

Physiologische Notizen

von

Julius Sachs.

VII.

Ueber Wachstumsperioden und Bildungsreize.

(Ein Beitrag zur physiologischen Morphologie.)

§ 1.

Nehmen wir das Wort Wachstum in seinem allgemeinsten Sinne, so ist es die Bethätigung des dem Organismus innewohnenden Gestaltungstriebes, von dem wir wissen, dass der Gang seiner Thätigkeit erblich vorgezeichnet ist; was wir eine Species, eine constante Form nennen, ist eine sich periodisch wiederholende Reihe von Gestaltveränderungen, die durch unbekannte Ursachen in ihrer Eigenart hervorgerufen und geregelt werden. Die wahre Natur dieses periodisch auf- und absteigenden Gestaltungsvorganges zu erforschen, ist die Aufgabe der physiologischen oder causalen Morphologie oder der organischen Gestaltenkunde; vielleicht die schwierigste Aufgabe der gesammten Naturwissenschaft.

Bis vor wenigen Jahren begnügte man sich mit der Beschreibung der Gestaltungsvorgänge und eine Schule, die seit 1835 unsere Wissenschaft beherrschte, betrachtete es sogar als ein unwissenschaftliches Verfahren, die Gestaltungsprocesse auf wirkende Ursachen zurückzuführen zu wollen; ich habe diese merkwürdige historische Erscheinung in meiner „Geschichte der Botanik“ (1874) als die idealistische Richtung der Morphologie bezeichnet; vielleicht wäre das Wort „scholastisch“ bezeichnender gewesen.

Die Anhänger dieser Denkart sind auch heute noch nicht ausgestorben; aber die streng naturwissenschaftliche Methode auch auf

morphologischem Gebiet hat bereits festen Boden gewonnen und schon enthält die neuere Litteratur eine grosse Zahl von Thatsachen, die der älteren, formalen Gestaltenkunde als unlösbare Räthsel erscheinen, bei physiologischer, causaler Auffassung dagegen helles Licht verbreiten über die Natur zahlreicher Gestaltungsvorgänge; die Morphologie der idealistisch-scholastischen Schule stand isolirt wie ein verlorener Posten unter den anderen Naturwissenschaften und wurde, mit Recht, kaum als eine Naturwissenschaft anerkannt, die Hörsäle der Botanik leerten sich, wenn der Professor von der Blattstellung, dem Grundpfeiler der formalen Morphologie vorzutragen begann. Die neue causale physiologische Morphologie aber steht auf dem gemeinsamen festen Boden aller Naturwissenschaft; sie fasst die organischen Gestalten als die Wirkungen bekannter oder noch zu erforschender Ursachen und die Fruchtbarkeit dieser Methode bekundet sich vorwiegend darin, dass mit der Entdeckung eines ursächlichen Verhältnisses sofort Hunderte von Thatsachen verständlich, begreiflich werden, die früher nur einzeln der langweiligsten Beschreibung zugänglich waren, ohne einen tieferen Einblick in das Wesen der organischen Gestaltungen zu ermöglichen.

In dieser Richtung soll der vorliegende Aufsatz, ähnlich wie die vorausgehenden „Notizen“, einen Beitrag liefern, nicht jedoch, um neue einzelne Thatsachen mitzuthemen, sondern schon bekannte Thatsachen im Sinne der causalen oder physiologischen Gestaltenkunde von allgemeineren Gesichtspunkten aus zu betrachten. — Schon ist auch auf diesem Forschungsfelde das Beobachtungsmaterial gewaltig angewachsen; es ist nicht mehr leicht, sich darin zurecht zu finden. Ich hoffe, das Folgende wird dazu beitragen, einige der fruchtbarsten Gesichtspunkte zu klarem Bewusstsein zu bringen. Ab und zu wieder einmal Ordnung zu machen in unseren Erfahrungen und Begriffen ist, wie ich meine, ein wichtiges und fruchtbares Mittel, den Fortschritt der Forschung zu fördern. — Freilich aber würde dies statt einer kurzen „Notiz“ ein Buch erfordern und vielleicht gelingt es mir, ein solches zu Stande zu bringen; einstweilen jedoch kommt es mir nur darauf an, in Kürze darauf hinzuweisen, dass durch methodische Beachtung der Entwicklungsperioden oder Wachstumsphasen in ihrer Beziehung zu den von aussen einwirkenden Kräften, und besonders in Verbindung mit meiner Theorie von „Stoff und Form“, eine sehr grosse Zahl von morphologischen Thatsachen unter gemeinsame Gesichtspunkte zu bringen und einer causalen Auffassung zugänglich zu machen sind.

Als Bildungsursachen oder besser als Bildungsreize betrachte ich alle diejenigen mechanischen, physikalischen und chemischen Einwirkungen, aus denen überhaupt Gestaltveränderungen entspringen; alle derartige Einflüsse haben den Charakter von Reizursachen, die aus ihnen entspringenden Formänderungen die Bedeutung von Reizwirkungen in dem Sinne, wie ich es in meinen „Vorlesungen“ dargestellt habe. In den Reizerscheinungen macht sich eben eine ganz besondere Art von Causalität geltend, die wesentlich darauf beruht, dass jede Reizursache durch die sehr complicirten Strukturverhältnisse des organisirten Körpers Wirkungen erzeugt, die anscheinend mit der Reizursache kaum etwas zu thun haben.¹⁾ Die höchst einfachen Causalbeziehungen, mit denen es der Physiker und Chemiker zu thun hat, genügen nicht zur Erklärung von Lebenserscheinungen, am wenigsten von solchen, welche Gestaltungsvorgänge zur schliesslichen Wirkung haben. Daher geschieht es so häufig, dass auf physiologischem Gebiet die Wirkungen in überraschender Weise ganz anders ausfallen, als man nach der Gewohnheit des physikalischen und chemischen Denkens erwarten dürfte: z. B. ein Eingriff, von dem man eine Verkleinerung erwartet, bewirkt eine Vergrößerung, wo man eine Begünstigung durch gewisse äussere Eingriffe voraussieht, tritt eine Schädigung ein u. s. w.

Es scheint nicht überflüssig, auf diesen Punkt aufmerksam zu machen, weil wir es im Folgenden mehrfach mit Thatsachen dieser Art zu thun haben. Nichts kann verkehrter sein, als auf Grund rein physikalischer und chemischer Begriffe und Schlussfolgerungen physiologische oder gar morphologische Effecte voraussagen zu wollen.²⁾ Zuweilen trifft es zu, meist aber nicht.

1) Erklärende Beispiele vergl. in meinen „Vorlesungen“.

2) So wird z. B. in neuerer Zeit vielfach auf Grund rein chemischer Erwägungen gesagt, dass Formaldehyd CH_2O das erste Assimilationsprodukt der grünen Organe sei; während die directe sorgfältige Beobachtung ergibt, dass es nicht der Fall ist und dass selbst kleine Spuren von CH_2O für die chlorophyllhaltigen Zellen als starkes Gift wirken. Dies auf Grund ausführlicher Untersuchungen, die ich 1890 gemacht habe. — Ebenso glaubte man früher, die sog. chemischen Lichtstrahlen müssten die Assimilation bewirken und als meine Beobachtungen ergaben, dass es die gelben sind, da wurde diese Thatsache zurückgewiesen, weil man den Unterschied von physiologischen und rein chemisch-physikalischen Wirkungen nicht kannte. — Physik und Chemie der Organismen ist eben etwas ganz anderes als Physiologie, besonders wenn es auf Gestaltungsprocesse ankommt.

§ 2.

Durch den in der Pflanze thätigen Gestaltungstrieb wird jedes sich entwickelnde und wachsende Organ, selbst jeder Theil eines solchen, in seiner äusseren Form und seiner inneren Struktur fortschreitend verändert: das Organ ist heute nicht mehr dasselbe Ding, wie gestern und wird morgen wieder ein Ding mit anderen Eigenschaften sein, selbst wenn man dies an der äusseren Form und der mikroskopischen Struktur nicht wahrnimmt.

Wird nun das sich entwickelnde, wachsende Organ von äusseren Einwirkungen betroffen, welche die Art seines Wachstums verändern, so muss diese Reaction verschieden ausfallen, je nachdem die gleiche äussere Einwirkung das wachsende Organ gestern, heute oder morgen trifft.

Die Zustände, welche das wachsende Organ in Folge seines normalen inneren Gestaltungstriebes oder seiner typischen Eigenschaften durchmacht, bezeichne ich als Entwicklungsperioden und als Wachstumsphasen, von welchen letzteren ich vier unterscheide.

Eine Einwirkung auf den Gestaltungsprocess muss also verschieden ausfallen, je nachdem sie das wachsende Organ in seiner 1., 2., 3. oder 4. Phase trifft und es hat keinen klaren Sinn, einfach zu sagen, eine bestimmte Wachstumsveränderung werde durch diesen oder jenen äusseren Eingriff hervorgerufen; es ist vielmehr nöthig, zu sagen, auf welche Phase oder Periode der Entwicklung eines bestimmten Organs die fragliche Einwirkung sich bezieht.

Dies ist vorwiegend das Thema der folgenden Betrachtungen.

Erläuternd möchte ich dazu jedoch noch bemerken, dass jüngere Organe in ihrer Entwicklung von den vorausgehenden älteren, alle Organe während ihres Wachstums von der Assimilation der Blätter und der Nahrungsaufnahme der Wurzeln (oder bei Parasiten, der Haustorien u. s. w.) abhängen, da diese die Baustoffe liefern (direct oder in Form von Reservestoffen). Den älteren Organen gegenüber verhalten sich die jüngeren abhängig und die von den älteren ausgehenden Stoffe und energetischen Einflüsse müssen in Bezug auf das jüngere Organ als äussere Einwirkungen betrachtet werden, besonders wenn es sich um die Gestaltung der jüngeren, um ihre Entwicklung handelt. Sehr klar tritt diese Beziehung der älteren zu den jüngeren Organen hervor, wenn man die Gipfelknospen in einen finsternen Raum leitet, während grüne, ältere Blätter am Licht bleiben, assimiliren und ihre Produkte durch die Sprossaxe dem fortwachsenden, blüthenbildenden Gipfel zusenden, wie ich es früher betreffs meiner Versuche mit

Tropaeolum und Cucurbita beschrieben habe.¹⁾ — Ebenso darf man es als „äusseren Einfluss“ auf jüngere Organe betrachten, wenn durch das Wegnehmen aller Sprossvegetationspunkte die Wurzeln zur Neubildung von Sprossen veranlasst werden u. s. w.

Ueberhaupt kann man es als ein Axiom aller Entwicklung betrachten, dass jedes am Vegetationspunkt neu entstehende und dann weiter wachsende Organe seine Baustoffe und spezifischen Anregungen den älteren, vorausgehenden Organen verdankt: jedes neue Organ ist das Produkt der vorausgehenden. — Wenn ich dies als ein Axiom der Entwicklung bezeichne, so rechtfertigt es sich durch die einfache Ueberlegung, dass es überhaupt nicht anders sein kann oder dass es sich von selbst versteht.

Wenn es sich also im Sinne dieses Axioms, um die Beeinflussung jüngerer Organe durch die älteren handelt, kommt wieder die Wachstumsphase der ersteren in Betracht. Im ganz normalen Verlauf der Entwicklung unter günstigen äusseren (klimatischen) Bedingungen, greifen die von den älteren Organen auf die jüngeren übergehenden Einwirkungen nach ganz bestimmten, erblich überkommenen Regeln ein, woraus die innere Harmonie der Gestaltungsprozesse echter, constanter Species hervorgeht. Werden ältere Organe beschädigt oder abnorm physiologisch beansprucht, so leiden die jüngeren, es entstehen Abnormitäten. Gerade auf diesem Wege entstehen, wie ich unten zu zeigen hoffe, die meisten Monstrositäten der Blüten, während die merkwürdigsten Gestaltungsprozesse der Gallen meist durch unmittelbare Einwirkung des Insektes auf die jüngsten, embryonalen Zustände am Vegetationspunkt zu Stande kommen.

Vielleicht sind die vorausgehenden allgemeinen Bemerkungen geeignet, auf das Princip der folgenden Betrachtungen einstweilen hinzuweisen.

Wenn im Folgenden von äusseren Einwirkungen auf die Gestaltenbildung die Rede ist, so meine ich zunächst nicht die Entstehung von Varietäten und gar von Species, wobei noch ganz andere Fragen in Betracht kommen, vielmehr soll nur untersucht werden, wie äussere Einwirkungen in dem soeben klargelegten Sinne auf die sich entwickelnden Organe je nach ihrer Wachstumsphase sich morphologisch geltend machen.

Offenbar handelt es sich da um eine fundamentale Frage der causalen Morphologie.

1) Vergl. Gesammelte Abhandlg. I, S. 229.

Wenn von äusseren Einwirkungen die Rede ist, welche auf die sich entwickelnden Organe morphologisch, gestaltend einwirken, also als Bildungsreize zu bezeichnen sind, so steht diesem anderseits der normale, typisch gestaltende Bildungstrieb gegenüber, dem die constanten Species und Varietäten ihr Dasein verdanken. Es kann also der Fall eintreten, dass ein sich entwickelndes Organ zweierlei Einflüssen betreffs seiner morphologischen Gestaltung unterliegt, einerseits dem typisch arbeitenden, erblichen Gestaltungstrieb, der die innere Harmonie der Organisation erzeugt; anderseits dem Einfluss zufälliger Ursachen, welche dem Gestaltungstrieb eine andere Richtung zu geben suchen. Indem beide einander entgegenarbeiten, kann man wohl von einem Kampfe, nicht um's Dasein, sondern einem Kampfe um die zu erzeugende Form oder Organisation des betreffenden Organs reden. — Ich weiss wohl, dass diese Ausdrücke nur den Werth einer Allégorie beanspruchen; behält man dies jedoch im Gedächtniss, so leisten sie doch etwas; besonders, wenn es darauf ankommt, sich in den Missbildungen zurechtzufinden; denn die Missbildungen sind nun einmal Missbildungen und nicht „Fingerzeige“ für die typisch morphologische Natur der Organe, wie es die formale Morphologie wollte;¹⁾ und bleibt man bei dieser rein sachlichen Auffassung, so erleichtert sich uns das Verständniss der einzelnen Vorkommnisse von Monstrositäten, wenn wir ihr Zustandekommen als das Resultat eines Kampfes zwischen normalem Bildungstrieb und zufälligen äusseren Einwirkungen auffassen; speciell gewinnt die graduelle Steigerung der monströsen Formen eine gewisse Klarheit, und da zwischen Monstrositäten und leichten Formänderungen durch äussere Einflüsse keine scharfe Grenze besteht, so kann man sich vorstellen, dass auch derartige Vorgänge als eine Art Kampf zwischen dem typischen erblichen Gestaltungstrieb und den zufälligen äusseren Einwirkungen aufgefasst werden können.

Diese Betrachtungsweise gewinnt nun, wie ich glaube, eine grössere Fruchtbarkeit, wenn man die erblich typischen Entwicklungsvorgänge in ihrer objectiven Verschiedenheit auffasst, also darauf achtet, wie die Organe nach einander entstehen, ihre Gestalt verändern, ihre Grösse durch Wachsthum steigern und schliesslich einen Zustand erreichen, in welchem sie äusserlich und innerlich fertig oder reif sind und keiner weiteren Gestaltveränderung weder durch innere, noch durch äussere Antriebe unterliegen. Was an einem Organ in einer

1) G o e b e l (Vergl. Entw.-Gesch. der Pfl.-Organe, 1883, S. 124). Vergl. dessen Ansicht weiter unten.

der vorausgehenden Gestaltungs- oder Wachstumsphasen entstanden ist, wird in den späteren beibehalten, aber durch die folgenden Perioden weiter verändert, weiter ausgebildet. Und da jede Wachstumsphase ihren besonderen Charakter besitzt und in ihrer Weise reagirt, so wirkt jeder äussere Eingriff nach Maassgabe desselben und hinterlässt seine Wirkungen auch in den folgenden Wachstumsphasen und es leuchtet ein, dass auf diese Art eine gewisse Uebersichtlichkeit und Ordnung in die fraglichen Gestaltungsprocesse gebracht wird, wodurch dann wieder die causale Einsicht vorbereitet werden kann.

§ 3.

In meinen „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“ (1882 u. 1887) habe ich nur drei Phasen des Wachstums der einzelnen Pflanzenorgane, z. B. eines Blattes oder ganzer Organcomplexe, z. B. ganzer Blüten, unterschieden, nämlich den embryonalen Zustand, die Streckung und die Zeit der inneren definitiven Ausbildung oder Reife.¹⁾

Es bedarf kaum der Erwähnung, dass ein gewisses Maass von subjectiver Willkür in dieser und jeder ähnlichen Eintheilung veränderlicher Zustände sich geltend macht; da sie continuirlich in einander übergehen, ist eine feste, sichtbare Grenze nicht genau zu bestimmen. Trotzdem drängt uns die Natur selbst eine derartige Unterscheidung auf und es kommt nur darauf an, nicht ihre Grenzen ins Auge zu fassen, sondern die mittleren Zustände, wo jede Phase ihre typische Beschaffenheit deutlich ausgeprägt erkennen lässt, ähnlich ungefähr, wie man an einem Sonnenspectrum die einzelnen Farben deutlich unterscheidet, ohne doch angeben zu können, wo genau die Grenze (etwa zwischen gelb und grün) liegt.

Nachdem ich mich wiederholt mit diesem Thema beschäftigt habe, halte ich es gegenwärtig für naturgemässer und zweckentsprechender, statt der früheren drei, nunmehr vier Entwicklungs- oder Wachstumsphasen zu unterscheiden, indem ich die erste Entstehung der Organe, ihr Auftauchen aus dem Vegetationspunkt als eine besondere Phase betrachte, welche der eigentlich embryonalen oder Gestaltungsphase vorausgeht und von dieser schon dadurch zu unterscheiden ist, dass es sich zunächst nicht um die Gestalt, sondern nur um

1) So wie man bei Früchten, Samenkörnern, selbst Knollen von Reife redet, kann man es gewiss auch bei Blättern, zumal Laubblättern, Winterknospen, selbst Blüten, um überall den letzten definitiven Entwicklungszustand zu bezeichnen; der Ausdruck ist kurz, allgemein verständlich und auch in anderen Sprachen leicht wiederzugeben (*maturus, maturatio*).

Zahl¹⁾ und Stellung der Organe handelt, die in der folgenden Phase ihre Gestalt im morphologischen Sinne gewinnen sollen.²⁾

Dementsprechend unterscheide ich gegenwärtig auch die embryonale und die Streckungsphase anders als früher, indem ich zur embryonalen alle Vorgänge rechne, bei denen es sich um die morphologisch wesentliche Gestaltung der vorher angelegten Organe handelt im Gegensatz zu der dritten Phase, der Streckung, zu der ich ausschliesslich diejenigen Wachstumsvorgänge rechne, bei denen es sich nur noch um Vergrösserung der embryonal durchgestalteten Organe und um Formänderungen durch verschiedene Vergrösserung der Theile handelt; auch hat hier die Natur selbst nicht selten eine ziemlich scharfe Grenze gezogen, da es vorkommt, dass nach Vollendung der embryonalen Periode innerhalb der Knospe eine Ruhepause eintritt, auf die dann plötzlich die Streckung folgt, wie es bei den meisten Winterknospen mit Hüllschuppen geschieht (z. B. *Aesculus*, *Pinus*, *Populus* u. a.).

Die letzte Wachstumsphase, die Reifung, bleibt wie früher dadurch charakterisirt, dass sie mit vollendeter Streckung beginnt, wenn also die Organe ihre definitive Grösse und äussere Form erreicht haben, wo sodann nur noch innere Gewebeausbildung stattfindet.³⁾ Die histologische Differenzirung beginnt in der embryonalen Periode, schreitet während der Streckung fort und gewinnt ihre letzte Ausbildung in der vierten Periode.

Bei dem internationalen Charakter der wissenschaftlichen Litteratur wäre es vielleicht angemessen, diese Perioden und Phasen mit griechischen und lateinischen Namen zu belegen. Est ist dies aber immer

1) Die Zahl kommt speciell bei Organcomplexen, wie Blattquirlen und Blüten, in Betracht.

2) Abbildungen der betreffenden Gestaltungsvorgänge findet man übersichtlich geordnet in meinen „Vorlesungen“, II. Aufl., S. 403—480; ferner in reicher Fülle in Goebel's *Vergl. Entw.-Gesch.* (1883) und in Payer's *Organogénie de la fleur* (1857).

3) Ich möchte hier gelegentlich die Thatsache hervorheben, dass bei ungünstigen Wachstumsbedingungen, bei grosser Trockenheit im Sommer, bei Eintritt der Kälte im Herbst u. s. w., die Streckung der Organe oft sehr langsam verläuft; die innere Ausbildung der Gewebe aber schreitet fort, zumal die Verholzung der Gefässbündel und die Cuticularisirung; die vierte Phase beginnt also zu früh und die Organe werden fertig, bevor sie „ausgewachsen“ sind. Auf diese Art entstehen verkümmerte Zwergformen. Versucht man es, solche Exemplare durch Einsetzen in bessere Erde, durch reichliches Begiessen, durch Erwärmung u. s. w. zu neuem Wachstum zu veranlassen, so geht es nicht. Für die Praxis der Pflanzenkultur ist diese Erfahrung und ihre soeben gegebene Erklärung wichtig (Nothreife).

ein unbehagliches Geschäft. Sollte es doch verlangt werden, so könnte man vielleicht die erste Phase als Ekblastose, die zweite als die embryonale oder morphogenetische Phase bezeichnen; die Streckung könnte als Auxomorphose gelten; für die letzte Phase wird wohl das Wort Reifung, Maturation genügen; die betreffenden griechischen Ausdrücke für dieselbe haben wenig Ansprechendes.

An einem langen Laubspross oder einer reichblüthigen Inflorescenz findet man bekanntlich, so lange das Wachsthum am Gipfel noch fortschreitet, alle genannten Entwicklungsphasen der Blätter, Blüten und Internodien vertreten: in der Knospe am Gipfel (ebenso in den Axelsprossen) die beiden ersten Phasen, weiter abwärts die verschiedenen Grade der Streckung, nahe der Sprossbasis die fertigen reifen Organe. Jedes einzelne Organ macht den Entwicklungsgang für sich¹⁾ durch und da die Organe in periodischer Wiederholung am fortwachsenden Vegetationspunkt immer neu entstehen, so findet man sie an der Sprossaxe in allen Altersstufen progressiv geordnet, indem die räumliche Stellung am Spross zugleich die zeitliche Reihenfolge der Entwicklung angibt. Bei den Wurzeln ist es ganz dasselbe, nur tritt es an den einfachen Fäden weniger deutlich, vorwiegend nur in der Gewebedifferenzirung und in der Länge der successive und progressiv entstehenden Nebenwurzeln, hervor; sehr deutlich jedoch an den schönen Wurzelsystemen der monocotylen Wasserpflanzen (wie Eichhornien, Typha, Stratiotes, Acorus u. a.).

Bei den Algen und Lebermoosen, selbst den Pilzen, lassen sich die Entwicklungsphasen ebenfalls leicht nachweisen, selbst an sehr einfach gebauten Arten. Zuweilen treten sie sogar mit einer ausserordentlichen Deutlichkeit hervor, so z. B. bei den Phalloideen, wo besonders der Uebergang von der embryonalen Gestaltung zur Streckung plötzlich erfolgt, ähnlich wie bei den Sporogonien mancher Lebermoose (z. B. der *Aneura*), während er am Sporogonium der Laubmoose langsam fortschreitend erfolgt und dann die vierte Phase mit der Ausbildung des Peristoms und dem Abwerfen des Deckels besonders prägnant hervortritt.

Nicht immer tritt jede einzelne Phase deutlich hervor (natürlich mit Ausnahme der ersten), zuweilen kann eine sogar ausbleiben, so z. B. können Blätter und Blüten im Herbst oder bei Trockenheit im Sommer ihre innere Gewebeausbildung erfahren, ohne dass die

1) Aber doch gleichzeitig als Theil des ganzen Sprosses, denn auch dieser ist, gleich einer Blüthe, gleich einem Wurzelsystem, eben ein einheitlicher Organ-complex.

Streckung erfolgt ist;¹⁾ bei den submersen Wasserpflanzen kann die letzte Phase, die Ausbildung und Verholzung, die Cuticularisierung u. s. w. ganz oder fast ganz unterbleiben, nachdem die Streckung besonders ausgiebig gewesen ist.²⁾

Berücksichtigt man derartige Nebenumstände, so glaube ich nicht zu weit zu gehen, wenn ich sage, dass der in den genannten vier Phasen fortschreitende Entwicklungsgang als ein allgemeines Wachstumsgesetz des gesammten Pflanzenreiches betrachtet werden darf, und in Verbindung mit der Thatsache, dass die Entwicklung der Pflanzen (mit wenigen Ausnahmen unter den einfachst gegliederten einzelligen, z. B. den Desmidiaceen und ihren Verwandten, den Diatomeen) durch Vegetationspunkte vermittelt wird, an deren Produkten (den Organen) sich eben die Wachstumsphasen vollziehen, haben wir wohl eines der am meisten charakteristischen Merkmale der Gesamtgestaltung der Pflanzen vor uns.³⁾ — Das ist ja jedem Botaniker bekannt, ich wüsste aber nicht, dass es jemals ausgesprochen oder in ähnlicher Art formulirt worden wäre.

§ 4.

Die Unterscheidung der vier Wachstumsphasen hat, abgesehen davon, dass sie eben eine Thatsache des Pflanzenlebens anschaulicher machen soll, auch den Zweck, eine bessere Orientirung und genauere Ausdrucksweise zu gewähren, wenn es sich darum handelt, die äusseren Einwirkungen auf das Wachstum kennen zu lernen und wissenschaftlich darzustellen.

Dieser Zweck wird aber noch besser erreicht, und es treten auf diesem Gebiet noch tiefere Einsichten hervor, wenn man die vier Wachstumsphasen eines Organs oder auch eines Organcomplexes (etwa einer Blüthe, einer sich ausbildenden Frucht) in zwei Gruppen

1) Vergl. die Anm. S. 224.

2) Merkwürdig ist der Gegensatz in der Gewebebildung der Früchte vieler Wasserpflanzen, die in submerser Lage reifend, hohe Grade von histologischer Differenzirung und selbst hochgradige Sclerose zeigen (Trapa), während die vegetativen Sprosse und Wurzeln eine sehr defecte Gewebedifferenzirung haben, die vielfach an Etiolirung erinnert; auf diesen letzten Punkt hat schon Goebel hingewiesen.

3) Neben dem Vegetationspunkt und den Gestaltungsphasen der Organe gibt es noch zwei Momente, auf denen die Gesamtform der Pflanzenwelt beruht: die Eigenschaften des Chlorophylls und der Cellulose. — Auf dem Zusammentreffen dieser vier Gestaltungsursachen beruht der grosse habituelle Unterschied der Pflanzen von den Thieren, während die gemeinsame Grundlage aller Organisation, die Zellbildung und die Sexualität in beiden Reichen dieselbe ist,

eintheilt und zwar nicht willkürlich, sondern auf Grund tieferer Beziehungen, welche im Wesen der Entwicklungsgeschichte liegen und die Beziehungen des Wachstums zu äusseren Einflüssen betreffen; und da alle äusseren Einflüsse als Reizursachen, die dadurch bewirkten Gestaltveränderungen als Reizwirkungen zu betrachten sind,¹⁾ so darf man auch sagen, die vier Wachstumsphasen zerfallen je nachdem es sich um Gestaltungsreize handelt, in zwei Gruppen: die beiden ersten Phasen lassen sich zusammen als die morphologische Periode, die beiden letzten Phasen können als die physiologisch-biologische Periode bezeichnet werden.

Wir bekämen demnach folgende Uebersicht für den normalen, erblichen Verlauf der Entwicklung:

I. Morphologische Periode:

1. Entstehung der Organe nach Zahl und Stellung;
2. embryonales Wachsthum der Organe; morphologische Ausgestaltung; Knospenzustand.

II. Physiologisch-biologische Periode:

3. Streckung der Organe bis zur Erreichung ihrer definitiven Grösse;
4. innere Ausbildung der Gewebeformen, Fertigstellung oder Reifung der Organe.

§ 5.

I. Während der beiden ersten Phasen (in der morphologischen Periode) wird also über Zahl, Stellung und morphologische Ausgestaltung der Organe entschieden; im Gewebe herrschen die Zellkerne mit ihrem Nuclein (Chromatin) vor; sie sind es, die den Gestaltungsprocess beherrschen.²⁾ — Soweit es sich um äussere Einwirkungen, also um Reizbarkeit handelt, kann sich diese wesentlich nur in Gestaltungsänderungen, also morphologisch geltend machen, entweder durch Veränderung der Zahl und Stellung, oder in der morphologischen Form³⁾ der Organe, die um diese Zeit meist noch

1) In dem von mir in den „Vorlesungen“ festgestellten Sinne.

2) Siehe den Anhang zu dieser Notiz § 9.

3) Unter morphologischen Formen verstehe ich solche, die bei der Charakteristik der grossen Abtheilungen des natürlichen Systems in Betracht kommen, also ein besonderes phylogenetisches Interesse haben; in diesem Sinne wurde das Wort „Morphologie“ früher von den Begründern der Morphologie, von Hofmeister, Nägeli, Hanstein u. A. gebraucht und ich glaube, dass auch Goebel das Wort in diesem Sinne anwendet. Es hat keinen Sinn, von Morphologie eines einzelnen Stärkekorns u. dgl. zu reden, wie es neuerdings oft geschieht.

mikroskopisch klein sind. So werden beispielsweise die wie eigenartige Organismen auftretenden Gestaltungen vieler Gallen nur während dieser Periode angelegt und später ausgebildet und andererseits, wenn bei Missbildungen die Zahl und Stellung der Organe verändert ist, so muss dies in der ersten Phase am Vegetationspunkt begründet sein; — wenn wesentliche morphologische Formänderungen, z. B. Samenknochenbildung an Staubblättern, Pollensäcke an Blumenblättern, entstehen, so muss dies in der embryonalen (2.) Phase eingetreten sein, denn später ist es nicht mehr möglich. — Es ist schon desshalb gut, über diese Dinge theoretisch im Reinen zu sein, weil die betreffende entwicklungsgeschichtliche Untersuchung schwierig, oft unmöglich ist. Goebel's Untersuchungen über gefüllte Blüten lassen keinen Zweifel über die Richtigkeit des Gesagten.

Die wissenschaftliche Bedeutung der gegebenen Charakteristik der morphologischen Periode (der 1. und 2. Phase zusammen) wird dadurch noch erhöht, dass aus der Zahl, Stellung und embryonalen Gestaltung der Organe die Verwandtschaft der Arten, Familien und grossen Verwandtschaftsgruppen vorwiegend erkannt wird, oder besser gesagt, dass die bei der Aufstellung des natürlichen Systems benutzten Merkmale¹⁾ solche sind, deren Entstehung in diese Periode fällt; besonders Zahl, Stellung und ursprüngliche Gestalt der Blüthentheile ist für die Systematik der Angiospermen maassgebend. Schon früher, als man die Entwicklung der Blüten, Früchte und Samen noch gar nicht kannte, waren es diese Merkmale, die man aus den fertigen Zuständen erkannte und aus denen man die natürlichen Verwandtschaften erschloss. Je früher ein Merkmal am Vegetationspunkt angelegt wird, desto grösser ist seine phylogenetisch-morphologische Bedeutung; je später, d. h. je weiter entfernt vom Scheitel des Vegetationspunktes, ein Gestaltungsprocess hervortritt, desto geringer ist im Allgemeinen seine morphologische und systematische Bedeutung. Letzteres trifft ganz besonders für die Gewebedifferenzirung zu, deren morphologisch systematischer Werth schon von Hofmeister entschieden abgelehnt wurde. — Sozusagen gar keinen morphologischen Werth haben die durch Cambium erzeugten Gestaltungen der Holzpflanzen, die Erzeugnisse des Korkcambiums, die Rüben- und Knollenbildungen.

1) Es zeigt von Unkenntniss dieser Thatsachen und Erwägungen, wenn man glaubt, aus der Histologie der fertigen Organe die Argumente natürlicher Verwandtschaften auffinden zu können,

II. Während der zweiten Periode, die ich vorhin als die physiologisch-biologische bezeichnete, finden keine morphologisch werthvollen Processe mehr statt; die phylogenetisch wesentlichen Merkmale der Organe und Organcomplexe sind in den beiden ersten Phasen entschieden worden. Die Zellen vermehren jetzt ihr Volumen um das 100- und 1000fache, die Bedeutung der Zellkerne tritt zurück, sie werden unthätig: neue Organe können nicht mehr entstehen, weil das Nuclein seine Energie verloren hat; neue embryologische Gestaltungen können nicht mehr auftreten,¹⁾ auch nicht wenn einzelne intercalare Gewebezonen sich aus der ersten Periode erhalten haben und jetzt noch fortwirken, wie an der Basis der Grasinternodien und derer von *Equisetum hyemale* u. a. — Indem innerhalb des Gewebes die schon während der embryonalen Periode eingeleitete Differenzierung weiter fortgeführt und in der 4. Phase vollendet wird, findet während der Streckung und während der meist enormen Volumen-, Flächen- und Längenzunahme meist noch eine sehr auffällige Gestaltveränderung der in der embryonalen Phase morphologisch ausgebildeten Organe und Organcomplexe statt; aber diese Gestaltveränderungen haben einen ganz anderen Charakter als jene; es sind Gestaltveränderungen, die sich mit dem Maasstabe und mit der Wage messen lassen, wogegen die Gestaltungsprocesse der embryonalen Periode sozusagen idealer, künstlerischer, geheimnissvoller Natur sind; es liegt in den Vorgängen der ersten Periode etwas Schöpferisches; in den Gestaltveränderungen der physiologisch-biologischen Periode dagegen wird nur entschieden über die absolute und besonders die relative Grösse der bereits vorhandenen Organe, Organtheile und Organcomplexe; es handelt sich um die Vertheilung der organischen Massen; so wenigstens kann man die Gestaltveränderungen bezeichnen, welche dadurch entstehen, dass gewisse Internodien sich nicht, andere mehr oder weniger, zuweilen sehr stark strecken: es werden auf diese Weise bekanntlich aus ganz ähnlichen embryonalen Anlagen lange oder kurze Laubspresse, ährenförmige oder doldige Inflorescenzen, sympodiale und monopodiale Verzweigungen, Wurzelrosetten und nackte Blüthenschäfte, Zwiebeln und Knollen u. s. w. durch Streckung erzeugt; eine enorme Mannigfaltigkeit von Verzweigungsformen, die den Habitus der Species, zuweilen ganzer Gattungen und Familien hervorrufen;

2) Mit diesen Erwägungen hängt die Unterscheidung generativer und somatischer Zellen zusammen, die ich 1882 durch den von mir aufgestellten Begriff der Continuität der embryonalen Substanz begründet habe (vergl. meine Gesammelten Abhandlungen, 1893, S. 1231).

noch mannigfaltiger sind die durch blosse Streckung aus ähnlichen embryonalen Anlagen entstandenen Blattformen: mit und ohne Blattstiel, ganzrandige, gezähnte, zertheilte, gefiederte Blätter, die einander im embryonalen Knospenzustand durchaus ähnlich sind; und nun gar die Formen der Blüthenhüllen! Auch sie werden aus ganz ähnlichen Embryonalzuständen durch blosse Streckung der Zellen hervorgebildet.¹⁾ Gleiches gilt von den Früchten, bei denen aber noch die durch definitive Gewebeausbildung entstehenden Verschiedenheiten der Beeren, Kapseln und Schliessfrüchte hinzukommen.

Aber alle diese Gestaltungen haben mit der eigentlichen Morphologie nichts zu thun, obgleich auch sie in hohem Grade erblich sind.

Zu den wichtigsten physiologischen Eigenschaften der dritten Entwicklungsphase (der Streckung) gehört es, dass die Gewebe in dieser Zeit in hohem Grade reizbar sind für Licht, Geotropismus, für Druck und Reibung u. s. w. Gegenüber den Reizwirkungen der embryonalen Phase handelt es sich hier aber nicht um dauernde morphologische Veränderungen, sondern nur um Krümmungen, welche durch einseitig gesteigertes Wachstum entstehen, oder um Beförderung oder Verminderung des Wachstums durch Dunkelheit (Etiollement) oder Querstreckung der Zellen des Parenchyms (Aërenchym der Wasserpflanzen) und viele ähnliche Vorgänge ohne morphologischen, aber mit hohem biologischem Werth.

Auch die sogen. Adaptationen oder Anpassungen entstehen gewöhnlich erst in der Streckungsphase und selbst in ganz exquisiten Fällen ist in der ersten morphologischen Periode der Entwicklung noch nichts von den späteren biologischen Anpassungen zu erkennen. Es ist ein grosses Verdienst Goebel's, dies in seinem Werke „Pflanzenbiologische Schilderungen“ klargelegt zu haben, indem er zeigte, wie selbst in solchen Species, Gattungen und Familien, wo die Adaptation an eine ganz bestimmte Lebensweise der Pflanzen einen durchaus fremdartigen, von der allgemeinen Regel abweichenden Habitus verleiht, doch nur die Entwicklungsvorgänge der 3. und 4. Phase (also der physiologisch-biologischen Periode) es sind, welche dies bewirken, während die Gestaltungsprocesse am Vegetationspunkt und die embryonale Phase ganz normal verlaufen, d. h. so, wie es dem Klassentypus der betreffenden Arten entspricht. In Goebel's ausgezeichnete Darstellung der Stammsucculenten (Cacteen und cactusähnlichen Euphorbien u. a.) einerseits, der submersen und schwimmenden

1) Man vergl. Payer's Organogénie und Nägeli's Entstehung des Blattes von Aralia, Goebel's Beiträge zur Physiologie der Blätter u. s. w.

Wasserpflanzen andererseits tritt dies mit überraschender Deutlichkeit hervor. Kann es einen grösseren Unterschied geben, als einerseits in den fertigen Zuständen der Opuntien, Cereen und andererseits der Sagittarien, Eichhornien, Lemnaceen u. s. w., von denen jene für trockenheisse Standorte, diese für das Wasser adaptirt sind, und dennoch sind, wie Goebel zeigt, die Gestaltungsvorgänge am Vegetationspunkt in beiden die normalen der Gefässpflanzen; erst mit dem Beginn der Streckungsperiode machen sich die biologischen Verschiedenheiten geltend. Ob die Pflanzen als Succulenten sich im Sonnenbrand auf heissen Felsen oder in kühlem Wasser entwickeln, übt keine Wirkung auf die typischen Gestaltungsvorgänge am Vegetationspunkt; die äusseren Einflüsse machen ihre Wirkung erst in der Streckungsperiode und zuletzt bei der Fertigstellung der Gewebmassen geltend. Hier genügt der Hinweis auf diese Dinge, da ich betreffs der That-sachen auf das genannte Werk verweisen kann.

Schliesslich mag noch die Bemerkung Raum finden, dass die beiden Phasen der physiologisch-biologischen Periode unter sich insofern verschieden sind, als während der Streckung vorwiegend physikalische Vorgänge (Diosmose, Gewebespannung), während der letzten Phase (der Fertigstellung oder Reifezeit) vorwiegend chemische Prozesse (Verholzung, Cuticularisierung, Verschleimung, Verkalkung, Verkieselung) an den Zellwänden thätig sind.

Während die Entwicklungsprozesse am Vegetationspunkt und in der Knospe, also die morphologischen Prozesse, für grosse Abtheilungen des Pflanzenreiches, in der Hauptsache sogar für alle mit Vegetationspunkt wachsenden Pflanzen (manche Pilze, viele Algen, alle Moose und Gefässpflanzen) dieselben bleiben, findet in der Streckungsphase und der Fertigstellung der Gewebmassen eine grossartige Mannigfaltigkeit statt, die oft nur kleinen Abtheilungen eine Gemeinsamkeit der Merkmale gestattet.

Wie die biologischen Anpassungen, treten auch die durch Cultur bewirkten Abänderungen (Varietäten) gewöhnlich erst in der zweiten Wachstumsperiode, als Modificationen der Streckungsvorgänge und der Verholzung, Succulenz (der Früchte und Wurzeln) u. s. w. hervor; man denke nur z. B. an die verschiedenen Blatt- und Stammvarietäten von *Brassica oleracea*, an die Fruchtformen der Obstbäume.

Wenn man bedenkt, dass die Gesamtform einer in voller Ausgestaltung dastehenden Pflanze dem Auge des Beobachters wesentlich nur diejenigen Formen zeigt, die man als Habitus bezeichnet und die ganz vorwiegend nur durch die Streckung und innere Ausbildung

(Reifung) der Organe erreicht werden, so muss man es als ein merkwürdiges Ergebniss der Geschichte der botanischen Forschung betrachten, dass man zwar Jahrhunderte lang diesen Habitus für die Hauptsache nahm und das Pflanzenreich danach in ein „natürliches“ System zu bringen suchte,¹⁾ dass man aber doch schliesslich dahin kam, diejenigen Merkmale, welche an dem Vegetationspunkt und in der Knospe sich bilden, als die für die Verwandtschaft maassgebenden gelten zu lassen. Das ist es ja doch eigentlich, was man in der Botanik unter Entwicklungsgeschichte und ihrer Bedeutung für das natürliche System versteht.²⁾

Es liegt nun nicht in meiner Absicht, diese Andeutungen über die Wachstumsphasen weiter ins Einzelne zu verfolgen; so wie die Sache liegt, würde dann diese Notiz die Form eines Lehrbuchkapitels annehmen. Dagegen will ich im folgenden Paragraphen noch Einiges über Missbildungen sagen, weil sich an diesen gerade zeigt, wie fruchtbar die Unterscheidung der Wachstumsphasen und Perioden sich verwerthen lässt.

§ 6.

Eigentlich war es das Studium der Litteratur über Missbildungen und zahlreicher Monstrositäten, die ich im Laufe vieler Jahre zu sehen Gelegenheit hatte, was mich auf die im Vorausgehenden dargelegten Gedanken gebracht hat.

Dass die Missbildungen ein Chaos ohne Gesetz und Regel darstellen, wird jeder zugeben, der einige Sachkenntniss und zugleich Sinn für Ursache und Wirkung auf dem Gebiete der organischen Formen besitzt.

Will man sich auf diesem Forschungsfelde überhaupt zurechtfinden, so ist das Erste, die Missbildungen eben als Missbildungen zu betrachten und nicht ohne jeden vernünftigen Grund zu glauben, dass man aus der Unordnung die Ordnung, aus der absoluten Gesetzlosigkeit das Grundgesetz vegetabilischer Gestaltung ableiten könne.

1) Im 16., 17., zum Theile noch im 18. Jahrhundert verstand man unter natürlichen Systemen eben nur die auf habituelle Merkmale gegründeten, die aber eben deshalb nach unseren jetzigen Begriffen unnatürliche Systeme waren, wie ich in meiner „Geschichte der Botanik“ dargestellt habe.

2) Ich habe bei all diesen Betrachtungen zunächst nur die mit Vegetationspunkt wachsenden Pflanzen im Auge (die ich als acroblastische bezeichne), weil es Weitläufigkeiten verursachen würde, dieselben Gedanken auch auf die nicht mit Vegetationspunkt wachsenden (anacroblastischen, wie die Desmidiaceen, Volvocineen u. a.) zu übertragen.

Wenn man sich mit den besten Werken über Missbildungen, mit denen von Cramer, Masters, Peyritsch, Heinricher, vor Allem mit Goebel's betreffenden Werken bekannt gemacht, besonders die Abbildungen sorgfältig betrachtet und auch eigene Beobachtungen gemacht hat, so muss man zugeben, dass die Missbildungen jeder morphologischen Regel oder Gesetzmässigkeit spotten, wenn auch zuweilen zufällig in der morphologischen Unordnung noch einzelne Spuren von Ordnung zum Vorschein kommen. Alles was in den Lehrbüchern über Morphologie zu lesen ist, würde sonst von den Missbildungen über den Haufen geworfen; soll die Lehre von den normalen Gestaltungsgesetzen im Pflanzenreich überhaupt einen Werth haben, so müssen die Missbildungen eben als Monstrositäten gelten. In diesem Punkte stimme ich mit Goebel vollständig überein, wenn er (Entwicklungsgesch. S. 124) sagt: „Die bisherige Entwicklung der Teratologie muss als eine grösstentheils unbrauchbare, ihre Methode, vom Verbildeten auf das Normale zu schliessen, als eine verfehlt bezeichnet werden. — Die Teratologie wird nichts destoweniger stets ein interessantes Gebiet der Botanik bleiben, aber ihre Aufgabe ist eine andere geworden. Dieselbe ist nicht die, aus diesen „Offenbarungen der Natur“ das herauszulesen, was die Entwicklungsgeschichte mit „Hebeln und mit Schrauben“ derselben nicht abzwingt, sondern die, die Bedingungen des Zustandekommens der Missbildungen zu erklären.“ — Gewiss, die Monstrositäten sind höchst lehrreiche Erscheinungen, aus denen man sogar Ursachen und Wirkungen vegetabilischer Gestaltung ableiten kann, wenn man nur, wie es Goebel treffend nennt, die „Missbildungs-Logik“ der formalen Morphologie ganz beiseite lässt. Die Aufgabe kann nur sein, die Missbildungen selbst causal zu erklären, nicht aber die unverstandenen Missbildungen zur Erklärung der morphologischen Gesetze zu benutzen, die gar keiner anderen Erklärung bedürfen als derjenigen, welche die Entwicklungsgeschichte in Verbindung mit der Vergleichung der fertigen Zustände liefert.

Wenn ich es nun wage, hier in aller Kürze und im Sinne der soeben ausgesprochenen Principien einige Betrachtungen über Missbildungen mitzutheilen, so kommt es mir keineswegs darauf an, allerlei einzelne Vorkommnisse zu beschreiben, vielmehr möchte ich zeigen, dass man im Stande ist, einen tieferen Blick in die abnormen Gestaltungsprocesse zu thun, wenn man meine 1880 aufgestellte Theorie¹⁾

1) Die Goebel zuerst in seiner klassischen Untersuchung der „Gefüllten Blüten“ in diesem Sinne verwendet hat; ich glaube, die Meinung eines so ausgezeichneten Morphologen dürfte gerade in diesem Falle schwer wiegen.

von „Stoff und Form“ mit den oben dargelegten Ansichten über die vier Wachstumsphasen, besonders aber über die morphologische Periode im Gegensatz zur physiologischen bei einem wachsenden Organ oder Organcomplex auf die Monstrositäten anwendet.

Ich beschränke mich dabei auf die eigentlichen Monstrositäten, denn manche Abweichungen von den normalen Bildungen kann man besser als das Gegentheil von Missbildungen betrachten, als Erscheinungen, in welchen der morphologische Typus vollständiger zum Vorschein kommt, als in der normalen Form. So sind z. B. die von Peyritsch vortrefflich untersuchten Pelorien offenbar typisch richtiger gebaut, Zahl und Stellung ihrer Blüthenorgane entsprechen¹⁾ dem Klassentypus vollkommener, als die in den betreffenden Familien herrschenden durch Zygomorphismus vom Klassentypus abweichenden Zahlen und Stellungsverhältnisse der Blüthen.

Ebenso kann man die als atavistisch bezeichneten Bildungsabweichungen nicht wohl als Monstrositäten betrachten; denn wenn z. B. der innere Staubblattkreis einer Iris, wie Heinricher zeigt, sogar erblich wiederkehrend auftritt, so wird dadurch nur das normale Liliaceendiagramm²⁾ wieder hergestellt, was bei den normalen Irideen offenbar zum Theil verloren gegangen ist; man könnte sagen, das normale Irideendiagramm sei eigentlich selbst eine Monstrosität gegenüber dem typischen Liliaceendiagramm und ebenso könnte man behaupten, dass das Blüthendiagramm der Gramineen eine Missbildung sei im Vergleich zu dem unter den Monocotylen herrschenden Liliaceendiagramm und wohl noch deutlicher tritt diese Auffassung bei den Musaceen, Zingiberaceen und Cannaceen hervor, und in wieder anderer Art bei den Orchideen.³⁾

1) Auch Goebel (Entwicklungsgeschichte S. 124) ist dieser Meinung.

2) Ich muss mich hier auf meine im Lehrbuch gemachte Unterscheidung von empirischem und theoretischem Diagramm berufen. Mit Ausnahme einer Gruppe von Wasserpflanzen lassen sich die die Zahl und Stellung der Blüthenorgane ausdrückenden Diagramme der Monocotylen auf die Formel $P\ 3+3\ A\ 3+3\ G\ 3(+3+ \dots)$ oder allgemeiner $P_n+n\ A_n+n\ G_n(+n \dots)$ zurückführen. — Bei den Dicotylen ist eine grössere Zahl der Typen vorhanden. — Ich halte daran fest, dass gerade der Werth der Diagramme darin liegt, ausschliesslich die Zahl und Stellung der Organe zu versinnlichen; die anderen Merkmale gehören in die 2. Phase der Entwicklung.

3) Ich sehe keinen Grund, der uns hindern könnte, anzunehmen, dass gewisse Klassenmerkmale ursprünglich als Monstrositäten aufgetreten und dann streng erblich geworden sind; bis zu einem gewissen Grade liegt dieser Gedanke schon in der Annahme von sog. Rückschlägen, Atavismen u. s. w. So lange das Blüthendiagramm verschiedener verwandter Familien nur geringe Variationen des

Die meisten Missbildungen an vegetativen Sprossen lasse ich hier unbeachtet und beschränke mich auf die so viel häufigeren Blütenmissbildungen, weil bei ihnen die causalen Beziehungen in Betreff von Zahl, Stellung und qualitativer Beschaffenheit klarer hervortreten.

Schon bei dieser Thatsache, dass nämlich die Blüten ganz vorwiegend der Tummelplatz monströser Vorgänge sind, zeigt sich die Fruchtbarkeit meiner Auffassungsweise für eine causale Erklärung scheinbar unbegreiflicher Wachstums- und Gestaltungsvorgänge.

Ich finde nämlich die Ursache, oder doch die Hauptursache der so grossen Häufigkeit von Blütenmissbildungen (auch derer der Carpelle und Samenknospen) in dem Zusammenwirken folgender causalere Momente:

1. Die Blütenorgane entstehen am Vegetationspunkt rasch nach einander, gewöhnlich in grösserer Zahl dicht über und neben einander,¹⁾ so dass oft 20 bis 30, sogar 50 bis 100 Organanlagen einen einheitlichen Complex bilden, der noch dazu bis in die zweite Wachstumsperiode hinein mikroskopisch klein ist und ganz aus embryonalem Gewebe besteht, in welchem die Gestaltungsenergie der Zellkerne überwiegt.

2. Diese sehr zahlreichen, sehr kleinen, sehr dicht gedrängten Organanlagen sind ursprünglich, so weit die optischen Eigenschaften und chemischen Reactionen erkennen lassen, von gleicher qualitativer, stofflicher Beschaffenheit; aber schon frühzeitig in ihren embryonalen Zuständen bekunden äussere Formdifferenzen, dass die einen Hüllblätter, die anderen Staubblätter, die letzten Carpelle werden sollen, was nothwendig mit stofflichen Differenzirungen zusammenhängen muss. — Diese Differenzirungen nehmen rasch zu, so dass am Ende der embryonalen Phase einer Blütenknospe dicht neben und über einander Organkreise von ganz verschiedener Qualität einander umgeben, drängen und drücken. Die blüthenbildenden, aus den Blättern kommenden Stoffe aber wandern während dieser Zeit durch das Gewebe des Blütenbodens in die einzelnen Organe ein. — Man beachte, dass es sich hierbei nicht um die

theoretischen Klassendiagramms zeigt, wird man das nicht als Monstrosität auffassen; wenn aber im Blütenbau eine gründliche Unordnung eintritt, wie bei den Cannaceen und Orchideen, so finde ich keinen wesentlichen Unterschied gegenüber zufällig auftretenden Monstrositäten. Für die Descendenztheorie scheint mir diese Auffassung sehr fruchtbar und zur Widerlegung des Darwinismus sehr nützlich.

1) Man vergl. hierüber besonders: Payer *Organogénie de la fleur* und die Abbildungen in meinem Lehrbuch und in Goebel's *Entwicklungsgeschichte*.

allgemeinen Baustoffe (Eiweiss, Kohlenhydrate und Fette), sondern um minimalste Mengen fermentativ oder als Reizursachen wirkender Substanzen und um die Vermehrung des gestaltungskräftigen Chromatins der Zellkerne handelt, ganz besonders aber um die eclatante Verschiedenheit von männlicher und weiblicher Befruchtungssubstanz.

Bei der soeben geschilderten Sachlage in mikroskopisch kleinen Organcomplexen (den jungen Blütenknospen) kann die normale Ausbildung der Blüthe nur dann stattfinden, wenn alle die eingreifenden Stoffbewegungen und Zellbildungen mit einer fast mathematischen Genauigkeit verlaufen. Einige Moleküle solcher Substanz, welche die Antherenbildung anregt, können vielleicht um $\frac{1}{1000}$ Millimeter mehr rechts oder links abirren, sich um 2—3 Minuten auf ihrer Wanderung verspäten; differente Moleküle, die ganz verschiedene Organbildungen anregen sollen, können in ein und dieselbe primordiale Anlage einwandern und so bewirken, dass z. B. an einem Carpell Antheren, an einer Anthere Samenknospen, ja selbst in einer Samenknospe Pollenkörner entstehen.¹⁾

Stellt man sich die Entwicklung der jungen, mikroskopisch kleinen Blütenknospe in dem beschriebenen Sinne vor, beachtet man zumal die Kleinheit des Gebildes und die überaus grosse qualitative Verschiedenheit der Petala, Stamina, Carpelle, Antheren und Samenknospen, so muss es in höchstem Grade wunderbar erscheinen, dass trotzdem die Blütenbildung doch für gewöhnlich typisch normal verläuft und es kann nicht überraschen, dass unter 100 oder 1000 Blüten etwa eine abnorm wird.

Dabei muss man auch noch im Auge behalten, dass Abnormitäten, die zuletzt im fertigen Zustande höchst auffällig erscheinen (z. B. ein breites Blumenblatt an Stelle eines schmalen Filaments, eine Anthere an Stelle einer Samenknospe und vice versa; ein grünes Laubblatt statt eines Carpells, oder ein buntgefärbtes, zartes Blumenblatt statt eines derben grünen Vorblattes der Blüthe u. s. w.) — dadurch hervorgerufen sein können, dass in der mikroskopisch kleinen jungen

1) Bei so complicirten Raumverhältnissen und den hier angedeutenden complicirten chemischen Vorgängen, muss nothwendig die Kleinheit des ganzen Organcomplexes eine wichtige Rolle spielen; aber auf dergleichen hat man bisher noch keine Rücksicht genommen. — Man denke einmal, dass so etwas künstlich zu erzeugen oder auch nur anschaulich nachzubilden wäre; mit welcher Genauigkeit müsste da der Apparat arbeiten, vorausgesetzt, dass die Grösse und die Geschwindigkeit der Vorgänge die natürliche bleiben müsste. Wenn es sich aber um Raum, Zeit und chemische Vorgänge handelt, wie in einer jungen Blütenknospe, so ist kein wesentlicher Unterschied von Natur und Maschine möglich.

Blüthenknospe einige Moleküle organbildender Substanz einen unrichtigen Weg genommen oder zu spät oder zu früh eingewandert sind u. s. w.

Masters (Vegetable Teratol. S. 88) gibt ein Bild von Morren wieder, wo ein am Hauptspross von *Gesnera* endständiges grosses, bunt gefärbtes Laubblatt an Stelle einer Inflorescenz steht. Sieht das nicht aus wie Hohn und Spott auf Alles was Morphologie heisst? Und doch ist die Sache nach meiner Auffassungsweise nicht unerklärlich, wenn man an Stelle der „Missbildungs-Logik“ die Logik des Naturforschers reden lässt und annimmt, dass mitten in der Entwicklung der genannten Inflorescenz, als sie noch mikroskopisch klein war, der terminale Vegetationspunkt von einem Gemenge von Stoffen überschwemmt wurde, das neben rein vegetativen, blattbildenden Gestaltungsfermenten auch solche Stoffe enthielt, die sonst zur Erzeugung von Blumenblättern dienen, während die Sexualstoffe und die sie sonst begleitenden specifisch organbildenden Stoffe nicht eindringen konnten. — Man mag an dieser Anschauungsweise Verschiedenes aussetzen; aber vom Standpunkt echter Naturwissenschaft ist sie erlaubt und zudem klar; was könnte man statt dessen etwa sagen, wenn man auf dem Standpunkt der formalen Morphologie steht?

Dieser sonderbaren Monstrosität schliessen sich aber gewisse normale im natürlichen System der Phanerogamen als normale Merkmale ganzer Gattungen geltende Vorkommnisse an; ich meine hier die *Spatha* der Gattung *Arum*, speciell etwa die von *A. Dracunculus* und ähnliche Dinge. Auch hier haben wir den Fall, dass ein im Sinne des natürlichen Systems normales Organisationsverhältniss eigentlich eine Monstrosität ist.

Die alle Eigenschaften eines hochdifferenzirten Blumenblattes in sich darstellende *Spatha* von *Arum Dracunculus* ist offenbar eine monströse ursprünglich laubartige Blütenstandsscheide, wie sie mit ganz anderer stofflicher Beschaffenheit bei den Palmen, *Orontiaceen* und sonst wiederkehrt. Aber die *Spatha* von *Dracunculus* hat alle petaloiden Stoffe einer reichblüthigen Inflorescenz in sich vereinigt und nichts für die einzelnen Blüten des *Spadix* übrig gelassen, die nun als nackte Sexualapparate von der gemeinsamen Corolle (der corollinischen *Spatha*) umgeben sind, die nun auch physiologisch und biologisch wie eine solche (etwa wie die Corolle einer *Rafflesia*, einer *Asclepias syriaca* u. dgl.) functionirt. Ich glaube, wir könnten uns, ohne das erlaubte Maass wissenschaftlicher Phantasie zu überschreiten,

den Fall einer Missbildung denken, bei der die corollinische Spatha von *Dracunculus* gar nicht zur Entwicklung käme, wogegen am Spadix die sonst nackten Sexualapparate mit echten Corollen umkleidet wären, indem der betreffende Bildungsstoff sich in geeigneter Weise vertheilt.¹⁾

Wenn man einen kühnen Sprung wagen will, so geschieht etwas dem soeben Gesagten Aehnliches bei den Inflorescenzen von *Viburnum Opulus*, wo die Petaloidie der normalen wilden Varietät auf die Randblüthen beschränkt bleibt, die hier gewissermaassen die Spatha der Arumarten vertreten; bei dem „gefüllten“ Schneeball aber geschieht, was ich vorhin als eine Möglichkeit angenommen habe; auch die inneren Blüthen der Inflorescenzen werden petaloid, womit allerdings noch andere Veränderungen einhergehen. Derartigen Fällen „normaler“ Bildung würden sich dann noch die Compositen mit Rand- und Scheibenblüthen anschliessen, im Gegensatz zu denen, wo dieser Unterschied wegfällt, besonders aber zu den Cichoriaceen, wo alle Blüthen einer Inflorescenz sich wie Randblüthen ausbilden.

Mit Hinweis auf Goebels Abhandlung über „Gefüllte Blüthen“, wo man ein reiches Material zu derartigen Betrachtungen findet, die sich leicht auch noch auf die verschiedensten Fälle der „Vergrünung“ ausdehnen lassen, begnüge ich mich hier mit der Bemerkung, dass es sich in allen derartigen Fällen von Missbildungen darum handelt, ob die blüthenbildenden Stoffe zur rechten Zeit und in richtigem, dem Typus entsprechenden Maasse in die bereits am Vegetationspunkt angelegten Organe einwandern und ihre fernere embryonale Gestaltung bestimmen; auf diese folgt sodann die Streckungsperiode, in welcher die während der Embryonalphase des Wachstums eingeleiteten Gestaltungsprocesse weiter fortgeführt werden; was vorher nur in unmerklicher Weise sich geltend machte, kommt nun, bei gesteigertem Wachstum und unter fortgesetzten stofflichen Differenzirungen offen zu Tage; die Blüthenorgane sind innerlich und stofflich so weit ausgebildet, dass nunmehr kurze Zeit genügt, um mit Oeffnung der Knospe, mit eintretender Streckung die grosse Verschiedenheit der Blüthenorgane an den Tag zu bringen. Bei sehr klein bleibenden Blüthen, wie denen der Urticaceen, Chenopodiaceen, Piperaceen u. s. w. fällt dies weg; bei ihnen genügt es, die Sexualstoffe zu differenziren und da dies in einfachster, unscheinbarster Art geschehen kann, da in solchen Fällen sozusagen die Gelegenheit zu Ungenauigkeiten und Fehlern betreffs der oben beschriebenen Stoffeinwanderung in die

1) Bei *Acorus* und Verwandten wäre das der Fall, wenn die Blüthenhüllen corollinisch ausgebildet wären. — Vergl. auch *Anemiopsis* (Saurureen).

Organanlagen wegfällt, so kommen auch bei sehr einfach differenzirten Blüthen kaum noch Monstrositäten vor,¹⁾ während sie in hochdifferenzirten grossen Blüthen so häufig sind, besonders wenn diese auf kurzem breitem Blütenboden zahlreiche, sehr verschiedene und dicht gedrängte Organe tragen.²⁾ — Bei den relativ einfach gebauten Blüthen der Gymnospermen, besonders denen der Taxineen und Cupressineen kommen Monstrositäten, soweit mir bekannt, äusserst selten vor; häufiger schon am Zapfen der Abietineen, wo die Entstehung der Samenknospen und ihrer Umgebung eine morphologisch verwickeltere ist. — Ueberhaupt, je verwickelter und complicirter ein Organencomplex der Pflanze ist, desto leichter können nach den oben aufgestellten Gesichtspunkten Monstrositäten zum Vorschein kommen, gerade so, wie an complicirten Maschinen und Apparaten leichter Fehler der Herstellung und ihrer Function eintreten, als bei sehr einfachen Maschinen. Ich sehe durchaus keinen Grund, warum sich die schaffende Natur darin anders verhalten sollte, als der technisch und künstlerisch arbeitende Mensch. Eine Taschenuhr von der Grösse eines Markstückes kann unmöglich so genaue Zeitangaben machen, wie ein grosser Chronometer; aber jene kann grössere Zeiträume bei einfacher Construction recht gut angeben, wo das grosse, complicirte und deshalb sehr reizbare Chronometer auffallende Störungen erleidet.

Um aber wieder auf unsere Blütenmonstrositäten zurückzukommen, möchte ich bemerken, dass sich schon aus dem Princip, dass die Blütenstoffe in den Blättern entstehen und in die jungen Blütenorgane einwandern, nothwendig unzählige Abnormitäten ableiten lassen, wenn man die Länge des Weges, die Geschwindigkeit des Wachstums, die Energie der Blatthätigkeit,³⁾ die Kleinheit der Blütenorgane in der jungen Knospe u. s. w. in Betracht zieht, lauter Umstände, aus denen leicht Ungenauigkeiten (oder wie soll man es etwa nennen?) entstehen, also Monstrositäten erzeugt werden können. Nur darf man von der Theorie nicht verlangen, dass sie jede Kleinigkeit, jedes Zähnchen und Zäpfchen, jeden Zipfel und Zacken an einem „dedoublirten“ Blättchen und dergl. erkläre, was, wenn es auch möglich wäre, Jahrzehnte lange Untersuchungen erfordern würde und absolut keinen wissenschaftlichen Zweck hätte.

1) In ähnlichen Erwägungen finde ich auch den Grund dafür, dass am vegetativen Spross und noch mehr an Wurzeln Monstrositäten selten vorkommen: die neuen Organe sind unter sich gleichartig und nicht so dicht gedrängt u. s. w.

2) Vergl. die Anm. auf S. 236.

3) Ein Beispiel dafür findet man in meinen Ges. Abh. S. 241.

§ 7.

Die in § 6 betrachteten abnormen Vorgänge während der embryonalen Entwicklungsphase, gewöhnlich innerhalb der Knospe, die den Vegetationspunkt umgibt, lassen sich also durch Herbeiziehung der Thatsache begreiflich machen, dass die die verschiedenen Blütenorgane erzeugenden Stoffe aus den assimilirenden Blättern entstammen und auf Grund dieses Principes gelingt es sogar gewisse Abnormitäten an Blüten willkürlich experimentell zu erzeugen, wie ich bereits 1864 festgestellt habe. Die bekannten interessanten Experimente von Peyritsch mit Blattläusen, über deren Einwirkung auf das Gewebe der sich streckenden Inflorescenzaxen auf die embryonale Ausbildung der Blüten von Arabisarten, beweisen ebenfalls, dass stoffliche Störungen, entfernt von den embryonalen Bildungsherden, in diesen abnorme Gestaltungsprocesse hervorrufen können.¹⁾ Sehr schöne, fruchtbare Beiträge zu meiner Theorie von „Stoff und Form“ haben ferner die neueren Untersuchungen über die Entstehung der Gallen geliefert. Der Abhandlung: „Pflanzengallen und Gallenthier“ von Dr. K. Eckstein (1891), glaube ich als Hauptresultat entnehmen zu dürfen, dass 1) flüssige, von den Insecten auf verwundete sehr junge Blätter entleerte Substanzen als Wachstumsreize wirken, deren Resultate eigenartig und complicirt organisirte Gallen sind; eine aus Adler und Beyerink (l. c. S. 45) referirte Thatsache, die für mich desshalb von besonderem Interesse ist, als sie zeigt, dass flüssige Stoffe²⁾ im Zellgewebe zur Bildung fester Gestalten (Gallen) führen können; und 2) diejenigen Reize, welche von den Gallenthieren direct auf den Vegetationspunkt und die jüngsten embryonalen Gewebe ausgeübt werden, erzeugen Gallenformen, welche wie eigenartige Organismen gestaltet und innerlich differenzirt, oft eine sehr hochentwickelte morphologische Eigenart besitzen, als ob es selbständige und hochorganisirte Pflanzenspecies wären (vergl. Eckstein, Taf. III Fig. 22 und Taf. IV 42, 53—57). Die an älteren Gewebekörpern veranlassten Reize dagegen bringen nur Gewebewucherungen ohne bestimmte morphologische Charaktere hervor (Eckst. l. c. Taf. II Fig. 13, 14, 15); endlich Einwirkungen gewisser Thiere auf beinahe oder ganz fertige Pflanzenorgane sind einfach

1) Peyritsch ausführlich referirt in meinen Ges. Abh. 1223.

2) Warum gerade dies von grosser Wichtigkeit ist, hoffe ich in einer späteren Abhandlung klar legen zu können.

morphologisch gleichgiltig oder schädlich, ohne morphologische Effecte zu erzielen. — Diese Thatsachen stimmen ganz mit meiner oben ausgesprochenen Ansicht, dass morphologische Gestaltungsprocesse nur am Vegetationspunkt und im embryonalen Gewebe möglich sind, wo das Nuclein (Chromatin) das Zellenleben beherrscht. — 3) Eine dritte Thatsache von hoher Bedeutung ist es, dass die Form der Gallen (im weitesten Sinne des Wortes) durch das Reizmittel, hier also durch das Thier und seine Einwirkungsart, bestimmt, verursacht wird, was speciell dadurch bewiesen wird, dass auf den Blättern derselben Quercusart einige Dutzend charakteristisch verschiedener Gallen erzeugt werden; gleichzeitig aber wird die Verschiedenheit der Gallenformen dadurch bedingt, ob der Bildungsreiz von Seiten des Thieres auf jüngste oder ältere Gewebemaassen ausgeübt worden ist (vergl. sub. 2), was wieder die grosse Bedeutung der Entwicklungsphasen beweist.

Versucht man es, diese, von den Gallenforschern zwar nicht ausgesprochenen, aber aus ihren Angaben hervorgehenden Resultate zur Beurtheilung der Wachsthumprocesse zu benutzen, so ist die Ausbeute eine überaus reiche, denn wir lernen: 1) flüssige Stoffe, auf jüngste Gewebe übertragen, können ganz specifische Gestaltungen hervorrufen; 2) die Reize der Gallenthier (also wahrscheinlich auch viele andere Reize) wirken um so mehr morphologisch, je jünger die gereizten Gewebe sind, je mehr in ihnen das Nuclein vorherrscht;¹⁾ und 3) die Gestaltungsenergie geht nicht von den Energiden der Pflanze aus, sondern von dem Reizmittel, welches hier von dem Thier gegeben wird. Wir dürfen daher auch vermuthen, dass im normalen Verlauf des Wachsthum die Gestaltung der Organe von den flüssigen, specifisch organbildenden, diffundirenden Stoffen ausgeht, welche in den Blättern erzeugt und den embryonalen Bildungsherden zugeführt werden.

Ich selbst habe wenig Gelegenheit gehabt, mich selbstforschend mit Gallenbildungen zu beschäftigen; wenn aber die von Eckstein zusammengestellten Beobachtungen, wie ich wohl nicht zu zweifeln berechtigt bin, auch nur in der Hauptsache richtig sind, so gehören die von mir daraus gezogenen Folgerungen zu den wichtigsten Ergebnissen der physiologischen Morphologie. Denn ebenso, wie wir die Form einer Galle als das Resultat des von dem Thier ausgeübten Reizes betrachten müssen, der je nach der Entwicklungsphase des

1) Vergl. damit Ges. Abh. S. 1229 und unten den Anhang § 9.

Pflanzenorgans in verschiedener Weise gestaltend wirkt, so werden wir auch annehmen dürfen, dass die in den Blättern erzeugten organbildenden Stoffe, indem sie in die jüngsten Organanlagen am Vegetationspunkt einwandern, daselbst als Bildungsreize wirken und dass die Qualität der Organe wesentlich durch diese Reizmittel bestimmt wird.

Diese Anschauungen sind so neu, widersprechen so vollkommen allen bisherigen Vorstellungen, dass ich Bedenken tragen würde, sie auch nur auszusprechen, wenn die Sache nicht gar so einfach läge und wenn sich diese Sätze nicht so ungezwungen meinen früher ausgesprochenen Gedanken über „Stoff und Form“ anschmiegen. Dass das Princip annehmbar und fruchtbar ist, darf ich daraus schliessen, dass ein Morphologe von der Erfahrung und dem Urtheil Goebel's es bereits zur Erklärung der Erscheinungen an den „Gefüllten Blüten“ (S. 269) in sehr ernster Form benutzt hat.

§ 8.

Es gibt aber andere morphologische Fragen, die schwieriger zu entscheiden sind, als diejenigen, die sich mit den Vorgängen der embryonalen Gestaltung beschäftigen. Ich meine die Frage nach den Ursachen, durch welche die Zahl und Stellung der Organe am Vegetationspunkt bestimmt wird, also die Frage nach den Ursachen der Vorgänge in der ersten Entwicklungsphase am Vegetationspunkt.

Versucht man, sich vorläufig zu orientiren, so treten folgende Punkte als wesentlich hervor.

- 1) Die Zahlen- und Stellungsverhältnisse werden ganz ausschliesslich und zuerst am Vegetationspunkt entschieden;
- 2) sie sind in hohem Grade erblich, daher für umfangreiche Typen des natürlichen Systems constant;
- 3) ist die Zahl und Stellung der ersten Organe an einem Vegetationspunkt gegeben, so wird Zahl und Stellung der folgenden Organe durch jene bestimmt oder verursacht;
- 4) ganz unbekannt betreffs der Causalität ist nur das Verhalten an den primären Vegetationspunkten, die sich aus dem Embryo primär entwickeln, wenn dieser aus der befruchteten Eizelle entstanden ist und einen rundlichen Complex embryonaler Zellen darstellt.

Verweilen wir zunächst bei diesem Punkt 4. — Die Mono- und Dicotylen verdanken ihren Namen diesem ganz unerklärlichen Verhalten, dass bei jenen der noch ungegliederte Embryo nur ein erstes

Blatt producirt, bei diesen aber ein opponirtes Paar;¹⁾ das ist die zu erklärende aber bis jetzt nicht erklärte Thatsache. — Das von mir aufgestellte Axiom der Entwicklung verlangt, dass die vorausgehenden und umgebenden Formverhältnisse in Betracht gezogen werden. — Man könnte sagen, es liege in dem Gesamtbau der Monocotylen begründet, dass sie gewöhnlich zweireihig oder dreireihig alternirende Blätter produciren und dass also auch der Embryokörper dies thun müsse, denn das Wesentliche liege nicht darin, dass ein erstes Blatt entsteht, sondern darin, dass die Blattbildung alternirend in zwei oder drei Längsreihen an der Sprossaxe fortschreitet. In dessen wäre das keine causale Erklärung, sondern nur die Benennung der betreffenden Bildungsgesetze. Aber in der Welt der organischen Formen haben Gesetze nicht den Werth, wie in der Physik und Chemie; vielmehr sind es blosse Regeln, die durch zahlreiche Ausnahmen entstellt und für causale Erklärungen unbrauchbar werden. So auch hier; denn obgleich die genannte Blattstellungsregel die grosse Mehrzahl der Monocotylen beherrscht, sogar in solchen Fällen, wo aus der zweireihigen Blattstellung durch „Drehung“ zwei einander umwindende Blattspiralen entstehen, die dann den Eindruck einer einheitlichen Rosette machen²⁾ (wie bei den Aloineen, vergl. mein Diagramm in „Vorlesungen“ II p. 499), so finden sich doch zahlreiche Ausnahmen, wo an älteren Vegetationspunkten spirale Blattstellung primär angelegt wird (Palmen u. a.) und die Blüthendiagramme der Monocotylen zeigen ohnehin, dass das Gesetz oder die Regel doch höchstens für die vegetativen Organe gelten könnte und dass gerade die der Embryobildung unmittelbar vorausgehenden Blattstellungen im Blüthendiagramm keinen Erklärungsgrund für die Entstehung eines ersten Blattes am Embryo abgeben kann.

Mutatis mutandis gelten diese Betrachtungen auch für die Bildung der ersten Blätter am Embryo der Dicotylen und sogar der Gymnospermen.

Einstweilen aber muss constatirt werden: die Ursache, warum an den primären Vegetationspunkten der Embryonen ein oder zwei (bei Pinus auch mehr) erste Blätter entstehen, ist unbekannt, jedenfalls ist sie aber von äusseren Einwirkungen unabhängig.

1) Die zahlreichen Ausnahmen haben hier wenig zu bedeuten.

2) Die bekannten drei Blatt-Spiralen von Pandanus und die dreireihige Blattstellung von Carex u. a. sind kaum als Ausnahmen zu betrachten, denn von unserem Standpunkt aus, handelt es sich eben um ein erstes Blatt und dieses ist auch bei dreireihiger Alternation vorhanden.

Anders liegt nun die Sache, wenn es sich um die später aus dem Vegetationspunkt auftauchenden Organe handelt, denen also die primären Organanlagen bereits vorausgegangen sind. Dem genannten Axiom der Entwicklung entsprechend, müssen Zahl und Stellung der neu auftauchenden Organe von der Zahl und Stellung der primären, überhaupt allgemein von der vorausgehenden Organanlagen abhängen, causal durch jene erklärlich sein.

So lange nun der ruhig fortwachsende Vegetationspunkt seine Gestalt (z. B. die eines Kegels, einer Hemisphäre, eines Paraboloids) beibehält, pflegen sich bekanntlich die neu auftauchenden Auswüchse, die als Organanlagen progressiv entstehen, in die Zwischenräume der vorausgehenden, aber etwas höher am Vegetationspunkt (näher seinem Scheitel) einzufinden.

Dies ist die jedem Morphologen bekannte Grundregel, die wohl darauf hinweist, dass die Raumverhältnisse und gewisse rein mechanische Bedingungen bei der Zahl und Stellung der Organentstehung maassgebend sind. — So nahe dieser Gedanke liegt, so oft er auch von den älteren Morphologen berührt wurde und so verlockend die Aussicht ist, hier fundamentale Wachstums- und Gestaltungsgesetze zu entdecken, fehlt es doch noch immer an ernstern, ausführlichen Untersuchungen im angedeuteten Sinne, obgleich zahlreiche ältere Arbeiten mit guten Bildern, wie etwa das Meisterwerk Payer's über die Blütenbildung, bereits als empirisches Material vorliegen. Es handelt sich im Grunde auch hier nicht um viele neue Untersuchungen auf's Gerathewohl, sondern um sorgfältiges Nachdenken über die hier möglichen Causalverhältnisse und etwaige ergänzende Beobachtungen auch experimenteller Natur. — Meine eigenen Bestrebungen in dieser Richtung, die ich in meinem Lehrbuch und den „Vorlesungen“ mehrfach angedeutet habe, sind durch andere Arbeiten vielfach unterbrochen worden.¹⁾

Wenn nun die soeben genannte Regel streng eingehalten wird, und wenn durch die späteren Wachstumsphasen keine Störung eintritt, dann kommen, besonders, wenn es sich um orthotrope Sprosse handelt, Gebilde zum Vorschein, die von der älteren Blattstellungslehre als das Grundgesetz alles Wachstums und aller vegetabilischen Gestaltung hingestellt wurden; die Theorie der Orthostichen, der

1) Desto wichtiger sind Goebel's Arbeiten, in denen man neben unzähligen neuen Thatsachen auch theoretische Erwägungen über die fundamentalen Beziehungen der organischen Formen zu ihren Ursachen findet.

Parastichen, der Divergenzen mit ihren Prosenthesen u. s. w. hat sich daran aufgebaut ohne irgendwelche Rücksicht auf die wahren Ursachen der Zahlen- und Stellungsverhältnisse.

Eines der Causalverhältnisse, die hier in Betracht kommen, tritt besonders klar an den verticillirten Stellungen der Blätter und ihrer Achsel sprosse, speciell an den Blütenkreisen hervor. Ist einmal durch irgendwelche einstweilen noch unbekannte Ursache die Zahl der ersten Quirliglieder gegeben, so ist damit auch oft die Zahl und Stellung der folgenden bestimmt; die Glieder des folgenden Kreises von Organen alterniren mit den vorausgehenden, haben also dieselbe Zahl und ihre Stellung ist durch die Winkel zwischen den Gliedern des vorausgehenden Kreises bestimmt.¹⁾ Daher kommt es, dass auch Abnormitäten auf Grund dieses Gesetzes sich in regelmässige Gestalten umwandeln. So findet man z. B. in derselben Inflorescenz von *Gentiana lutea* statt regelmässig typisch fünfzähliger Blüten — 3zählige, 4—6—7—8zählige Kreise des Kelches, der Corolle und des Androeceums; offenbar ist es ursprünglich nur der Kelch, dessen Gliederzahl von der normalen 5 abweicht; geschieht dies aber, so folgen Corolle und Stamina, weil sie unter sich nothwendig alterniren, mit gleichen Organzahlen; nur die Carpelle kehren sich nicht daran, wie gewöhnlich, weil mit ihnen die Blütenorgane abschliessen und der Vegetationspunkt eine andere Form angenommen hat, denn es leuchtet ein, dass das Gesetz der Alternation der Organkreise nur so lange streng gelten kann, als, wie oben erwähnt, die Form des fortwachsenden Vegetationspunktes (hier des Blütenbodens) dieselbe bleibt; spitzt sich dieselbe zu oder verbreitert sie sich, oder nimmt sie gar eine andere Form an, so hört selbstverständlich der Zwang auf, der die folgenden Organkreise nöthigt, mit den vorausgehenden zu alterniren und also auch die Gliederzahl beizubehalten. — Wird nun gar die Form des Blütenbodens oder Vegetationspunktes während der successiven und progressiven Anlage der Organe eine ganz wesentlich andere, vertieft er sich, höhlt er sich aus, so müssen die neuen Organanlagen nothwendig von dem Gesetz der Alternation abweichen, aber die Ursachen desselben verschwinden nicht, sondern werden durch jene Formänderungen ihres Mutterbodens nur modificirt. Alle

1) Ich habe schon in den „Vorlesungen“ darauf hingewiesen, dass in dieser Beziehung die Astquirle der Abietineen besonders lehrreich sind; sie entstehen nicht direct über einander, ohne gegenseitigen Contact; sie haben daher verschiedene Gliederzahl an derselben Sprossaxe und alterniren auch nicht, wie sonst consecutive Quirle.

diese Dinge können hier nur angedeutet werden, eine ausführliche Darlegung würde grossen Raum erfordern und könnte nur auf Grund sorgfältiger, geometrisch-mechanischer Erwägungen ausgeführt werden; zudem genügt es, einfach daran als an bekannte Dinge, zu erinnern.

Auch leuchtet ein, dass all' diese die Zahl und Stellung der am Vegetationspunkt auftauchenden Organe bedingenden Ursachen nur dann klar zur Wirkung kommen können, wenn die betreffenden Wachstumsursachen mit fast mathematischer Genauigkeit arbeiten: eine äusserst geringe Ungenauigkeit kann aus den Orthostichen schiefe Parastichen erzeugen, wie bei den auf diesem Gebiet klassischen Tannenzapfen, oder sie kann aus verticillirten Stellungen, wie bei Hippuris und Equisetum spirallige erzeugen.¹⁾ Das hergebrachte Staunen über solche Abnormitäten, die diesen Namen kaum verdienen, entspringt nur der mangelhaften Ueberlegung darüber, welch' mathematische Genauigkeit nöthig ist, um die typischen Formen festzuhalten; es ist ja weit schwieriger einen Kreis, als eine Spirale, weit schwieriger eine gerade Linie, als eine krumme zu bilden und damit hat auch der Wachstumsprocess zu kämpfen. Man kann daher die erwähnten Abweichungen vom Typus kaum als Missbildungen bezeichnen. — Dass diese ganze Auffassung eine Berechtigung hat, zeigen schon die Coniferen; bei diesen treten Missbildungen der Blüthen (Kätzchen und Zapfen) viel seltener auf, als bei den Angiospermen, weil die die Blüthenorgane tragende Axe verlängert, geräumiger ist und weil hier nicht so vielerlei stoffliche Unterschiede dicht neben einander auftreten, also auch nicht so leicht fehlerhafte Einwanderungen von organbildenden Stoffen und Verschiebungen stattfinden können.

Ich glaube, eine eingehende Darstellung dieser Dinge würde zeigen, dass, wenn einmal die ersten Glieder der Reihe gegeben sind, d. h. wenn erst die primären Organanlagen am Vegetationspunkt entstanden sind, man sich ein Bild von dem causalen Zusammenhang der folgenden Wachstumsprocesse machen kann, soweit es die Zahl und Stellung der Organanlagen betrifft und wenn es sich nun um

1) Ich glaube, man hat früher ganz überflüssiger Weise ein enormes Maass von Arbeit und Scharfsinn auf die Erklärung solcher Vorkommnisse verschwendet, die sich ohne Weiteres begreifen lassen, wenn man bedenkt, wie klein die Organanlagen am Vegetationspunkt sind und dass bei der dichten Drängung derselben und bei den complicirten Wachstumsprozessen die allerminimalsten Störungen hinreichen müssen, die genannten Effecte zu bewirken. — Auch hier zeigt sich, wie wichtig die absoluten Grössen der Organe und Zellen für theoretische Betrachtungen sind.

Monstrositäten handelt, so weiss man im Voraus, worauf es ankommt, wenn mit den stofflichen Abnormitäten der Organe auch solche verbunden sind, welche die Zahl und Stellung der Organe betreffen.

Kommen wir nun aber noch einmal auf die Frage zurück, ob wir etwas über die Ursachen der primären Zahl und Stellung der Organe am Vegetationspunkt aussagen können, von der sodann wie gezeigt, die Stellung der folgenden Organanlagen causal abhängt, so lassen sich doch für gewisse Fälle einige Sätze aufstellen.

Wenn an dem unterirdisch kriechenden Stamm von *Lygodium* nur eine Reihe von Blättern auf der Ober- (Rückenseite) entsteht, so darf man das wohl als eine Gravitations- oder geotropische Wirkung auffassen und ebenso dürfte die an der rechten und linken Flanke stattfindende Blattbildung und Dichotomie des Stammes von *Pteris aquilina* durch den horizontalen Wuchs in Verbindung mit der dorsoventralen Struktur und der Einwirkung von Geotropismus sich erklären¹⁾, was für ähnliche von Goebel beschriebene Fälle nicht minder gelten dürfte. Es handelt sich hier nicht um die gewöhnliche Art des Geotropismus, sondern um eine Einwirkung der Gravitation auf die Entstehungsorte neuer Organe, wie sie auch von mir betreffs der neuen Vegetationspunkte an den Wurzelknollen von *Thladiantha dubia* u. a. nachgewiesen wurde. Ein sehr merkwürdiges Object in dieser Beziehung ist der Stamm von *Elaeagnus angustifolia*, der sehr gern Adventivsprosse erzeugt, aber nur auf der Oberseite, selbst dann, wenn der Stamm nur um etwa $8-10^0$ gegen den Horizont geneigt ist. Wie hier die geotropische Reizbarkeit die Entstehung ganzer Sprossanlagen bewirkt, kann sie sicherlich auch auf die Entstehungsorte von Blättern an einem Vegetationspunkt sich geltend machen.

Auch das Licht, oder besser gesagt, die Richtung der Lichtstrahlen kann die Entstehungsorte neuer Aussprossungen an Vegetationspunkten primär bestimmen: so z. B. an den aufrechten Protonemasprossen von *Funaria*, deren Seitensprosse, wie ich festgestellt habe, nur rechts und links vom einfallenden Lichtstrahl sich bilden.

Zu den äusseren Einwirkungen, welche die Stellung und Zahl der ersten Blätter an einer Sprossaxe bestimmen, gehört offenbar auch eine mehr oder minder kräftige Ernährung; bei Pflanzen mit decussirten Blattpaaren, wie *Myrtus communis*, *Paulownia imp.*, *Syl-*

1) Es wäre kein zutreffender Einwand, dass die Blattstellung der Farne mit der Segmentation der Stammscheitelzelle zusammenhängt; denn diese letztere selbst wird ihrer Lage nach durch Geotropismus geregelt.

phiumarten u. a. entstehen nach Wegnahme oder nach Erfrieren des Hauptstammes überaus üppige „Wurzelsprosse“, die dann gewöhnlich dreizählige Blattquirle tragen. — Ebenso können durch übermässige Ernährung Fasciacionen künstlich erzeugt werden, wie ich schon 1859 an der Schminkbohne gezeigt habe.

Das sind indessen nur einzelne Fälle, die sich jedoch sehr verallgemeinern lassen. Hier wollte ich nur zeigen, dass auch die Zahl und Stellung primärer Aussprossungen von äusseren Einwirkungen bestimmt werden kann und ist diess einmal geschehen, so wirken die primären auf die folgenden ortsbestimmend ein.

Wenn nun, wie oben gezeigt, durch die vorausgehenden Organanlagen an einem Vegetationspunkt die Zahl und Stellung der folgenden mit bestimmt wird, so kann man diess, gegenüber den äusseren Einwirkungen als innere Einwirkung bezeichnen; und in dieser Beziehung wäre hier noch eine kurze Bemerkung über die Stellung der ersten Blätter an den Seitensprossen bei axillärer Verzweigung beizufügen: bei den Monocotylen ist es bekanntlich Regel, dass der Axelspross eines Blattes mit einem ersten Blatte beginnt, das der Mutteraxe dorsal zugekehrt ist, während bei den Dicotylen gewöhnlich ein rechts und links stehendes Blattpaar die Blattstellung des Axelsprosses einleitet. Es scheint, als ob hier wesentlich mechanische Ursachen, der Druck der jungen Organe auf einander, die Breite der Basis des Mutterblattes u. dgl. in Betracht käme.

Derartige Thatsachen sind ja früher vielfach auf Grund der formalen Morphologie bearbeitet worden; man hat aber immer nur darnach gestrebt, abstrakte Gesetze aufzustellen; fruchtbarer wären derartige Forschungen, wenn man sich entschliessen wollte, die wirkenden Ursachen aufzusuchen.

§ 9.

Schlussbemerkung und Historisches. Wenn die vorliegende Abhandlung mehr sein wollte, als eine vorläufige Notiz, die ich im Laufe umfangreicherer Studien entworfen habe, so würde sie eigentlich noch einen zweiten Theil erfordern, der sich eingehender, als oben geschehen, mit der Streckung und Reifungsphase zu befassen hätte. Es wäre dann noch weiter nachzuweisen, wie in dieser zweiten Periode der Entwicklung sich die Reactionen der wachsenden Organe gegen äussere Eingriffe, d. h. die Wachstums- oder Bildungsreize abweichend von denen der ersten, morphologischen Periode gestalten. Indessen muss ich diese Arbeit einer späteren Gelegenheit vorbehalten.

Die in der vorliegenden Mittheilung enthaltenen Ansichten beziehen sich vorwiegend auf die morphologische Bedeutung der Vegetationspunkte, über welche ich mich schon früher mehrfach geäußert habe. Da ich mich nun in dem vorliegenden Text mehrfach auf diese älteren Aeusserungen bezogen habe, das Thema selbst aber von ganz fundamentaler Bedeutung für die Morphologie und Biologie der Pflanzen ist und da wohl nicht jedem Leser der „Flora“ meine betreffenden älteren Arbeiten zur Verfügung stehen, endlich weil mir daran liegt, meine hier in Betracht kommenden Ansichten möglichst klar darzulegen, so erlaube ich mir, einige Seiten des Textes aus meinen „Gesammelten Abhandlungen“ (von 1893) hier anzuschliessen, die meiner zweiten Abhandlung über „Stoff und Form der Pflanzenorgane“ (in den Arbeiten des botanischen Instituts zu Würzburg Bd. II 1882 713 ff.) entnommen sind.

„Betrachtungen über die Natur der Vegetationspunkte.“

Wo es sich um Organbildung im Pflanzenreich und damit zusammenhängende Fragen handelt, wird man immer wieder auf die Vegetationspunkte und die Embryonen zurückgeführt; freilich ist fast alles, was wir darüber gegenwärtig wissen, auf dem Boden der formalen Morphologie erwachsen, während die physiologische Forschung auf diesem Gebiet noch kaum angebahnt ist. Indessen lässt sich schon jetzt eine Reihe von Thatsachen und Beziehungen zusammenstellen, welche, wie ich glaube, geeignet sind, die wahre Natur der Vegetationspunkte in einem anderen Licht erscheinen zu lassen und die Forschung auf einen fruchtbareren Weg zu führen. Es handelt sich, um dies hervorzuheben, nicht etwa um Aufstellung einer neuen fertigen Theorie, sondern um rudimentäre Anfänge, aus denen sich später eine solche entwickeln kann; Hauptsache ist, dass ein Anfang gemacht wird.

Zunächst möchte ich noch einmal an das erinnern, was ich 1878 in meiner Abhandlung über die Anordnung der Zellen,¹⁾ gesagt habe. Ich wies darauf hin, dass die wesentlichste Bedeutung der Vegetationspunkte keineswegs, wie gewöhnlich gesagt wurde, darin liegt, dass sie vorwiegend das Wachstum vermitteln, noch weniger die Orte des raschesten Wachstums sind, ihre Bedeutung liege vielmehr darin, dass in ihnen die Anfänge der neuen Aussprossungen und der Gewebebildung zu suchen sind. Ein zweites Moment von hervorragender Bedeutung fand ich darin, dass alle normalen Vegetationspunkte einer reich verzweigten Pflanze direct von dem Embryo, aus dem sie sich entwickelt hat, abstammen: jeder normale Vegetationspunkt einer Wurzel oder eines Sprosses ist direct aus einem früheren Vegetationspunkt entstanden, und verfolgt man diese Entstehung rückwärts, so gelangt man bis zum Embryo, der, anfangs selbst noch undifferenziert, zunächst die beiden Vegetationspunkte für Wurzel und Spross

1) Vergl. Ges. Abh. S. 1124 ff.
Flora 1893.

liefert. Die „Vegetationspunkte“, sagte ich, „rücken von einander weg, sie stossen einander gewissenmassen ab, indem ihre basalen Gewebetheile sich in differenzirte Gewebe verwandeln, welche lebhaft wachsen und dann Dauergewebe darstellen. Jeder Vegetationspunkt ist gewissermassen ein Ueberrest des Urmeristem des Embryos, aus welchem sich die erste Sprossanlage (und Wurzelanlage) einer Pflanze entwickelt.“ Das Urmeristem oder besser das embryonale Gewebe regenerirt sich also aus den ursprünglich entstandenen Vegetationspunkten des Embryos immer wieder durch Ernährung, aber so, dass diese Regeneration im normalen Falle in der Art verläuft, dass aus der Substanz eines gegebenen Vegetationspunktes direct neue Vegetationspunkte hervorgehen. Da die Substanz der Vegetationspunkte aber sich continuirlich aus dem Embryo ableitet und auch in ihrer gesammten Beschaffenheit mit embryonalem Gewebe zur Zeit der allerersten Entwicklung identisch ist, so können wir das Gewebe der Vegetationspunkte einfach als embryonales Gewebe bezeichnen. Die Substanz der Vegetationspunkte stimmt nicht nur bezüglich ihrer chemischen und cellulären Beschaffenheit, sondern auch darin mit der primären Substanz des Embryos überein, dass sie im Stande ist, neue Organanlagen zu erzeugen. — — —

Die nächstliegende Frage wäre nun die, um was für chemische Verbindungen es sich handelt, wenn von embryonaler Substanz die Rede ist. Ich habe in dieser Beziehung schon in meinem ersten Aufsätze darauf hingewiesen, dass es sich nicht einfach um die mikrochemisch nachweisbaren plastischen Stoffe, Eiweissstoffe, Kohlehydrate und Fette handeln könne, dass es sich vielleicht um sehr kleine Quantitäten noch unbekannter Substanz handelt, welche erst ihrerseits jene Substanzen zur Ansammlung an bestimmten Punkten, nämlich in den Vegetationspunkten, veranlassen. Vor Allem scheint mir eines von grosser Wichtigkeit: nämlich die äusserst geringe Quantität der embryonalen Substanz selbst bei grossen, mächtigen Pflanzen. Der Embryo, aus welchem die ersten Blattanlagen und Wurzeln sich hervorbilden, ist bekanntlich immer von mikroskopischer Kleinheit, sein gesammtes Gewicht dürfte kaum jemals den tausendsten Theil eines Milligramms erreichen, wovon wenigstens zwei Drittel Wasser sind. Ganz ähnlich ist es aber auch mit den Vegetationspunkten einer grossen, erwachsenen Pflanze. Das eigentlich embryonale Gewebe eines solchen, sein „Urmeristem“ im engsten Sinne des Wortes, dürfte nur selten 0,01 Milligramm wiegen; bei einer Pflanze mit 100 Vegetationspunkten also wäre die Masse derselben nur 1 Milligramm, bei einem Baum mit hunderttausend Vegetationspunkten von Wurzeln und Sprossen also nur ein Gramm, während die übrige Substanz Hunderte selbst Tausende von Kilogramm beträgt.

Nun bin ich aber der Meinung, dass es sich, abgesehen von dem Wasser des embryonalen Gewebes und von den dort befindlichen Kohlehydraten und Fetten, nicht einmal, streng genommen, um das gewöhnliche Protoplasma handelt, dass vielmehr in diesem letzteren eine besonders qualifizierte chemische Verbindung vorhanden sein muss, durch welche die besondere Natur der Vegetationspunkte im Gegensatz zu den älteren, schon entwickelten Organen bestimmt wird. Wenn dies nun der Fall sein sollte, dann wäre innerhalb der ohnehin schon äusserst geringen Masse aller embryonalen Gewebe des Embryos, so wie der Vegetationspunkte einer grossen Pflanze nur ein äusserst kleiner Bruchtheil als der eigentlich für uns in Betracht kommende Stoff anzunehmen.

Mir war in dieser Beziehung immer die allgemein bekannte Thatsache von Interesse, dass in den Vegetationspunkten die Zellkerne einen auffallend grossen Raum einnehmen, die kleinen Zellen fast erfüllen und also einen erheblichen Bruchtheil der Masse des embryonalen Gewebes darstellen. Das Gewicht dieser Wahrnehmung wird nun dadurch noch vermehrt, dass wir durch Schmitz von dem Vorhandensein der Zellkerne auch in solchen Kryptogamen, wo man sie früher nicht erkannt hatte, unterrichtet sind, und dass selbst in den nicht cellulären Vegetationspunkten der Cöloblasten sehr zahlreiche Zellkerne beisammen liegen, die erst später bei dem Wachsthum aus einander rücken. Vergleicht man mit diesen Thatsachen die höchst untergeordnete Rolle, welche die Zellkerne in ausgewachsenen, grossen Parenchymzellen spielen, wo ihre Masse gegenüber dem sonstigen Zellinhalt kaum in Betracht kommt, so muss die Anhäufung der Zellkernsubstanz im Gewebe der Embryonen und Vegetationspunkte um so mehr auffallen, da nur diese Theile der Pflanzen die Fähigkeit haben, neue Organe zu erzeugen. Nun haben aber ferner die neuen Untersuchungen von Flemming, Strasburger, Schmitz u. A. gezeigt, dass im Zellkern selbst ein grosser Theil der Substanz im Wesentlichen die Eigenschaften des Protoplasmas besitzt; das dem Zellkern selbst Eigene, ihn vom Protoplasma Unterscheidende ist sein Gehalt an Nuclein (Chromatin), dessen merkwürdige Gestaltveränderungen bei der Zelltheilung von den genannten Forschern so eingehend studirt wurden. Die Bedeutung des Nucleins aber gewinnt einen weiteren Nachdruck durch die schon von Anderen angebahnte, von Zacharias und Guignard näher festgestellte Thatsache, dass es die Substanz des Zellkerns, also wohl vorwiegend die des Nucleins ist, welche bei der Befruchtung das wirksame Element darstellt.

Es wäre kaum rathsam, auf diese noch zu unbestimmten Daten hin die Behauptung wagen zu wollen, dass das Nuclein diejenige Substanz sei, welcher die befruchteten Embryonen und die daraus hervorgehenden Vegetationspunkte ihre Gestaltungsfähigkeit verdanken.¹⁾ Sollte sich jedoch diese oder eine ihr nahe liegende Annahme später rechtfertigen, so wird man nicht vergessen dürfen, dass während des Wachsthums und der damit verbundenen fortschreitenden Neubildung von Vegetationspunkten auch eine Vermehrung des Nucleins durch Ernährungsprozesse stattfinden muss. Hierbei bleibt es einstweilen unbestimmt, wo das Nuclein ursprünglich erzeugt wird, ob schon in den Assimilationsorganen oder aus deren Produkten anderwärts: die Regeneration an abgeschnittenen Pflanzentheilen würde jedoch darauf hinweisen, dass das Nuclein oder diejenigen chemischen Verbindungen, aus denen es schliesslich entsteht, in älteren Gewebetheilen anzutreffen sind, aus welchen es nach den Vegetationspunkten hinwandert. (Vergl. die Untersuch. von Boveri, Flemming, Guignard.²⁾)

1) Dies wurde vor 12 Jahren (1882) geschrieben; jetzt liegen die glänzenden Untersuchungen Boveris (für thierische Befruchtung) und Guignard's u. a. vor, durch welche jene Schlussfolgerungen zu Thatsachen erhoben werden. Zusatz 1893.

2) Auch wären hier meine experimentellen Untersuchungen über die Erzeugung der blüthenbildenden Stoffe in den Laubblättern heranzuziehen: vergl. botan. Zeitung 1864 und Ges. Abh. S. 241 ff. sowie auch Flora 1892 S. 1.

Dass es sich bei der Bildung neuer Vegetationspunkte, speziell auch der adventiven, gewiss nicht bloss um die Ansammlung von Eiweissstoffen, Fetten und Kohlehydraten handeln kann, schliesse ich daraus, dass diese Substanzen eben doch überall im Zellgewebe vorhanden sind, und wenn es nur auf sie ankäme, könnten ja adventive Vegetationspunkte fast überall entstehen, besonders wenn man bedenkt, wie ausserordentlich klein die Masse eines Vegetationspunktes ist. Es muss also wohl darauf ankommen, dass eine chemische Verbindung, welche nicht überall gleich jenen genannten Stoffgruppen in erheblicher Masse im Zellgewebe vorhanden ist, sondern eine Verbindung, welche nur in äusserst kleiner Quantität und nur unter besonders günstigen Vegetationsbedingungen sich bildet, an denjenigen Orten sich sammelt, wo Vegetationspunkte entstehen sollen. Mit ihr zugleich, oder besser: durch sie veranlasst, können dann Eiweisssubstanzen, Fette und Kohlehydrate an diesem Ort sich ansammeln und so die Masse des Vegetationspunktes bilden.

Man könnte Anstoss daran nehmen, dass ich einem Stoff von so äusserst geringer Quantität in der Pflanze eine so hochwichtige Bedeutung beilege. Allein einerseits führen eben die angeführten Gründe zu einer solchen Annahme, und anderseits fehlt es keineswegs an Analogien dafür, dass äusserst kleine Stoffmengen die weitgehendsten Wirkungen hervorrufen können; ich erinnere in dieser Hinsicht an die Fermente, von denen fast unwägbare Spuren fast unbegrenzte Massen anderer Stoffe zersetzen, und ferner an die Erfolge der Befruchtung. Gewiss ist doch das Quantum des Befruchtungstoffes, der durch ein Spermatozoid oder durch einen Pollenschlauch auf die Eizelle übertragen wird, ein unbegreiflich kleines Quantum, welches nach Milliontheilen eines Milligramms rechnet, und dennoch bestimmt dieses kleine Stoffquantum nicht nur überhaupt die Weiterentwicklung der Eizelle, sondern das gesammte spätere Wachstum des neuen Organismus, wie mit Bestimmtheit die Bastarde zeigen, in denen vermöge jener kleinen Quantität von Befruchtungssubstanz dennoch später die väterlichen Eigenschaften deutlich hervortreten. Da nun bei den Pflanzen sämtliche Organe aus den Vegetationspunkten hervorgehen und diese ursprünglich aus der befruchteten Eizelle entstanden sind, sich genetisch auf dieselbe zurückführen lassen, so kommen wir zu dem Schluss, dass in den Vegetationspunkten selbst sogar nach Jahren die Wirkung des in die Eizelle eingetretenen Befruchtungstoffes noch zum Vorschein kommt.

Man könnte schliesslich noch einwenden, es sei unverständlich wie eine grössere Masse von plastischen Pflanzenstoffen durch eine sehr geringe Quantität eines anderen Stoffes dazu veranlasst werden könnte, eine bestimmte organische Form anzunehmen. Diesem Einwurf gegenüber würde ich jedoch fragen: ist es denn verständlich, wie bei der Bildung der Krystalle von schwefelsaurem Natron ($\text{Na}_2\text{SO}_4 + 10\text{H}_2\text{O}$) die 180 Gewichtstheile Krystallwasser durch 142 Gewichtstheile Na_2SO_4 veranlasst werden, in die Form eines monoklinen Prismas einzutreten, obgleich doch die Krystallform des Wassers für sich allein eine hexagonale ist? Offenbar wird hier durch eine kleinere Quantität des Salzes eine grössere Quantität von Wasser dazu veranlasst, eine von dem Salz abhängige Form anzunehmen.

Sollten fortgesetzte Untersuchungen nun ergeben, dass das Nuclein die ihm von mir zugeschriebene Rolle bei der Bildung der Vegetations-

punkte wirklich spielt¹⁾, so würde sich dann die weitere Folgerung anschliessen, dass es verschiedene Arten von Nuclein geben müsse²⁾, die vielleicht chemisch nicht zu unterscheiden sind, die aber, ähnlich wie die Weinsäure und Antiweinsäure, wie rechts- und linksdrehender Zucker sich unterscheiden und gegen äussere physikalische Einflüsse verschieden reagieren. Ungefähr in diesem Sinne würde sich dann das Nuclein, welches die Bildung von Wurzelvegetationspunkten einleitet, von demjenigen unterscheiden, welches bei der Anlage von Sprossvegetationspunkten den Anstoss gibt.“

Würzburg, 9. Februar 1882.

1) Dass dies wirklich der Fall ist, dürfte aus den neuen Arbeiten, für die Pflanzen speziell aus denen von Guignard hervorgehen. Zusatz 1892.

2) Auch diese 1882 ausgesprochene Vermuthung scheint sich durch die neuen Untersuchungen von Auerbach über cyanophile und erythrophile Zellkerne zunächst der Sexualzellen zu bestätigen Zusatz 1893.

Würzburg, 3. August 1893.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1893

Band/Volume: [77](#)

Autor(en)/Author(s): Sachs Julius

Artikel/Article: [Physiologische Notizen. VII. Ueber Wachstumsperioden und Bildungsreize. \(Ein Beitrag zur physiologischen Morphologie.\) 217-253](#)