54. F. Noll: Ueber die Umkehrungsversuche mit Bryopsis, nebst Bemerkungen über ihren zelligen Aufbau (Energiden).

Eingegangen am 23. November 1900.

H. WINKLER berichtet im 3. Hefte des 35. Bandes der Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, S. 449 ff., über seine Umkehrversuche mit Bryopsis muscosa. Diese führten, soweit die Anordnung der Experimente wesentlich die gleiche war wie in den von mir früher¹) beschriebenen Versuchen mit derselben Pflanze, naturgemäss zu dem gleichen Ergebniss, dass die Polarität dieser orthotropen Siphoneen verhältnissmässig sehr leicht umzukehren ist, derart, dass der Sprossgipfel sich in ein Rhizoid verwandelt, welches in den Boden eindringt, während das bisherige Wurzelende in Sprosse übergeht.

WINKLER glaubt aber bezüglich des für die Umwandlung massgebenden Factors zu einem anderen Ergebniss gekommen zu sein als ich, und dies veranlasst mich noch einmal auf den Gegenstand zurück zu kommen, um kurz darzulegen, dass unsere Anschauungen keineswegs aus einander gehen, sondern übereinstimmen. WINKLER schreibt, als Ursache dieser Umkehrung der Polarität fasse ich die veränderte Lage der Pflanze zur Richtung der Schwerkraftwirkung auf und zöge die Möglichkeit, dass auch andere Ursachen mitwirken könnten, gar nicht in Betracht. Der die Umkehrung bewirkende Factor sei aber nicht die Schwerkraft, sondern die Intensität des Lichtes. Da ich selbst der Ueberzeugung gelebt hatte, das Licht als den ausschlaggebenden Factor angegeben zu haben, setzte mich diese Eröffnung nicht wenig in Erstaunen, bis eine erneute Durchsicht meines kleinen Aufsatzes die unerwartete Lösung und Aufklärung des Missverständnisses brachte.

Gleich von vorne herein muss ich aber bemerken, dass mir seiner Zeit wenig darauf ankam, den bei der Umkehrung massgebenden Einfluss herauszufinden, sondern dass für mich das Resultat, die Möglichkeit der Veränderung der Polarität selbst, im Vordergrunde des Interesses stand. Ich habe deshalb in dem Abschnitte "Versuche mit Bryopsis muscosa Lamour."²) auch nur von dem in der inversen Lage neuen Einfluss der "äusseren Factoren" gesprochen und nicht weiter untersucht, ob die Inversion gegen die Richtung der Schwerkraft

2) 1. c. S. 468 ff.

¹⁾ Ueber den Einfluss der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen. Arbeiten aus dem Bot. Inst. Würzburg, Bd. III, 1888. S. 466 ff.

oder zum Lichte dafür ausschlaggebend war. Von Schwerkraftwirkungen im Besonderen ist in dem ganzen Abschnitt kein einziges Mal die Rede. Es ist nur gelegentlich erwähnt, dass die bei inverser Lage abwärts gerichteten Auswüchse der Blattfiedern negativ heliotropischer Natur seien. Das Missverständniss kann also durch den Abschnitt über Bryopsis nicht veranlasst worden sein und ist wohl in dem Wortlaut der kurzen Einleitung zu dem ganzen Aufsatz zu suchen. Bezüglich der Anisotropie der Organe der Siphoneen heisst es da Seite 467: "Für letztere kommt bei den Meeresalgen vornehmlich der Heliotropismus in Betracht; der Geotropismus spielt bei der Meeresflora nur eine sehr untergeordnete Rolle. Der Geotropismus aber bewirkt, dass die Wurzeln in das Substrat eindringen, dass die Stämmehen und Blätter dem Lichte in verschiedenen Lagen zustrebend, nach oben wachsen".

Das zu Anfang des zweiten citirten Satzes stehende Wort "Geotropismus" steht nun hier als sinnstörender Druckfehler für "Heliotropismus" (Lichtwirkung), wovon ich meine verehrten Herren Collegen Geh. Rath STRASBURGER und Prof. KARSTEN durch Vergleich mit dem noch bewahrten Manuscripte sofort überzeugen konnte. Dieser eine Druckfehler scheint aber das ganze Missverständniss veranlasst zu haben. Dass es sich um einen Druckfehler handelt, geht übrigens aus dem ersteitirten Satze hervor, dessen Sinn von dem zweiten geradezu wieder aufgehoben würde, dann aber auch noch aus dem ganzen folgenden Texte, wo stets nur von Lichtwirkungen, nicht von Gravitationswirkungen auf die Gestaltung der Versuchsobjecte gesprochen wird. Es ist also gar nicht so unbegreiflich, wie WINKLER meint¹), dass Loeb sagt²): "Nach Noll ist in diesen Versuchen das Licht der wesentliche, die Organbildung beherrschende Umstand". Von den Autoren, deren Citate WINKLER sonst noch erwähnt, stellt auch Göbel in seiner Organographie, I. Theil, an verschiedenen Orten (u. a. S. 204 und 221) meinen Umkehrversuch mit Bryopsis unter die Rubrik der Lichtwirkungen und nicht unter die der Gravitationswirkungen. O. HERTWIG hält sich im II. Buch seiner "Zelle und die Gewebe", S. 131, wörtlich an den im Abschnitt über Bryopsis gebrauchten Ausdruck "Einfluss der äusseren Factoren", nur C. HERBST erwähnt in seinem bekannten Aufsatze "Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese" (II. Haupttheil, Biolog. Centralblatt, Bd. XV, 1895, S. 734), meine Ergebnisse mit Bryopsis als Gegenstück zu den bekannten Vöchting'schen Versuchen über Polarität bei den Barymorphosen.

1) 1. c. S. 450, erste Anmerkung.

²⁾ J. Loeb, Untersuchungen zur physiol. Morphologie der Thiere, II., Organbildung und Wachsthum. Würzburg, 1892, S. 19.

446 F. Noll:

Aus alle dem erhellt, wie ich hoffe, zur Genüge, dass WINKLER's und meine Auffassung thatsächlich im Wesentlichen übereinstimmen. Ich habe in dem Abschnitt über die Bryopsis-Versuche von dem Einfluss äusserer Factoren nur im Allgemeinen gesprochen und nicht ausschliesslich von der Wirkung des Lichtes, weil ich, wie erwähnt, den Antheil derselben nicht, wie bei den im selben Aufsatz beschriebenen Umkehrversuchen mit Caulerpa, gesondert untersucht habe, aber auch deshalb, weil mich einige Erfahrungen und Ueberlegungen vermuthen liessen, dass der Einfluss der Gravitation, zumal im Verhalten der Blattfiedern, doch wohl mit herein spielt. Auch WINKLER giebt ja einen gewissen Einfluss der Schwerkraft an mehreren Stellen seines Aufsatzes zu.

Wenn ich hier den Leser überzeugen möchte, dass gegensätzliche Anschauungen über den Einfluss der Schwerkraft zwischen beiden Beobachtern in Wahrheit nicht bestehen, um so mehr als ich bei Caulerpa das auffallende Vorherrschen der Lichtwirkung experimentell ausdrücklich feststellte, so möchte ich damit das Verdienst WINK-LER's um den speciellen Nachweis der Bedeutung des Lichtes¹) für Bryopsis natürlich in keiner Weise etwa schmälern oder gar irgend eine Priorität reclamiren. Ich finde es ganz in der Ordnung, dass ein Autor auch für übersehene Druckfehler die Verantwortung trägt und um kein Missverständniss über den Zweck dieser Zeilen aufkommen zu lassen, will ich nochmals betonen, dass es mir lediglich darum zu thun ist, jeden Zweifel über etwaige thatsächliche Meinungsverschiedenheiten, der durch den Druckfehler veranlasst werden könnte, aus der Litteratur auszuschliessen.

Die Bedenken, die WINKLER trägt, den Ausdruck "Polarität" auf die Organisation der Bryopsis anzuwenden, vermag ich nicht als berechtigt oder geboten anzusehen. Er will den "wohl nicht ganz zutreffenden Ausdruck" nur der Kürze wegen gebrauchen, denn eine erblich inhärente Polarität spiele offenbar hier keine Rolle, im Gegen-

Ueber die Bedeutung auch der Intensität des Lichtes lassen die Winkler'schen Versuche aber keinen Zweifel. Ich möchte nebenbei erwähnen, dass ich in schwachem Lichte öfters Gebilde entstehen sah, die weder orthotrop, noch von glatter Oberfläche waren, sondern plagiotrop und höckerig, ohne gerade ausgesprochene Rhizoide zu sein; sie machten mir den Eindruck kriechender Stolonen.

¹⁾ Winkler spricht allerdings stets nur von der Bedeutung der Licht-Intensität, ohne die Richtung der Lichtstrahlen zu berücksichtigen. Dass letztere von Bedeutung sein muss lehrt aber die Beobachtung, dass an invers gestellten Pflänzchen die basalen Fiederschläuche in der Regel Rhizoiden auf der Unterseite produciren und zwar hier in einem intensiveren Lichte, als es dasjenige ist, in dem die apicalen Theile noch Neubildungen von Sprosscharakter entstehen lassen. Bei meinen Versuchen waren die invers gestellten Pflänzchen auch nicht mit dem Gipfel etwa von vornherein in den Sand eingegraben, sondern ruhten nur auf dem Sande auf.

satz zur Polarität der höheren Pflanzen (vergl. S. 453, 465 und 466). — Die mehr oder minder ausgeprägte Fixirung und "Inhärenz" der polaren Organisation ist aber doch wohl als eine Erscheinung für sich zu betrachten, die den Begriff der Polarität selbst nicht bestimmt oder alterirt. Die morphologische Gliederung einer einzelligen¹) Bryopsis ist so ausgesprochen polar, wie sie nur sein kann, in ihrer Art nicht weniger deutlich als die eines Tannenbaumes oder einer Palme unter den höher organisirten Pflanzen. Dass die polare Ausgestaltung in dem einen Falle von äusseren Inductionen abhängiger sich erweist als in dem anderen, ändert an der Thatsache des polaren Gegensatzes in der Körpergliederung nichts. Wollte man den Begriff der Polarität abhängig machen vom inhärenten Charakter derselben, dann dürfte der Ausdruck ohne vorherige eingehende Untersuchung in dieser Richtung überhaupt nicht mehr angewandt werden; andererseits würde es aber sehr schwierig, ja fast unmöglich werden, den betreffenden Charakter derjenigen Pflanzenorgane zu bezeichnen, deren polare Abhängigkeit von äusseren Factoren in mannigfachen Uebergängen zwischen den eben genannten Extremen schwankt.

Eine gewisse Nachwirkung und Inhärenz ist aber auch bei der polaren Ausbildung einer Bryopsis schon nachweisbar vorhanden. Bei meinen Versuchen zeigte nur ein Theil der Pflänzchen eine directe Umwandlung; eine ganze Anzahl zeigte sie nicht, vielmehr hatte sich der invers gerichtete Gipfeltheil in scharfem Bogen wieder aufwärts gekrümmt und war in seine normale Richtung zurückgekehrt. Er war dabei Sprossspitze geblieben. WINKLER hat bei seinen Versuchen dieselbe Wahrnehmung gemacht. Die Pflänzchen, "deren Spitze und Seitenästchen sich einfach im Bogen aufwärts gekrümmt hatten und, an's Licht gelangt, als orthotrope Theile weiterwuchsen", waren in seinen Versuchen sogar in der Mehrzahl.

Um Klarheit über die Ursachen dieses verschiedenen Verhaltens unter denselben Versuchsbedingungen zu erlangen, nahm ich seiner Zeit Messungen vor, wobei es sich herausstellte, dass es meist rasch wachsende Pflänzchen waren, welche sich wieder aufrichteten, dass dagegen in ihrem Wachsthum etwas aufgehaltene Sprösschen sich alsbald in Wurzelschläuche umwandelten. Das spricht dafür, dass erst bei länger unveränderter Dauer der inversen Lage der neue Einfluss der äusseren Wirkungen die innere Prädisposition über-

¹⁾ Mit zunehmendem Alter werden allerdings die Blattfiederchen gewöhnlich durch eine Wand von dem Hauptspross geschieden. Solche Fiedern lösen sich dann später vollständig ab und können unter geeigneten Umständen zu neuen selbständigen Pflänzchen heranwachsen. Soweit der Plasmakörper der jungen Fiederschläuche aber noch in unmittelbarem Zusammenhang mit dem des Hauptsprosses steht, ist der Organismus einer Bryopsis als einzellig zu bezeichnen. (Näheres darüber im Schlussabschnitte S. 449.)

448 F. Noll:

windet. Gerade die kräftig weiterwachsenden Pflänzchen, also die an sich einwandfreiesten Versuchsobjecte, behielten ihre frühere innere Ausbildungsrichtung unter Ausführung corrigirender Richtungsbewegungen bei.

Auch die von WINKLER beobachteten und zu den "Heteromorphosen" gerechneten Regenerationsvorgänge lassen nach seinen Angaben eine Nachwirkung der ursprünglichen Polarität deutlich erkennen, indem an dem bisherigen Sprosspol neue Fiedersprosse früher und auch in stärkerer Ausbildung zum Vorschein kommen als an dem bisherigen Wurzelpol (vergl. S. 461, 466 und Fig. 3).

Wenn beide Pole, wie im WINKLER'schen Versuch 17, neue Sprosse nebst zugehörigen Rhizoiden erzeugen (vergl. WINKLER Fig. 3), so erinnert ein solches Verhalten des Stammstückes an dasjenige horizontal gelegter Sprosse gewisser höherer Pflanzen, die unter solchen Umständen dorsiventral werden. Wie bei letzteren neue orthotrope Sprosse sich aus den vorhandenen Anlagen (Achselknospen) entwickeln, so aus dem Bryopsis-Stämmchen dort, wo überhaupt Neubildungen möglich sind, d. h. an den beiden Wundstellen. Ob man hier von Heteromorphose sprechen will, hängt ganz davon ab, welche specielle Definition man dem Begriff zu Grunde legen will. Die Zoologen rechnen bekanntlich die häufigste Art der Regeneration bei Pflanzen zu den Heteromorphosen, so, wenn der entfernte Gipfeltheil eines Sprosses nicht aus der Wundstelle regenerirt, sondern durch einen Seitentrieb (oder mehrere), die sich aufrichten, ersetzt wird. Indem so z. B. ein Stück Sympodium an Stelle des monopodialen Aufbaues eingeschoben wird, entsteht ja in der That ein heteromorphes Gebilde. Aber auch wenn man mehr den functionell als den formal abweichenden Charakter der Neubildung betont, würde Bryopsis wohl nicht als die erste Pflanze gelten dürfen, die zur Heteromorphose befähigt wäre (vergl. WINKLER S. 465). Wenn z. B. ein Blatt, dem man das zugehörige Stammstück und die Achselknospe genommen hat, lediglich Wurzeln neu bildet, wie das die Regel ist, so liegt hier in jeder Beziehung eine ausgesprochene heteromorphe Regeneration vor. Für eine derartige Heteromorphose in engerem Sinne liefern aber das typische Vorbild einer wohl schon Jahrtausende hindurch geübten und geradezu zur Regel gewordenen Heteromorphose Arten der Gattung Streptocarpus, bei welchen von der ganzen Keimpflanze nach der Keimung, im "normalen" Verlauf der Entwickelung, nichts weiter erhalten bleibt als eines der beiden Keimblätter¹). Dieser Kotyledon vergrössert sich dann stark zu einem oft sehr grossen

¹⁾ Hielscher (Kabsch), Anatomie und Biologie der Gattung Streptocarpus. In Cohn's "Beiträgen zur Biologie der Pflanzen". III. Bd. 1879. S. 1 ff.

Laubblatte, das durch Adventivwurzeln sich befestigt und ernährt, um schliesslich aus seiner Mittelrippe eine Reihe adventiver Blüthenstände hervorgehen zu lassen.

Wenn man aber auch über die Rubricirung der von WINKLER als Heteromorphosen beschriebenen Regenerationserscheinungen verschiedener Ansicht sein könnte, so sind doch die betreffenden, von ihm gefundenen Thatsachen an sich von hohem morphologischen und physiologischen Interesse.

Der Vegetationskörper einer Bryopsis — und das würde auch für andere Siphoneen gelten — ist oben mit der durch spätere Querwandbildungen gebotenen Einschränkung als "einzellig" bezeichnet worden. In meiner (S. 444) citirten Abhandlung hatte ich die Siphoneen noch als Cöloblasten, als "nicht cellulär" im Sinne von SACHS betrachtet und möchte in diesem Punkte eine Correctur meiner früheren Auffassung hier eintreten lassen und kurz begründen. Wie gesagt, vermag ich, abweichend von SACHS' Energidenlehre, den Inhalt des "einzelligen" Siphoneenkörpers nicht mehr zu betrachten als bestehend aus einer grossen, der Zahl der Kerne entsprechenden Anzahl von Einzelenergiden, sondern kann ihm nur die Bedeutung einer, allerdings vielkernigen Energide beimessen.

Bestimmend hierfür ist mir nicht sowohl der von anderen Seiten schon geltend gemachte Einwurf, dass bei gegenseitigen Verschiebungen der Kerne und des sie umgebenden Protoplasmas die Energiden keine bleibende abgegrenzten Einheiten darstellen, denn man könnte sich dieselben, wie GÖBEL es in diesem Falle thut¹), zur Noth als physiologische Einheiten, d. h. functionelle Systeme innerhalb eines gemeinsamen Substrates vorstellen, etwa so, wie jede Hefezelle mit der von ihr unmittelbar beeinflussten Umgebung ein functionelles System in gährender Glykoselösung bildet, deren dann so viele vorhanden wären als Gährcentren, d. h. Hefezellen²). Was mir belangreicher zu sein scheint als jene gegenseitigen Verschiebungen und mir den Plasmakörper einer Siphonee oder eines Plasmodium auch functionell als einheitliches System, als eine Energide, erscheinen lässt, ist der Besitz nur einer umhüllenden Hautschicht.

SACHS hat bei seiner Begriffsfassung der Energide zunächst zwar betont, dass sie eine organische Einheit "sowohl im morphologischen wie im physiologischen Sinne" sei, später aber die begrenzende Hautschicht ganz ausser Betracht gelassen, wie besonders seine Auffassung des Siphoneenkörpers lehrt.

1) Göbel, Organographie. I. Theil, S. 18.

²⁾ Göbel gebraucht das dem menschlichen Leben entnommene anschauliche Bild vom Cavalleristen, bei dem ein Pferdewechsel die Einheit und Zusammengehörigkeit nicht stört.

Ueber die ausschlaggebende Bedeutung der Hautschichten für die Ernährung und besonders für die Aufnahme und Ausgabe von Stoffen lassen aber PFEFFER's bekannte Untersuchungen keinen Zweifel; die massgebende Rolle der Hautschicht (die ich deshalb gelegentlich auch als "Hautsinnesschicht" bezeichnete, im Anklang an das "Hautsinnesblatt" der thierischen Embryonen), für die Aufnahme von Reizen und die Gestaltungsvorgänge, habe ich selbst auf Grund verschiedener Beobachtungen dargelegt, während STRASBURGER in den letzten Jahren wiederholt auf ihre histologische Selbständigkeit, auf ihre kinoplasmatische Natur hingewiesen hat. Dies alles macht die Hautschicht aber zu einem integrirenden Bestandtheil einer Energide, zumal, wenn man die wörtliche Bedeutung des von SACHS mit Vorbedacht gewählten Ausdrucks bedenkt.

Die zu einem Plasmodium zusammentretenden Amöben verlieren demnach ihre Selbständigkeit als Energiden mit dem Aufgeben der eigenen Hautschicht; sie bilden als Plasmodium eine Riesenenergide. Wenn andererseits ein mehrkerniger Plasmakörper einer Alge oder eines Pilzes in einzelne Schwärmer oder bewegungslose Sporen sich theilt, dann werden erst mit der Bildung neuer, eigener Hautschichten die einkernigen Plasmaportionen zu Einzelenergiden. Die vorhandene Vielkernigkeit der Mutterenergide erleichtert diesen Process nur insofern, als es keiner voraufgehenden zahlreichen Kerntheilungen mehr bedarf, wie bei der Entstehung gewisser Endosperme und gewisser Sporen anderer Pflanzen, um eine grosse Anzahl von Energiden aus der einen Mutterenergide zu bilden. Der gegebenen Falls einfachere Zerfall mehrkerniger Plasmakörper (wie der Plasmodien, Algen- und Pilzglieder, Insecteneier u. s. w.) hat vor allem O. HERTWIG bestimmt diese Plasmakörper als Syncytien, als "potentia vielzellig" zu bezeichnen.

Ich glaube, dass wenn man die Energide als den von einer einheitlichen Hautschicht abgeschlossenen ein- oder mehrkernigen Plasmakörper definirt — sollten Bacterien oder sonstige Organismen sich als kernlos herausstellen, dann wäre der Kern nicht einmal nöthig für den Energidencharakter, und man könnte allgemeiner sagen: den von einheitlicher Hautschicht abgegrenzten lebensfähigen Plasmakörper, — so würden die verschiedenartigen Schwierigkeiten, die SACHS bei seinem Ausgangspunkte (einzelner Zellkern mit dem von ihm beherrschten Protoplasma) begegnen mussten, fortfallen. Das, was SACHS ursprünglich mit der Aufstellung des Energidenbegriffes wollte, eine gesonderte Bezeichnung für den lebendigen "Zellleib" und für dessen lebloses Gehäuse, würde dabei ungeschmälert erhalten bleiben. Die Ausdehnung des Energidenbegriffes auf die einzelnen kernumgebenden Plasmaportionen vielkerniger

Zellen ergab sich mit der Vernachlässigung der Hautschicht als eine für den Autor wohl bestechende Folgerung seiner Begriffsfassung. Wenn man aber auch die Anwendung des Begriffs in diesem Sinne wird fallen lassen müssen, so möchte ich, zumal als Docent doch nicht auf den erstgenannten Vortheil verzichten. Für den eminent lebendigen Inhalt einer Scheitel-"Zelle" oder Cambium-"Zelle" dem Studirenden gegenüber kein anderes Wort zu haben als für die todten, leeren Gehäuse von Holz- und Kork-"Zellen" halte ich für einen recht empfindlichen Mangel, der seiner Zeit ja auch in der Gelehrtenwelt schon zu Missverständnissen und Auseinandersetzungen führte¹). Diesem abzuhelfen, besassen wir ja u. a. schon länger die Bezeichnung "Protoblast" A. VON KÖLLIKER's. VON KÖLLIKER's Protoblasten sind zudem nicht typisch einkernig; von den Syncytien der Spongien spricht KÖLLIKER als von vielkernigen Protoblasten, in neuerer Zeit gelegentlich auch von vielkernigen Energiden2). Was mich bestimmt gegenüber diesem historisch älteren Ausdruck dem jüngeren "Energide" im Gebrauch den Vorzug zu geben, ist der starke Anklang des gesprochenen Wortes Protoblast an einen Theil desselben, das Protoplasma, ein Anklang der besonders dem Anfänger, auf den so viel neue Worte und Begriffe neben den neuen Thatsachen einstürmen, störend werden könnte.

55. P. Magnus: Ueber die auf alpinen Puccinien aus der Sectio Auriculastrum auftretenden Uredineen.

Mit Tafel XV.

Eingegangen am 24. November 1900.

DUBY hat in seinem Botanicon Gallicum II nach DE CANDOLLE's Vorgang in Flore française V drei Uredineen auf Primeln unterschieden, nämlich:

1. S. 891. Puccinia Primulae Duby, gegründet auf Uredo Primulae DC. (Fl. Française V, p. 68). Sie tritt auf Primula

¹⁾ So mussten Bischoff, von Kölliker, M. Schultze u. a. im Gegensatz zu Schwann und seinen Anhängern verfechten, dass es auch hüllenlose "Zellen" gäbe.

²⁾ A. von Kölliker, Die Energiden von von Sachs im Lichte der Gewebelehre der Thiere Verhandl. der physik.-med. Gesellschaft zu Würzburg. N.-F. XXXI. Bd. S. 211 (S.-A. S. 11). Würzburg 1897.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: 18

Autor(en)/Author(s): Noll F.

Artikel/Article: <u>Ueber die Umkehrungsversuche mit Bryopsis</u>. nebst Bemerkungen

über ihren zelligen Aufbau (Energiden). 444-451