die meisten Pflanzen einer der besten organischen Nährstoffe ist (II, p. 129).

Da die Partialfunctionen im allgemeinen in einem ungleichen Grade beeinflusst werden, so ist es begreiflich, dass auch durch bestimmte Giftwirkungen (chemische Einflüsse) die Wachstums- und Bewegungsthätigkeit, aber nicht die Stoffwechsel- und Athmungsthätigkeit sistirt werden. Ob die letztgenannten Functionen unter solchen Umständen sogar beschleunigt werden, ist noch nicht erwiesen, aber wohl möglich. Jedenfalls tritt bei Erhöhung der Temperatur endlich Wachstums- und Bewegungsstarre ein, obgleich die Athmung dauernd gesteigert wird (I, § 405). Alle derartigen Separationen sind aber wichtige Hilfsmittel der physiologischen Forschung, und vielfach ist bereits die Wirkung von Aether, Chloroform oder anderen Stoffen benutzt, um Sensibilitäten oder mechanische Actionen des Organismus auszuschalten oder herabzusetzen (vgl. II, p. 338).

Aus den Erfahrungen über chemische Reize ergibt sich bereits, dass, wie nicht anders zu erwarten, auch die formative Thätigkeit durch giftige Stoffe in verschiedener Weise beeinflusst wird. Alle diese Reactionen sind zugleich Belege für die modificirte Thätigkeit im Protoplasten, die z. B. in der ätherisirten Spirogyra dadurch sichtbar wird, dass sich der Kern nicht mehr durch mitotische, sondern durch amitotische Kerntheilung vermehrt (II, § 42). Ausserdem lassen sich im Protoplasma durch verschiedene chemische Einwirkungen weitgehende reversible Deformationen hervorrufen (II, Kap. XV).

Durch eine Intoxication werden also in der Pflanze ebenso wie in dem Thiere bestimmte, aber je nach der chemischen Qualität und auch nach der Menge des Giftes verschiedene Reactionen hervorgerufen. In Bezug auf diese kann natürlich ebensowenig, wie in Bezug auf die normalen Functionen ein principieller Unterschied zwischen Pflanzen und niederen Thieren bestehen (I, p. 275, 447). Bei den höheren Thieren gesellen sich aber in Folge der höheren Differencirung und Arbeitstheilung Reactionserscheinungen hinzu, die wie die Veränderung der Herzthätigkeit, der Athmungsbewegungen u. s. w. bei niederen Organismen nicht in Frage kommen.

Die sichtbaren Vorgänge in der ganzen Pflanze und im Protoplasma sind aber, wie ich nochmals betone (vgl. I, Kap. I; II, § 4, 39), nur die Folgen von Reactionen, die durch die primäre Wechselwirkung im Protoplasma veranlasst werden. In diese entscheidenden primären Wechselwirkungen haben wir auch in Bezug auf die chemischen Agentien (also auch in Bezug auf die Gifte) entweder gar keine oder doch nur eine ungenügende Einsicht (I, § 66, 77). Jedoch ist offenbar gerade das Verhalten des Protoplasten gegen Stoffe verschiedener chemischer Qualität in hervorragendem Maasse dazu berufen, Mittel für eine gewisse Aufklärung über die unbekanntenen Bauverhältnisse und

Eigenschaften des Protoplasmas zu liefern (II, p. 287). Da der Protoplast auch für die Giftwirkungen allein entscheidend ist, so dürfen wir uns bei unseren principiellen Betrachtungen an die einzelne Zelle halten. Es ist dieses umso mehr erlaubt, als sich aus dem complexen Bau einer höher differencirten Pflanze nur dieselben Verwickelungen und Besonderheiten ergeben, die schon mit Rücksicht auf die Aufnahme und den Transport der nöthigen und unnöthigen Stoffe, sowie in Bezug auf die correlative Verkettung der Organe und Zellen behandelt wurden (I, § 26, 27, Kap. X; II, Kap. VII). Es ist auch selbstverständlich, dass eine Gewebezelle gar nicht oder nur wenig von dem Gifte afficirt wird, wenn dieses zu der Zelle nicht oder nur in geringer Menge gelangt, weil es in den zu durchwandernden Zellen und Geweben gebunden und zurückgehalten wird.

Aber auch in einer isolirten Zelle wird das Gift nur in dem Maasse zu den Protoplasten gelangen, als es die umhüllende Zellhaut passirt. Deshalb kann durch eine schwer durchlässige cuticularisirte Zellhaut erzielt werden, dass der Protoplast in einer hochgiftigen Lösung nicht geschädigt wird, weil an ihn in der Zeiteinheit nicht mehr Molecüle des giftigen Körpers anprallen, als bei leichter Durchlässigkeit der Zellhaut in einer bis zur Unschädlichkeit verdünnten Lösung. Ein solches Resultat liefern in der That die mit einer schwer durchlässigen Cuticula umkleideten Haare u. s. w., und an diesen ist auch leicht zu beobachten, dass z. B. giftige Anilinfarben, Ammoniak u. s. w. nur sehr langsam in den Protoplasten gelangen<sup>1)</sup>.

Zu einer giftigen (oder ernährenden) Wirkung eines Stoffes genügt aber nicht der Contact mit dem Protoplasten, sondern es ist eine Wechselwirkung mit diesem, also im allgemeinen das Eindringen in das Protoplasma nothwendig. Sehr anschaulich wird dieses durch verschiedene Anilinfarben, z. B. durch Methylenblau demonstrirt, das bei Anwendung einer in das Protoplasma eindringenden Verbindung schon in sehr grosser Verdünnung (zum Theil bei 1 : 1 Million) giftig wirkt, in Form einer nicht diosmirenden Verbindung aber ohne Nachtheil bis zu mehr als 1 Proc. im Zellsaft gespeichert wird<sup>2)</sup>. Ebenso übt das nicht diosmirende gerbsaure Methylenblau keine giftige Wirkung auf den Protoplasten aus. Natürlich kann ein Gift auch unschädlich gemacht werden, indem es in dem Protoplasma in eine ungiftige Verbindung übergeführt wird, oder indem es z. B. in der Zellwand in eine nicht diosmirende Verbindung übergeht. Es ist deshalb sehr wohl verständlich, dass sich z. B. in manchen Blütenpflanzen eine grosse Menge von Zink anhäuft, obgleich die diosmirenden Salze dieses Metalles sehr giftig sind (I, p. 434). Durch das Vorkommen einer ansehnlichen Menge eines Giftes in der Pflanze wird also nicht schlechthin eine grosse Unempfindlichkeit des Protoplasmas gegen dieses Gift angezeigt (vgl. II, p. 333). Uebrigens wird auch schon, analog wie durch die Cuticula, durch

1) Bd. I, § 45, 46, 21; Pfeffer, Unters. aus d. Botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. II, p. 204 etc.

2) Bd. I, p. 82, 403; Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. II, p. 184 u. s. w. Analog verhält sich Methylviolett, dessen diosmirende Salze viel giftiger sind, als die des Methylenblau. — Nach Overton (Vierteljahrsschrift d. Naturf. Gesellsch. zu Zürich 1896, Bd. 44, p. 403; 1899, Bd. 44, p. 408) dringen die Salze der Alkaloide langsamer ein, als die freien Basen, und wirken dementsprechend minder giftig.

eine schwierige Permeabilität der Hautschicht das Eindringen verlangsamt und dadurch die giftige Wirkung einer gegebenen Lösung herabgesetzt werden können.

Die specifisch verschiedene Empfindlichkeit gegen eine bestimmte Verbindung wird aber nicht immer durch eine differente Aufnahmefähigkeit des Protoplasten, sondern vielleicht sogar in den meisten Fällen durch die besonderen Eigenschaften und Reactionsfähigkeiten des Protoplasmas der einzelnen Arten erzielt. So besitzen z. B. verschiedene Arten eine sehr ungleiche Resistenz gegen freie Säuren (II, p. 333), obgleich diese nachweislich sehr leicht in das Protoplasma eindringen (I, p. 83). Gleiches gilt für Alkohol, Aether, Chloroform und noch andere Stoffe<sup>1)</sup>, die ebenfalls auf verschiedene Pflanzen in einem ungleichen Grade giftig wirken.

Dagegen ist die Unempfindlichkeit von *Penicillium glaucum* gegen die zu meist überaus giftigen Kupfersalze (II, p. 334) mit dem Nichteindringen der Kupfersalze in das Protoplasma verknüpft. Denn Pulst fand in der auf einer sehr kupferreichen Lösung erwachsenen Pilzdecke so wenig Kupfer, dass dieser geringe Gehalt vielleicht nur durch das nicht vollkommene Abwaschen, sowie durch eine gewisse Fixirung von Kupfer in den Zellwänden und in den Inhaltmassen der abgestorbenen Zellen der Pilzdecke bedingt war. Jedenfalls bleibt dieser Kupfergehalt weit hinter der Menge zurück, welche die Pilzdecke enthalten müsste, wenn das Kupfersalz diosmirte. Denn dann würde (abgesehen von einer Speicherung) sich im Zellsaft u. s. w. eine gleich concentrirte Kupferlösung wie in der Aussenflüssigkeit finden, und dieser Gleichgewichtszustand würde während der längeren Culturzeit sicherlich selbst dann hergestellt werden, wenn das Kupfersalz nur langsam eindringt.

Die Plasmahaut muss also bei *Penicillium* derart beschaffen sein, dass bei Berührung mit concentrirter Kupferlösung ihre lebendigen Eigenschaften nicht zerstört werden. Denn wenn eine solche Veränderung vor sich ginge, würden die Tödtung des Protoplasten und das Eindringen der Kupferlösung in das Innere die unvermeidlichen Folgen sein. Ein solcher Erfolg wird in der That allgemein durch giftige Metallsalze (I, p. 93), also z. B. durch Quecksilberchlorid auch bei *Penicillium glaucum* erzielt, dessen Plasmahaut sich nur gegenüber Kupfersalzen ungewöhnlich verhält. Ob nun diese absonderliche Eigenschaft z. B. dadurch hergestellt ist, dass speciell bei *Penicillium* die Baustoffe der Plasmahaut nicht mit Kupfersalzen reagiren, oder dadurch, dass an der Grenzfläche des Protoplasten in Contact mit der Kupferlösung eine Niederschlagsmembran (I, p. 90) entsteht, die das Eindringen des Kupfers verhindert, müssen fernere Untersuchungen entscheiden<sup>2)</sup>.

1) Vgl. Bd. I, § 16. Neuerdings hat Overton (l. c.) für verschiedene Körper das zum Theil sehr schnelle Eindringen nachgewiesen. — Auch Kohlenoxyd dringt schnell in den Protoplasten.

2) Das eigenthümliche Verhalten von *Penicillium* liefert ein weiteres Beispiel für die specifische Verschiedenheit der Plasmahäute, von der schon in Bd. I, § 17 und 18 (vgl. auch § 22) die Rede war. Bei dieser Gelegenheit und ebenso in meinen früheren Schriften ist nachdrücklich hervorgehoben, dass die Grenzschicht des Protoplasmas nicht schlechthin wie ein Molecularsieb wirkt, sondern dass insbesondere auch Stoffe passiren, die vermöge der wechselseitigen Affinitäten (Anziehung), sei es mit oder ohne chemische Bindung, in die Grenzschicht des Protoplasmas eindringen. Overton



Jedenfalls kann die Widerstandsfähigkeit von *Penicillium* gegen sehr concentrirte Lösungen nicht darauf beruhen, dass zwar das Kupfer dauernd eindringt, die erzielte Schädigung aber fortwährend durch die Gegenreaction des Protoplasten eliminiert wird. Denn ein derartiger Erfolg ist doch nur gegenüber geringen Giftmengen möglich, die vielleicht auch in das Protoplasma von *Penicillium* ihren Weg finden. Falls das zutrifft, bleibt doch unentschieden, ob das Protoplasma von *Penicillium* durch ein eingedrungenes Kupfersalz ebenso leicht vergiftet wird, wie das Protoplasma anderer Pflanzen. — Beachtenswerth ist übrigens, dass bei Thieren verschiedene giftige Schwermetalle nicht durch das intacte Darmepithel resorbirt werden<sup>1)</sup>.

### § 74. Fortsetzung.

Bei einer jeden Giftwirkung muss die Wissenschaft bestrebt sein, einmal den Ort des Angriffes und ferner die maassgebende Wechselwirkung nach Möglichkeit aufzudecken. Thatsächlich ist auch der einzelne Protoplast ein gegliederter Organismus (I, § 7), dessen einzelne lebendigen Organe sicherlich in einem ungleichen Grade empfindlich sind. Dafür spricht auch das vorhin behandelte Verhalten des Protoplasten von *Penicillium* gegen Kupfer. Ferner ist bei der Einwirkung gewisser Gifte zu constatiren, dass der Kern<sup>2)</sup> zuerst absterbt. Auch ist zu vermuthen, dass die Anilinfarben in demjenigen Organ (also z. Th. im Kern, z. Th. im Cytoplasma) am intensivsten giftig wirken, in welchem

---

(Vierteljahrsschrift d. naturf. Gesellsch. in Zürich 1899, Bd. 44, p. 106; Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 670) greift also von den verschiedenen generell angedeuteten Modalitäten nur einen speciellen Fall heraus, wenn er annimmt, dass das Eindringen allgemein davon abhängig sei, dass der Körper vermöge seiner Löslichkeit in Oel und ölartigen Stoffen (Cholesterin, Lecithin) in die Plasmahaut aufgenommen werde. Thatsächlich ist auch von mir auf die Möglichkeit hingewiesen, dass die Permeabilität der Grenzschicht vielleicht durch Imprägniren mit fettartigen Stoffen regulirt werde. Selbst wenn dieses Mittel eine ausgedehnte Rolle spielen sollte, so kann doch die Aufnahme schon desshalb nicht allein von der Löslichkeit in ölartigen Stoffen abhängen, weil nachweislich Proteinstoffe oder doch andere Stoffe hervorragend an dem Aufbau der Grenzschicht betheiligt sind (I, p. 93) und demgemäss ebenso die Wechselwirkung mit diesen Stoffen eine Rolle spielen muss. Solche Wechselwirkungen werden in der That durch das Erstarren der Plasmahaut bei Einwirkung verdünnter Lösungen von Säuren, von Quecksilberchlorid etc. demonstrirt, und augenscheinlich finden die Schwermetalle gerade durch diese Verbindung (oder Anlagerung) ihren Weg in das Innere. Ein näheres Studium wird sicherlich zeigen, dass viele Stoffe leicht passiren, die in den fettartigen Stoffen nicht oder nur in geringem Grade löslich sind, und dass mit der Löslichkeit in diesen Stoffen nicht immer ein leichtes Eindringen in den Protoplasten verknüpft ist. In dieser Hinsicht liegt vielleicht ein Specialfall in dem eigenthümlichen Verhalten des *Penicillium* gegen Kupfer vor, da wenigstens gewisse Verbindungen dieses Metalls in Fetten löslich sind, unser Pilz aber das Kupfer weder aus dem Nitrat, Sulfat u. s. w., noch aus der alkalischen Lösung aufnimmt, die mit Hilfe von Rohrzucker oder Weinsäure hergestellt ist. Jedenfalls zeigen diese und andere Erfahrungen, dass die Aufnahme nicht immer mit genau denselben Mitteln erzielt und regulirt wird.

1) Kunkel, Toxicologie 1899, p. 149.

2) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. II, p. 206, 276; Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 23, p. 687.

sie während des lebendigen Zustandes am stärksten gespeichert werden<sup>1)</sup>. Vielleicht bringt es aber der Aufbau aus gleichen oder verwandten Stoffen mit sich, dass die genannten Organe des Protoplasmas nur in einem graduell verschiedenen Maasse afficirt werden. Wenigstens wird bei genügend intensiver Wirkung der bisher näher untersuchten Gifte endlich ebensowohl der Kern, wie das Cytoplasma abgetödtet. Auch folgt z. B. aus dem Stillstand der Protoplasmaströmung bei der Einwirkung von Chloroform, Aether und anderen Stoffen, dass diese Körper direct auf das Cytoplasma, also nicht etwa allein auf den Zellkern u. s. w. wirken, da durch die genannten Stoffe die Plasmaströmung auch nach der vollständigen Entfernung des Zellkerns sistirt wird (I, p. 44).

Ohne Frage sind auch die verschiedenen Zellen und Organe derselben Pflanze in einem ungleichen Grade empfindlich. Jedoch wird dann, wenn ein Blatt von einer Intoxication allein betroffen wird, die Pflanze im allgemeinen nicht mehr geschädigt werden, wie durch eine vollständige Entfernung des Blattes, während ein Thier durch ein Gift getödtet wird, das z. B. nur in dem Herzen weitgehende Störungen hervorruft.

Die primären Wechselwirkungen werden naturgemäss je nach der chemischen Qualität des eintretenden und einwirkenden Körpers verschiedenartig ausfallen, jedoch wird eine völlige Einsicht erst dann möglich sein, wenn die Eigenschaften des in Reaction tretenden Protoplasmas genügend bekannt sind. Im allgemeinen ist aber verständlich, dass z. B. freie Säuren und Alkalien vermöge ihrer chemischen Affinitäten im Protoplasma schädliche oder tödtliche Umsetzungen hervorrufen, und dass in solcher Weise auch alle diejenigen fremdartigen Körper wirken, welche mit den eiweissartigen oder den anderweitigen Baustoffen des Protoplasmas eine benachtheiligende Verbindung eingehen oder mit denselben in irgend einer Weise in eine energische Reaction treten. Jedoch ist es wohl möglich, dass schon durch eine lockere chemische Bindung oder durch eine physikalische Fixirung (Adsorption<sup>2)</sup> oder ferner durch eine katalytische Wirkung eine tiefgreifende und tödtliche Störung bewirkt wird. Auf einer lockeren Bindung scheinen z. B. die z. Th. sehr energischen Giftwirkungen von Anilinfarben, Chloroform, Aether, Alkaloiden zu beruhen. Dagegen vermuthet Nencki<sup>3)</sup>, dass die toxischen Eiweissstoffe wie Enzyme, also katalytisch wirken. Jedenfalls ist es klar, dass z. B. ein Protoplast absterben wird, wenn die aufbauenden Eiweissstoffe durch eine hinzutretende proteolytische Enzymart energisch gespalten werden. Ausserdem ist sehr wohl möglich, dass durch die katalytische Beschleunigung oder Verlangsamung einer oder einiger Partialfunctionen eine schädliche oder tödtliche functionelle Störung hervorgerufen wird. Aus den katalytischen Wirkungen ist zugleich zu entnehmen, dass ein Körper, um giftig zu wirken, durchaus nicht mit einem Bestandtheil des Protoplasmas in Verbindung treten oder in den Stoffwechsel gerissen werden muss. Uebrigens werden auch die giftigen Anilinfarben nicht verarbeitet, und dasselbe dürfte zu meist für die giftigen Alkaloide, für Chloroform und noch andere giftige Stoffe gelten.

1) Pfeffer, l. c. p. 273; D. H. Campbell, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 569. Einige weitere Literatur ist Bd. I, p. 82 citirt.

2) In Bd. I, p. 63 ist darauf hingewiesen, dass keine scharfen Grenzen zwischen physikalischer und chemischer Bindung bestehen.

3) Vgl. O. Loew, System d. Giftwirkungen 1893, p. 68.

Die Wirkung der Säuren, soweit dieselbe von der Acidität abhängt (vgl. II, § 74), beruht vermuthlich auf einer Salzbildung, d. h. auf der Beschlagnahme von Stoffen, die mit den Proteinstoffen in irgend einer Weise verkettet sind<sup>1)</sup>. Jedenfalls wird durch eine starke Säure schon bei grosser Verdünnung im Protoplasma eine körnige Ausscheidung von Proteinstoffen und eine Aufhebung der lebendigen Plasticität bewirkt<sup>2)</sup>. Die bekannten Eigenschaften der todtten Proteinstoffe lassen es auch begreiflich erscheinen, dass im Protoplasma durch Alkalien eine Verquellung und anscheinend Lösungsvorgänge verursacht werden (Klemm, l. c. p. 664). Auch die Wirkung der giftigen Schwermetalle dürfte auf einer Bindung von aufbauenden Proteinstoffen beruhen<sup>3)</sup>. Ebenso sind Formaldehyd und andere Körper, die in irgend einer Weise energisch mit verschiedenartigen Eiweissstoffen reagiren (sofern sie eindringen), starke Plasmagifte.

Dagegen gehen Anilinfarben, Chloroform, Aether, Alkaloide u. s. w. keine fixe Verbindung ein, da diese Stoffe nach dem Uebertragen der Zelle in Wasser ziemlich schnell entfernt werden (vgl. II, p. 346). Diese Vorgänge lassen sich sehr schön bei der Darbietung einer stark verdünnten Lösung des sehr giftigen Methylviolets und Cyanins durch Färbung und Entfärbung des lebendigen Protoplasmas verfolgen<sup>4)</sup>. Durch diese Beobachtungen, sowie durch die That- sache, dass der Farbstoff besonders energisch in gewissen differencirten Theilchen des Cytoplasmas gespeichert wird, ist indess die Ursache der Giftwirkung noch nicht aufgeklärt. Es bleibt sogar unentschieden, ob es sich um eine chemische oder physikalische Bindung handelt, da nachweislich mit Hilfe von Dissociation und der Massenwirkung auch die chemisch gebundenen Farbstoffe und andere Stoffe aus der lebenden Zelle ausgelaugt werden können<sup>5)</sup>. Möglicherweise wirken manche dieser Körper insofern analog wie das Kohlenoxyd auf die Blutkörperchen (II, p. 335), als durch die lockere Bindung des sich anhäufenden Giftes ein unter den normalen Verhältnissen vorhandener Körper verdrängt und dadurch die schädliche Beeinflussung herbeigeführt wird<sup>6)</sup>. Sind dann die Bedingungen für eine derartige Reaction in dem Protoplasma einer bestimmten Art nicht vorhanden, so übt der bezügliche Stoff auf diese Pflanze keine giftige Wirkung aus. Ferner beweisen z. B. die Enzyme, welche sogar die optischen Antipoden einer Verbindung intact lassen (I, p. 374, 503), dass schon eine geringe Structurverschiedenheit in den plasmatischen Baustoffen ausreichen kann, um ein verändertes Verhalten gegenüber einem bestimmten Körper (Gifte) zu verursachen.

In den specifischen Eigenthümlichkeiten von *Penicillium* und anderen Organismen liegt zugleich eine Mahnung, dass man mit der Verallgemeinerung selbst dann vorsichtig sein muss, wenn es sich um einen Körper handelt, der nach den vorliegenden Erfahrungen ein ganz generelles Gift zu sein scheint. Ebenso ist

1) In Bd. I, p. 490 ist dargethan, dass das Protoplasma nicht in allen Fällen alkalisch sein muss.

2) Vgl. Bd. I, p. 93; P. Klemm, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1895, Bd. 28, p. 658. Die zerstörende Wirkung von concentrirten Säuren und Alkalien ist hier nicht in Betracht gezogen.

3) Kunkel, *Handbuch d. Toxicologie* 1890, p. 118.

4) Pfeffer, *Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen* 1886, Bd. 2, p. 252; dieses Buch Bd. I, p. 80.

5) Bd. I, p. 107. — Die in der animalischen Toxicologie aufgestellte Theorie, das Chloroform lagere sich den lecithinartigen Bestandtheilen des Protoplasmas an, basirt auf der Löslichkeit des Chloroforms in diesen und ölartigen Stoffen. Vgl. Kunkel, l. c. p. 389. [E. Overton, *Studien über Narkose* 1904.]

6) Dass vielleicht in gewissen Fällen das Kalium durch Natrium u. s. w. verdrängt wird, ist II, p. 336 erwähnt.

es nicht erlaubt, aus bekannten Reactionen gegenüber toden Proteinstoffen u. s. w. schlechthin auf die Wirkungsweise eines Stoffes in dem Protoplasma zu schliessen, das als ein complexer Organismus verschiedenartige Angriffspuncte bietet. So ist u. a. auch die zunächst naheliegende Annahme nicht zutreffend, dass die Verdichtung des Sauerstoffes durch Vermehrung der Athmungsthätigkeit tödtlich wirke, da die physiologische Verbrennung thatsächlich mit der Steigerung der Partiärpressung des Sauerstoffes vermindert wird (I, p. 549).

Wir haben hier aber nicht weiter auf bestimmte Gifte und die Theorien über die Art ihres primären Wirkens einzugehen, da durch die derzeit vorliegenden Erfahrungen unsere Einsicht in den Aufbau und das Getriebe des lebendigen Protoplasten nicht erweitert wird<sup>1)</sup>.

Die Fähigkeit des Organismus, eine gewisse Giftwirkung zu ertragen und zu überwinden, entspricht durchaus dem allgemein erörterten Verhalten gegenüber der Aussenwelt (II, § 63, 64). Denn ebenso wie in einer ungünstigen in-framaximalen Temperatur vermag die Pflanze in einer constanten in-framaximalen Concentration eines Giftes zu leben und zu wachsen, wenn sich auch unter diesen Bedingungen bereits gewisse Hemmungen und Störungen geltend machen. Ferner treten sowohl in einer supramaximalen Temperatur als auch in einer supramaximalen Concentration eines Giftes Störungen ein, die nur dann nicht zum Tode führen, vielmehr überwunden werden, wenn die Pflanze rechtzeitig in normale Aussenbedingungen zurückversetzt wird. Unter diesen Umständen ergiebt sich die auf Ausgleichung berechnete Thätigkeit, abgesehen von allen Gegenreactionen des Organismus, schon als eine nothwendige Folge des Strebens, den, den neuen Bedingungen entsprechenden Gleichgewichtszustand herzustellen. Dieser kann aber bei einer Giftwirkung natürlich nur dann erreicht werden, wenn die aufgenommene giftige Substanz in irgend einer Weise entfernt oder unschädlich gemacht wird.

Bei Stoffen, die wie Anilinfarben, Aether, Chloroform, Alkaloide u. s. w. im Protoplasma in einer dissociirenden Form gebunden werden, genügt, wie schon erwähnt ist (II, p. 345), die Uebertragung des Organismus in eine grössere Menge eines giftfreien Wassers, um eine allmähliche Entfernung des Giftes herbeizuführen, eine Ausscheidung, die bei Aether und anderen flüchtigen oder gasförmigen Körpern auch bei dem Aufenthalt in reiner Luft eintritt. Sofern eine solche Dissociation besteht, bedarf es zu der Ausscheidung des Giftes keiner besonderen Action des Protoplasmas. Diese ist aber dann nöthig, wenn erst durch diese Thätigkeit eine partielle Zersetzung und Abspaltung und damit die Bedingungen für den diosmotischen Austritt, also für eine vollständige Ausscheidung des Giftes aus der Zelle geschaffen werden<sup>2)</sup>. Auf diese Weise wird z. B. durch die Production von etwas freier Säure die vollständige Zersetzung des gerbsauren Methylenblaus und die Beseitigung dieses Farbstoffes aus der Zelle bewirkt (I, p. 407). Auch ist nach einer transitorischen intensiven Einwirkung von Methylviolett oder Cyanin gut zu verfolgen, wie allmählich die

1) Es gilt dieses auch für die vielen theoretischen Speculationen in Loew's System d. Giftwirkungen 1893.

2) Die hohe Bedeutung der Massenwirkung in dem physiologischen Getriebe wurde von mir vielfach hervorgehoben. Vgl. Bd. I, p. 407, 549.

Färbung und die Deformationen im Cytoplasma wieder schwinden. Das geschieht auch dann, wenn der Farbstoff dem Cytoplasma durch eine Speicherung in dem Zellsaft entzogen wird<sup>1)</sup>. Dieser Fall liefert also zugleich ein anschauliches Beispiel dafür, dass ein Gift zwar in der Zelle verbleibt, aber durch die Ueberführung in eine nicht diosmirende Verbindung und durch die Unterbringung an geeigneter Stätte unschädlich gemacht wird.

Eine Unschädlichmachung des Giftes wird sicherlich auf verschiedene Art und z. B. in den Wurzelhaaren von *Trianea bogotensis* dadurch erzielt, dass das eingedrungene Bismarckbraun an absterbende Cytoplasmapartien gebunden und mit diesen in den Zellsaft ausgestossen wird<sup>2)</sup>. In diesem und in den anderen angeführten Beispielen wird der giftige Körper durch einen präformirten Stoff gebunden, und sofern dieser (wie z. B. die Gerbsäure) nicht regulatorisch nachgebildet<sup>3)</sup> wird, kann nur eine begrenzte Menge von Gift festgelegt werden. In Hinsicht auf das gesammte selbregulatorische Walten im Organismus (vgl. Bd. I, § 93) ist aber nicht zu bezweifeln, dass in bestimmten Fällen auch Reactionen erweckt werden, die auf die Festlegung oder Beseitigung des Giftes abzielen. Eine solche reactionelle Thätigkeit ist schon darin ausgesprochen, dass das Protoplasma Abweichungen von seinem Normalzustand selbstregulatorisch ausgleicht, also z. B. nach einer leichten Ansäuerung die alkalische Reaction wieder herstellt (Bd. I, p. 490). Sollte, was ja möglich ist, dauernd für Neutralisation der sehr allmählich zutretenden Säure gesorgt werden, so würde damit die Giftwirkung dieser verdünnten Säure vermieden und zugleich ein Salz geschaffen werden, das durch Exosmose beseitigbar ist. Vielleicht werden öfters Phenole und andere Gifte in exosmirende unschädlichere Verbindungen übergeführt<sup>4)</sup>. Auch die Verbrennung des Alkohols ist ein Beispiel für die Beseitigung eines Körpers durch den Stoffwechsel unter Bildung von Producten, die nach bekannten Gesetzen durch Diosmose aus der Zelle entfernt werden.

Jedenfalls wird also die Eliminirung des Giftes und der Giftwirkung nicht immer mit denselben Mitteln bewirkt. Wenn somit der Protoplast durch die regulatorische Bildung einer Säure (I, § 86) die schädliche Wirkung eines Alkali vermeidet, so folgt daraus nicht, dass sich der Organismus stets oder auch nur mit Vorliebe durch Production eines Gegengiftes gegen einen giftigen Körper zu schützen sucht. Ebenso wird die Steigerung der Widerstandsfähigkeit eines Organismus (durch Accommodation II, p. 337) sicherlich nicht in allen Fällen durch die vermehrte Production und durch die directe oder physiologische Wirkung eines Gegengiftes (Antitoxins etc.) erzielt<sup>5)</sup>. Denn bei der Accommodation an höhere Temperatur oder an die concentrirte Lösung eines indifferenten Stoffes muss die Erhöhung der Resistenz jedenfalls auf andere Weise zu Stande kommen. Die Mittel, durch welche diese und ähnliche Veränderungen erzielt werden, sind zur Zeit ebenso unbekannt, wie die Verschiebungen, durch welche z. B.

1) Pfeffer, *Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen* 1886, Bd. 2, p. 248, 259, 274.

2) Pfeffer, *l. c.* p. 262.

3) Vgl. Bd. I, p. 493.

4) Ueber derartige Vorgänge im Thierkörper vgl. Kunkel, *Toxicologie* 1899, p. 10, 394.

5) Ueber Toxine und Schutzstoffe siehe z. B. das Referat von Oppenheim in *Biolog. Centralbl.* 1899, Bd. 19, p. 799.

die Eigenschaften und auch die Widerstandsfähigkeit desselben Protoplasten in verschiedenen Entwicklungsstufen modificirt werden. Wie sich bei Wirkungen von Organismen auf einander die Verhältnisse in Folge von Reactionen und Gegenreactionen verwickelter gestalten, ist in Bd. I, p. 515 angedeutet und kann hier nicht näher behandelt werden.

Unter den Mitteln, die schon in der einzelnen Zelle als Schutz- und Abwehreinrichtungen gegen Gifte in Frage kommen, sind möglicherweise auch active Secretionen in Betracht zu ziehen (vgl. Bd. I, § 23). Ferner haben wir gehört, dass die Aufnahme von Kupfersalzen in *Penicillium glaucum* vielleicht durch eine besondere Wechselwirkung mit dem Protoplasten dieses Pilzes verhindert wird. Der Regel nach finden freilich die Gifte in einer geeigneten Verbindung den Weg in den Protoplasten, und auch bei den Thieren werden die meisten Gifte nach der Einführung in den Magen resorbirt. Ein Vermeiden der Gifte kommt nur bei den freibeweglichen vegetabilischen Organismen in Frage, unter denen aber nur gewisse mit einer Sensibilität und einem Reactionsvermögen ausgestattet sind, das sie veranlasst, einzelne schädliche Stoffe (z. B. Säuren und Alkalien) zu fliehen<sup>1)</sup>.

Nach der Einführung einer begrenzten Giftmenge (durch Injection, durch transitorische Berührung mit der Lösung u. s. w.) wird sich der Verlauf einer nicht tödtlichen Intoxication im allgemeinen aus dem allmählichen Anschwellen und aus dem sich anschliessenden allmählichen Schwinden der Störung zusammensetzen. Dagegen stellt sich in einer Zelle, die in einer giftigen Lösung von constanter, aber inframaximaler Concentration verweilt (ebenso wie in constanter inframaximaler Temperatur), ein Gleichgewichtszustand ein, der so lange anhält, als die äusseren und inneren Bedingungen unverändert bleiben. Unter diesen Umständen befindet sich also im Protoplasma dauernd eine bestimmte Menge des giftigen Körpers, gleichviel ob dieser vermöge der relativen Affinitäten im Inneren der Zelle angehäuft ist oder nicht<sup>2)</sup>. Dieser Gleichgewichtszustand ist stets die Resultante aus den verschiedenen Affinitäten und anderweitigen Factoren, und er wird sich thatsächlich nur in einem stetigen Wechsel erhalten, wenn der Protoplast fortwährend das eindringende Gift in irgend einer Weise umsetzt oder beseitigt, und durch diese Thätigkeit die Bedingungen für das continuirliche Nachdringen des Giftes herstellt. Ist diese auf die Beseitigung der Störung abzielende Thätigkeit gering, wird ferner durch die fortschreitende Bindung des giftigen Körpers dessen Anhäufung verursacht und damit zugleich seine Wirkung gesteigert, so wird mit der Zeit eine sehr verdünnte Lösung tödtlich wirken. So ist es zu verstehen, dass z. B. *Spirogyra* in einer äusserst verdünnten Kupferlösung abstirbt (I, p. 104).

Durch die Ermittlung der Concentration, die bei constantem und continuirlichem Wirken noch ertragen wird, bezw. tödtlich ist, werden (analog wie für die Temperatur u. s. w.) für einen giftigen Körper Maximum und Ultramaximum bestimmt. Auf diese Weise lassen sich also die relative Giftigkeit von zwei Körpern,

1) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 627. Vgl. dieses Buch Bd. II, Kap. XIV.

2) Nach dem Verdünnen einer Methylviolettlösung lässt sich demgemäss eine Abnahme der Färbung des Protoplasmas wahrnehmen.

sowie die Sensibilität von zwei verschiedenen Zellen (Organismen) gegenüber demselben Gifte verglichen. In der That ist dieser Maassstab in rein wissenschaftlicher Hinsicht wichtiger, als die Kenntniss der Gewichtsmenge eines Giftes, die pro Gewichtseinheit des Versuchstieres gegeben werden muss, um einen bestimmten Grad von Intoxication hervorzurufen. Denn wenn man aus practischen Rücksichten auf dieses Maass angewiesen ist, um die richtige Dosis für einen Menschen oder ein höheres Thier zu kennzeichnen, so bleibt doch dabei unbestimmt, in welcher Concentration das Gift an den sensiblen Elementen angreifen muss, um den beobachteten Effect zu erzielen<sup>1)</sup>.

Nach den allgemeinen Erörterungen in II, § 63, 64, in denen obnehin die Giftwirkungen berücksichtigt wurden, ist es selbstverständlich, dass ein Organismus in einer hypermaximalen Concentration, und zwar je nach der Ueberschreitung des Maximums und nach der Natur des Giftes, schnell oder auch erst nach sehr langer Zeit geschädigt wird und abstirbt. Dieses Verhalten, das Overton<sup>2)</sup> als progressives Wirken bezeichnet, ist also keineswegs eine ausschliessliche Eigenthümlichkeit der Giftwirkungen. Ebenso können in dem Organismus sowohl durch die Wärme, als durch ein Gift in Folge einer transitorischen supramaximalen Einwirkung derartige Störungen verursacht sein, dass trotz der Rückkehr in normale Verhältnisse mit der Zeit der Tod erfolgt. Ein solcher Erfolg ist also auch möglich, wenn kein Gift in der Zelle verbleibt, jedoch kann natürlich auch durch einen solchen Verbleib eine Nachwirkung verursacht werden.

### § 75. Giftwirkung und chemische Constitution.

Wie schon erwähnt wurde (II, p. 344), ist es verständlich, dass freie Säuren und Alkalien, sowie gewisse andere Stoffe generelle Gifte sind, jedoch bringt es die ungenügende Bekanntschaft mit dem chemischen und physikalischen Aufbau des Protoplasmas mit sich, dass wir in den meisten Fällen nicht voraussagen können, ob ein Körper von bekannter chemischer Structur mit dem Protoplasma in eine Wechselwirkung treten muss, die eine Schädigung zur Folge hat. Im allgemeinen lässt sich also nur empirisch ermitteln, ob ein bestimmter Körper als Gift oder als Nährstoff zu betrachten oder indifferent ist<sup>3)</sup>. In beiderlei Hinsicht geht zudem aus den specifischen Differenzen hervor, dass die verschiedenartigen Protoplaste in Bezug auf ihre Reactionsfähigkeit (chemische Qualität) nicht identisch sind und in einzelnen Fällen erheblich von einander abweichen. Die Erfahrungen lehren ausserdem, dass der Nährwerth und ebenso die Giftwirkung zweier Körper von ähnlicher chemischer Structur sehr verschieden und dass Nährwerth und Giftwirkung zweier Körper von verschiedener chemischer Structur ähnlich sein können<sup>4)</sup>.

1) Vgl. z. B. Overton, Vierteljahrsschrift der Naturf. Gesellsch. in Zürich 1899, Bd. 44, p. 128; Kunkel, Toxicologie 1899, p. 4.

2) Overton, l. c. p. 128.

3) Vgl. insbesondere Bd. I, p. 370.

4) Näheres z. B. bei O. Loew, System d. Giftwirkungen 1893, p. 44, 92, 129 u. s. w.; A. J. Kunkel, Toxicologie 1899, p. 391, 402 etc.; E. Overton, Vierteljahrsschrift d. Naturf. Gesellsch. in Zürich 1899, Bd. 44, p. 124; W. R. H. True und C. G. Hunkel, Botan. Centralbl. 1898, Bd. 76, p. 398 (Phenole); C. Wehmer, Chemiker-Zeitung 1897, Nr. 40 (Benzoesäuren).

Demgemäss kann der physiologische Werth eines Körpers schon durch eine geringe chemische Structuränderung erheblich modificirt werden, und ferner hat eine gleichsinnige Aenderung (Condensation, Substitution etc.) in zwei verschiedenen Verbindungen durchaus nicht immer eine gleichsinnige Verschiebung der physiologischen Wirkungsweise zur Folge. Dem entsprechen auch die Erfahrungen, nach denen z. B. zwar oft, aber doch nicht ausnahmslos, die Giftigkeit der Kohlenstoffverbindungen durch die Einführung von Chloratomen oder von Nitrogruppen gesteigert wird, nach denen ferner die Substitution von Wasserstoff durch Hydroxyl, Methyl, Aethyl etc., die Einführung von Amidogruppen u. s. w. zum Theil eine Verminderung, zum Theil eine Erhöhung der giftigen Eigenschaften verursacht. Auch pflegen die giftigen Eigenschaften bei den Alkoholen, aber nicht bei allen Verbindungen mit der Vergrösserung des Moleculargewichtes zuzunehmen. Eine solche Zunahme tritt (soweit es die Wirkung der freien Säure betrifft) natürlich auch dann ein, wenn durch die Einführung von Carboxylgruppen der Säurecharacter gewonnen oder gesteigert wird. Alle diese und andere Erfahrungen sind aber, wie schon früher betont wurde (I, p. 374; II, p. 340), desshalb von hohem Werthe, weil aus den Reactionen mit bekannten Körpern bis zu einem gewissen Grade Schlüsse auf die Constitution des Protoplasmas, bezw. gewisser Theile des Protoplasten gezogen werden können.

Die verschiedenartigen Kohlenstoffverbindungen beweisen ohne weiteres, dass die physiologische Wirkung eines einheitlichen Körpers durch die besondere Verkettung der Atome und der aus diesen formirten Gruppen bedingt ist, also keineswegs schon den isolirten Gruppen und den Atomen innewohnt. Bei der Spaltung einer Verbindung setzt sich die physiologische Wirkung natürlich, ebenso wie in einem Gemisch, aus den Partialwirkungen der distincten Verbindungen zusammen<sup>1)</sup>. Dasselbe gilt auch in Bezug auf die Dissociation der Electrolyte in Ionen, durch die es bedingt ist, dass z. B. ein Metall (soweit es auf dieses ankommt) in den verschiedenen dissociirenden Salzen in derselben Weise chemisch reagirt<sup>2)</sup> und physiologisch wirkt. Bei einer partiellen Dissociation kann aber natürlich auch dem undissociirten Theil eine besondere physiologische Wirkung zukommen.

Aus der Unschädlichkeit einer dissociirenden Verbindung ergibt sich zugleich die Unschädlichkeit der Ionen. Nach den Erfahrungen mit den Chloriden, Sulfaten, Nitraten etc. von Kalium, Natrium, Calcium sind sowohl diese Kationen (Metallionen), als auch diese Anionen (Säureionen) nicht oder doch nur in einem äusserst geringen Grade giftig (vgl. II, p. 336). Folglich wird z. B. die Giftigkeit des Cyankaliums durch das Anion Cyan, die Giftigkeit der Chloride, Sulfate, Nitrate von Quecksilber, Kupfer u. s. w. durch das Kation des Salzes bestimmt. Denn thatsächlich sind diese Metallsalze in grosser Verdünnung gänzlich oder doch sehr weitgehend dissociirt.

---

1) Selbstverständlich können durch das Zusammengreifen besondere physiologische Effecte erzielt werden. Vgl. z. B. Bd. II, p. 77.

2) Siehe z. B. Ostwald, Wissenschaftl. Grundlagen der analytischen Chemie 1897, p. 44.



Nach diesen Grundzügen sind auch die freien Säuren und Basen zu beurtheilen, in welchen der Wasserstoff in der Säure die Rolle des Metalls (Kations), die Hydroxylgruppe in dem Alkali die Rolle des Säurerestes (Anions) spielt (vgl. z. B. Ostwald, l. c. p. 52). Da wir nun nach dem Verhalten der vorhin genannten Neutralsalze der Alkalien und alkalischen Erden die bezüglichen Anionen und Kationen als ungiftig anzusprechen haben, so muss die schädliche Wirkung dieser freien Säuren auf dem Kation Wasserstoff, die schädliche Wirkung der Alkalien auf dem Anion Hydroxyl beruhen.

Gerade bei den Säuren mit einem an sich unschädlichen Anion tritt der Zusammenhang zwischen Dissociation und schädlicher Wirkung besonders deutlich hervor. Denn nach den Studien verschiedener Forscher (vgl. die Citate II, p. 339) liefert die Anordnung der Säuren nach Giftwirkung und Dissociationsgrad ungefähr dieselbe Reihenfolge. Der Salzsäure, Salpetersäure, Schwefelsäure, die in einer verdünnten Lösung vollständig dissociiren, kommt also eine sehr hohe, der wenig dissociirenden Essigsäure und Propionsäure eine viel geringere Giftwirkung zu, die, wie die Dissociation, annähernd mit der relativen Stärke (Avidität) der Säuren zusammenfällt. Die hohe Giftigkeit des Anions Cyan bedingt aber z. B., dass die Cyanwasserstoffsäure viel giftiger ist, als sie es vermöge ihres schwachen Säurecharacters (vermöge des Metallions H) sein würde.

Analoge Beziehungen zwischen Dissociation und Giftigkeit finden sich auch bei den Alkalien, von denen KOH und NaOH in starker Verdünnung weitgehend dissociiren. Während nach Clark (l. c. p. 400) das Hydroxylion für Schimmelpilze giftiger ist, als das Wasserstoffion, wurde umgekehrt für dieses eine grössere Giftigkeit von Krönig und Paul (l. c. p. 71) für Bacterien, sowie von Kahlenberg und True (l. c. p. 95) für Phanerogamen gefunden. Es muss dahin gestellt bleiben, ob diese verschiedenen Resultate wirklich spezifische physiologische Differenzen anzeigen oder vielleicht darauf beruhen, dass die sehr verdünnten Lösungen der Alkalien in den physiologischen Versuchen leicht in Carbonate verwandelt werden. Aus den vergleichenden Studien geht aber hervor, dass z. B. die Hg-, Ag-, Cy-Ionen weit giftiger sind, als die H- und HO-Ionen. (Siehe z. B. die tabellarische Zusammenstellung bei Clark, l. c. p. 396. Kahlenberg und True, Zeitschr. f. physikal. Chem. 1897, Bd. 22, p. 474.)

Nachdem E. Wüthrich<sup>1)</sup> die Wirkung äquivalenter Mengen verglichen hatte, wurde fernerhin von verschiedenen Forschern<sup>2)</sup> mit äquimolecularen Lösungen gearbeitet. Durch 1 : 16 oder  $\frac{1}{16}$  soll also gesagt sein, dass sich in 16 Liter der Lösung 1 Moleculargewicht (Mol.) der Substanz befindet. Eine solche Lösung würde z. B. von HgCl<sub>2</sub> (Moleculargewicht = 271) 271 gr enthalten, also einer  $\frac{271 \cdot 100}{16000} = 1,69$  proc. Sublimatlösung entsprechen. Erst bei Verwendung

1) E. Wüthrich, Zeitschr. f. Pflanzenkrankheit. 1892, Bd. 2, p. 16.

2) L. Kahlenberg u. R. H. True, Botan. Gazett. 1896, Bd. 22, p. 84 u. Zeitschr. f. physikal. Chemie 1897, Bd. 22, p. 474; T. D. Heald, ebenda 1896, Bd. 22, p. 425; B. Krönig u. Th. Paul, Zeitschr. f. Hygiene und Infectionskrankh. 1897, Bd. 25, p. 4; R. H. True u. C. G. Hunkel, Botan. Centralbl. 1898, Bd. 76, p. 289; F. L. Stevens, Botan. Gazett. 1898, Bd. 26, p. 377; J. F. Clark, ebenda 1899, Bd. 28, p. 289 u. s. w.

molecularer Lösungen tritt z. B. für ein Metall der Einfluss der Verbindungsform und ebenso der Einfluss der Dissociation hervor, der in den citirten Arbeiten speciell studirt wurde.

Dass diese Studien über die Bedeutung der Dissociation zwar im allgemeinen das mitgetheilte Resultat, im einzelnen aber gewisse Differenzen ergaben, ist aus verschiedenen Gründen verständlich. Ich will nur an die specifisch verschiedenen Eigenschaften der differenten Organismen und daran erinnern, dass es nicht einerlei ist, ob als Maassstab des physiologischen Effectes, wie von Krönig und Paul, der tödtliche Einfluss bei kürzerer Einwirkung oder, wie bei den anderen citirten Forschern, die Entwicklungshemmung benutzt wird. Denn in letzterem Falle, also bei der Bestimmung von Maximum und Minimum in Bezug auf das Wachsen, fallen z. B. die Schnelligkeit des Eindringens, sowie die Grösse der Dissociation in einem geringeren Grade in das Gewicht, da sich im Laufe der Zeit doch der Gleichgewichtszustand (II, p. 348) herstellt. In diesem kann aber von einem minimal dissociirenden Stoff eine grosse Menge selbst dann in der Zelle angehäuft sein, wenn nur die Ionen (oder ein Ion) diosmiren (I, p. 88), falls nämlich das Ion in der Zelle fest gebunden wird und demgemäss Aufnahme und Dissociation continuirlich fortschreiten (I, § 22). Unter Umständen ist aber schon die Aufnahmeschnelligkeit von wesentlicher Bedeutung, und da jene in den genannten Studien nicht controlirt wurde, so ist es möglich, dass in manchen Fällen die Verminderung der Giftwirkung durch die Verlangsamung der Aufnahme verursacht wurde. Vielleicht tritt bei Säuren und Alkalien die Beziehung zwischen Dissociation und Giftwirkung auch deshalb am besten hervor, weil diese Körper nachweislich leicht in den Protoplasten eindringen.

Mag nun die Aufnahmeschnelligkeit eine Rolle spielen oder nicht, so ist doch der Dissociationsgrad dafür entscheidend, dass nach Kahlenberg und True (vgl. Zeitschr. für physikal. Chem. 1897, Bd. 22, p. 475) das dissociirende Eisenchlorid bei 1 : 22400 ebenso stark giftig wirkt, wie das colloidale Eisen bei 1 : 1174, dass ferner Kupfersulfat nach der Versetzung mit Rohrzucker und Kalilauge erst bei 1 : 400 dieselbe Giftwirkung ausübt, wie ohne diesen Zusatz bei 1 : 54200. Ferner bewirkt nach Kahlenberg und True  $\text{AgNO}_3$  bei  $\frac{1}{204800}$  Mol.

im Liter dieselbe Entwicklungshemmung, wie  $\text{AgNO}_3 + 3\text{KCN}$  bei  $\frac{1}{25600}$  Mol. im

Liter. In diesem Falle wird also durch die Bildung des wenig dissociirenden Anion  $\text{AgCy}_2$  die Giftwirkung herabgesetzt, obgleich Cyankalium hinzugefügt wurde, das ein starkes, aber doch nicht ein so starkes Gift ist wie Silbernitrat. Dagegen muss es auf einer Beschleunigung der Aufnahmeschnelligkeit oder auf irgend einer anderen Beeinflussung des Organismus beruhen, dass durch einen mässigen Zusatz von Alkohol die Giftwirkung von Quecksilberchlorid und von Silbernitrat (nicht von Phenol) verstärkt wird (Krönig und Paul, l. c. p. 91). Andererseits wird durch sehr starken Alkohol aus den schon früher besprochenen Gründen die Giftwirkung fast ganz aufgehoben (II, p. 324).

Aus allen diesen Erfahrungen geht zugleich hervor, dass die Desinfectionskraft eines Körpers von verschiedenen Umständen abhängt und z. B. nicht schlechthin durch die Metallmenge bemessen wird<sup>1)</sup>. Denn auch dann, wenn keine Ausfällung eintritt, kann die Giftwirkung durch die übrigen Stoffe, z. B. durch Verminderung der Dissociation oder durch die Bildung von complexen Ionen u. s. w., wesentlich modificirt werden.

1) Wie das vielfach angenommen wurde. Vgl. Flügge, Mikroorganismen III. Aufl., 1896, Bd. I, p. 453.

Toxische Eigenschaften besitzen aber bekanntlich nicht nur die Electrolyte, bei denen, wie schon (II, p. 350) betont wurde, die Giftigkeit durch die Dissoziationszerspaltung ebensogut verändert wird, wie bei der Zerspaltung eines Nichtelectrolyten. Auch bei den Electrolyten ist die Qualität des in der Lösung Bestehenden entscheidend, und demgemäss kommt z. B. dem complexen Ion Ferrocyan ein anderer Grad von toxischer Wirkung zu, als dem darin enthaltenen Eisen. Da nun der Regel nach die complexen Ionen der Metalle minder toxisch zu sein scheinen, als die einfachen Ionen, so wird die Giftigkeit der Metallsalze durch die Dissociation gesteigert. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass bei irgend einem Electrolyten das Gegenheil zutrifft, sowie ja auch durch die Zerspaltung eines Nichtelectrolyten in manchen Fällen wirksamere, in anderen Fällen minder wirksame Producte entstehen. Es ist ferner klar, dass eine an sich ungiftige Verbindung eines toxischen Metalls auch dann giftig wirken muss, wenn von ihr zwar nicht bei der Auflösung in Wasser, aber bei der Wechselwirkung mit dem Protoplasten die giftigen Metallionen abgespalten werden.

Die definitive Niederschrift begann 1900 und demgemäss ist die seit dieser Zeit erschienene Literatur nur soweit berücksichtigt, als es möglich war.

### Druckfehlerberichtigungen zu Bd. I.

- p. 403 letzte Zeile lies statt Fig. 6 Fig. 9.
- p. 280 Zeile 19 und 21 ist Mill. zu streichen.
- p. 414 Zeile 3 von unten lies für 4,7 Proc. = 4,15 Proc.
- p. 415 Zeile 2 von oben lies für 47 Proc. = 44,5 Proc.
- p. 436 Zeile 16 von oben, sowie am Kopfe von p. 638 ff. lies statt Bau = Bau.
- p. 520 Zeile 6 von oben ist für complete zu setzen complexe.
- p. 522 Zeile 13 von unten für sein zu setzen ein.
- p. 574 Anmerk. 4 für 1893 zu setzen 1883.











Polska Akademia Nauk  
Biblioteka Instytutu im. M. Nenckiego

Sygnatura **202694/2/1**

