

2. Georg Klebs: Einige Ergebnisse der Fortpflanzungs-Physiologie.

Eingegangen am 14. October 1900.

Der Theil der Physiologie der sich mit der Fortpflanzung beschäftigt, beginnt erst jetzt sich reicher zu entwickeln, wenn auch mancherlei Anfänge in früherer Zeit hervorgetreten sind und namentlich SACHS in dieser Beziehung sehr anregend gewirkt hat. Will man in einem kurzen Ueberblick die Fortschritte darstellen, die in einem solchen Wissensgebiet gemacht worden sind, so wird man die Frage zu beantworten suchen, in welchem Umfange und mit welchem Grade von Berechtigung Gesetzmässigkeiten sich erkennen lassen, unter die sich die Fülle der Einzelthatsachen einordnen lässt. Die Regeln, welche für das Wachsthum gelten, sind aus den Beobachtungen an wenigen Pflanzen gewonnen worden, weil die Pflanzenspecies als solche von nebensächlicher Bedeutung erscheint. Bei der Fortpflanzung dagegen drängt sich zunächst die ungeheure Mannigfaltigkeit der Erscheinungen all zu sehr auf. Man fühlt sich durch den Gedanken bedrückt, dass eigentlich erst sehr viele Pflanzenspecies aus den niedersten bis höchsten Gruppen untersucht werden müssten, bevor man es wagen dürfte, allgemeinere Folgerungen zu ziehen. Und doch muss der Versuch gemacht werden, auch bei dem relativ spärlichen Material; selbst voreilige, ja später sich als irrtümlich erweisende Folgerungen können manche Anregungen austreuen.

Unter Fortpflanzung verstehe ich hier die Bildung von solchen sich loslösenden Keimen, die sich durch ihre Form und ihren Bau von den vegetativen Theilen unterscheiden. Die Vermehrung durch beliebige vegetative Stücke oder Organe fasse ich unter den Begriff des Wachsthums.

Die noch vor einiger Zeit von mir gestellte Grundfrage, wie weit lässt sich überhaupt die Fortpflanzung physiologisch behandeln, braucht heute nicht mehr ausführlich beantwortet zu werden. Es wird allgemein anerkannt sein, dass die Fortpflanzung jedes Gewächses in irgend welchem Grade von der Aussenwelt beeinflusst wird, dass überall sich Wege öffnen diese Abhängigkeit experimentell zu untersuchen. Ebenso klar liegt die nächste Aufgabe vor Augen; sie besteht darin, die sämtlichen Bedingungen zu erkennen, die bei der Bildung der Fortpflanzungsorgane von der ersten Entstehung ab bis zu ihrer völligen Reife wirksam sind. Die Formen, in denen sich die Fort-

pflanzung der Species ausdrückt, beruhen auf den unerklärlichen erblichen Eigenschaften, die zunächst als gegeben anzunehmen sind. Aber diese gegebenen erblichen Anlagen können von der allerersten Regung ab nur zur Entfaltung gelangen in beständiger Abhängigkeit von der Aussenwelt.

Alle in der freien Natur wirkenden Kräfte beeinflussen die Fortpflanzung und können als ihre Bedingungen erscheinen, aber sie wirken in sehr verschiedenem Grade. Es liegt gerade eine wichtige Aufgabe darin, die verschiedenartige Bedeutung dieser Kräfte zu erforschen. Auf Grund meiner Erfahrungen an niederen Organismen habe ich (l. c. S. 5) drei Arten von äusseren Bedingungen der Fortpflanzung unterschieden:

1. die morphogenen Bedingungen, die unter allen Umständen für die Erregung des Fortpflanzungsprocesses wesentlich und als die nothwendigen, die Formbildung auslösenden Reize anzusehen sind;

2. die speciellen Bedingungen, die für sich allein nicht den Bildungsprocess veranlassen können, aber bei ihm zum Unterschiede von anderen Lebensprocessen nothwendig mitwirken;

3. die allgemeinen Bedingungen, die für die Fortpflanzung, wie für jeden anderen Lebensprocess wirksam sind.

Für eine Reihe von Pilzen und Algen lassen sich diese drei Arten von Bedingungen wohl unterscheiden. Für die Oosporenbildung von *Vaucheria* liegt der morphogene Reiz in der Entziehung gewisser Nährsalze; eine specielle Bedingung ist ein Licht von genügender Intensität; Temperatur, Sauerstoff, Feuchtigkeit sind allgemeine Bedingungen. Für die Oosporenbildung von *Saprolegnia* spielt die Entziehung organischer Nährstoffe die Rolle des auslösenden Reizes; das Wasser in flüssiger Form ist eine specielle Bedingung, während Temperatur, Sauerstoff etc. wieder als allgemeine Bedingungen wirken.

Schon bei den höheren Pilzen, bei denen neben der Wirkung einer Nahrungsänderung die des Luftlebens für die Fortpflanzung nöthig erscheint, kann man bei dem heutigen Stande des Wissens die morphogenen Reize nicht scharf erkennen. Noch weniger aussichtsreich würde es heute sein, den Versuch der Unterscheidung bei den höheren Pflanzen zu machen. Daher will ich für das Folgende die Frage nach den morphogenen Reizen bei Seite lassen und einfach alle für die Fortpflanzung charakteristischen Bedingungen als specielle bezeichnen. Bei den Phanerogamen liegen die Verhältnisse so verwickelt, dass kaum die ersten Griffe gethan sind, um aus dem Complex der Bedingungen die speciellen heraus zu lösen.

Die einzige genauer untersuchte Bedingung ist das Licht. Nach den Untersuchungen VÖCHTING's (93) bedürfen viele Phanerogamen zur Bildung der Blüthen ein Licht von genügender Intensität. Es

gelang VÖCHTING *Mimulus Tilingii* mehrere Jahr hindurch in relativ schwachem Licht völlig steril zu erhalten, genau wie ich (92) es für *Vaucheria repens* erreicht hatte. Alge und Phanerogame verhalten sich also dem Lichte gegenüber auffallend gleich. Für *Vaucheria* wies ich (96 S. 103) nach, dass das Licht nach zwei Richtungen für den Fortpflanzungsprocess Bedeutung hat; einmal dient es als eine allgemeine Bedingung, insofern erst durch seine Vermittelung die nöthige Nahrung herbeigeschafft wird. Zweitens aber ist ein Licht von höherer Intensität als specielle Bedingung nothwendig, da es besondere chemische Processe veranlassen muss, die die Bildung der Oogonien erst ermöglichen. Höchst wahrscheinlich wirkt das Licht auch bei den höheren Pflanzen in beiden Beziehungen. Schon SACHS (64 S. 230) hat auf Grund seiner älteren Versuche diese verschiedenartigen Wirkungen des Lichtes richtig vermuthet; ihm verdankt man vor allem den wichtigen Nachweis, dass die Blüthen alles das, was für die Blüthenbildung nöthig ist, erzeugen, in Folge dessen das Licht nur auf die Blätter wirken muss, während die Blüthen selbst sich im Dunkeln auszubilden vermögen. Die besonderen Blüthenstoffe, wie SACHS sie nennt, würden gemäss den Versuchen von VÖCHTING eine relativ höhere Lichtintensität erfordern, ebenso wie es die Bildungsprocesse der Oogonien von *Vaucheria* verlangen. SACHS, der die Bedeutung der Lichtintensität nicht in richtigem Masse erkannte, schrieb vielmehr den ultravioletten Strahlen die Rolle zu, die speciellen Wirkungen für die Blüthen auszuüben. Er stützte sich auf die bekannten Versuche, bei denen Pflanzen hinter einer Chininlösung, die die ultravioletten Strahlen absorbirt, an der Blüthenbildung behindert sind (SACHS 87). C. DE CANDOLLE (92) hat die Versuche wiederholt und ähnliche Resultate erhalten. Als ich (93, S. 655, vergl. auch 96, S. 110) den Einfluss der ultravioletten Strahlen auf die Oogonienbildung untersuchte, liess sich keine Wirkung nachweisen. Für die Entstehung der Archegonien an Farnprothallien, die auch vom Lichte abhängig sind (KLEBS 93, S. 652), haben die betreffenden Lichtstrahlen nach den Untersuchungen von HEIM (96, S. 354) ebenso wenig irgend eine Bedeutung. Nicht minder gleichgültig sind die Strahlen für die vom Licht abhängige Bildung der Sporangien von *Pilobolus* (GRÄNTZ 98, S. 19).

Ich halte nun nach neueren eigenen Untersuchungen, besonders mit *Lobelia* die Behauptung von SACHS mindestens für unerwiesen, sie ist wahrscheinlich auch für die höheren Pflanzen unrichtig. SACHS, wie auch DE CANDOLLE, haben bei ihren Versuchen eine Fehlerquelle nicht genügend beachtet; die Chininlösung bräunt sich bei hellerem Licht relativ schnell, so dass weniger Licht als bei den Controllversuchen mit reinem Wasser zu den Pflanzen gelangt. Das Unterbleiben der Blüthenbildung hinter der Chininlösung oder der noch

schneller sich verfärbenden Aesculinlösung war höchst wahrscheinlich nur eine Folge des zu sehr geschwächten Lichtes. Sorgt man für rechtzeitige Erneuerung der Chininlösung, und gewährt man den Versuchspflanzen helles Licht, so bilden sich auch hinter einer Chininlösung normale Blüten aus.

Die Wirkung des Lichtes auf die Blütenbildung ist aber in Wirklichkeit noch viel mannigfaltiger, weil von ihm andere Lebensprocesse beeinflusst werden, die wieder ihrerseits mit der Fortpflanzung zusammenhängen. So wirkt das Licht energisch auf die Transpiration ein, die nach meiner Ansicht für die Fortpflanzung vieler Gewächse eine hervorragende Bedeutung hat. Diese Beziehung der Transpiration zur Blütenbildung macht die vielfach beobachtete Thatsache verständlich, dass eine sehr feuchte Luft die Blütenbildung beschränkt (vergl. MÖBIUS 97, S. 113). Für die höheren Pilze, die nur in der Luft ihre Fortpflanzungsorgane ausbilden, suchte ich nachzuweisen, dass die Luft nur deshalb so nothwendig mitwirkt, weil in ihr eine Transpiration möglich ist. Wenn auch mit dem Uebergange aus einem flüssigen Medium in Luft noch mancherlei andere Veränderungen verbunden sind, die möglicher Weise der Fortpflanzung förderlich sind, so sprechen eine Reihe Thatsachen für die wesentliche Rolle der Transpiration. Doch diese Wirkung beschränkt sich nicht auf die Pilze, sondern sie gilt auch für viele Phanerogamen. Allerdings ist das Verhältniss der Blütenbildung zur Luft und damit zur Transpiration von mannigfacher Art. Es giebt Phanerogamen, die ihre Blüten im Wasser ausbilden, wie z. B. *Najas*, *Ceratophyllum*, es giebt andere, die ihre Blüten im Wasser anlegen, aber erst in der Luft völlig entfalten, wie die Nymphaeen. Doch die grosse Mehrzahl hängt in ihrer Fortpflanzung nothwendig von dem Einfluss der Luft ab. Besonders lehrreich sind in dieser Beziehung gewisse Sumpfpflanzen, wie *Myosotis palustris*, *Mentha aquatica*, *Gratiola officinalis*, die sehr wohl noch im Wasser zu wachsen vermögen, aber neue Blüten darin nicht bilden können. Schon angelegte Blütenknospen können sich im Wasser entfalten. Gerade für solche Pflanzen lässt sich der Nachweis führen, dass die Transpiration in der Luft innerhalb gewisser Grenzen für die Blütenbildung nothwendig ist. Denn wie meine Versuche zeigen, wird dieser Process in einer möglichst feucht gesättigten Luft gänzlich unterdrückt und zwar bei einem Licht, das zur Blütenbildung völlig ausreicht. Bei den verschiedensten Pflanzen lässt sich der ausserordentlich günstige Einfluss einer gewissen Transpiration beobachten. Selbst bei Pflanzen, die wie *Lobelia Erinus* in einer relativ sehr feuchten Luft noch zur Blüthe kommen, bleibt die Intensität des Processes sehr beschränkt im Vergleich zu Pflanzen, die stärker transpiriren dürfen. Damit

stimmen auch die Resultate überein, die GAIN angestellt hat (citirt nach MÖBIUS 1897, S. 129). Bei vergleichenden Experimenten mit

trocknem Boden und feuchter Luft,
 feuchtem Boden und feuchter Luft,
 trockenem Boden und trockner Luft,
 feuchtem Boden und trockner Luft,

ergab sich folgende Reihenfolge, vom begünstigenden zum hemmenden Einfluss auf das Blühen: trockne Luft sehr günstig, feuchter Boden günstig, trockner Boden ungünstig, feuchte Luft sehr ungünstig.

Eine lebhaftere Wasseraufnahme durch die Wurzeln gehört zu den allgemeinen Bedingungen, eine lebhaftere Transpiration in relativ trockner Luft zu den speciellen Bedingungen der Blütenbildung. Da nun in der freien Natur das Licht eines der mächtigsten Förderungsmittel der Transpiration ist, so hat es auch in dieser Beziehung einen wichtigen Einfluss auf die Blütenbildung.

Im letzten Grunde wird bei den Phanerogamen, wie bei den Kryptogamen eine Aenderung in der Ernährung für die Erregung des Fortpflanzungsprocesses entscheidend sein. Licht, Transpiration etc. sind als specielle Bedingungen für den Process so bedeutungsvoll, weil sie bei dieser Nahrungsänderung mitwirken. Bei den Pilzen, deren gesammte Ernährung in den Versuchen hergestellt werden kann, tritt die Bedeutung einer Nahrungsänderung als morphogener Reiz klar hervor (vergl. meine Darlegung 00, I. A., S. 12). Im normalen Verlauf der Dinge ist es das vegetative Mycelium, das durch seine Lebensthätigkeit die chemische Zusammensetzung des Substrates verändert und dadurch sich selbst nöthigt zur Fortpflanzung überzugehen. Man kann aber diese Nahrungsänderung sehr leicht künstlich beschleunigen und damit auch die Fortpflanzung rasch veranlassen. Würden phanerogame Saprophyten sich leicht cultiviren lassen, so würde man auch bei ihnen das gleiche Verhalten, wie bei den Pilzen nachweisen können. Bei allen grünen Pflanzen dagegen lässt sich das Experiment nicht mehr in so klarer Form durchführen, weil nur der Theil der Ernährung, der mit der Zufuhr anorganischer Nährsalze zusammenhängt, leicht zugänglich ist. Die Bildung der organischen Substanz, soweit sie vom Licht abhängig ist, bietet aber sehr grosse Schwierigkeiten dar, weil der eigentliche Ernährungsprocess sich nicht scharf von anderen durch das Licht veranlassten chemischen Veränderungen trennen lässt. Nun lehren bereits die Erfahrungen gerade mit den Nährsalzen, wie eine Nahrungsänderung in Folge der Entziehung von Nährsalzen zum wesentlichen Anlass für die Bildung der Fortpflanzungsorgane werden kann.

Meine Untersuchungen beweisen dies für die geschlechtliche Fortpflanzung von *Vaucheria*, *Oedogonium* und *Chlamydomonas*. Im Princip werden sich viele Phanerogamen diesen niederen Pflanzen

ähnlich verhalten. Dafür sprechen die bekannten Erfahrungen der Obstzüchter, nach denen die Blütenbildung durch Wurzelschnitt, Ringelung und ähnliche Methoden sehr befördert wird, die alle darauf hinauslaufen, die Zufuhr der Nährsalze vom Boden aus zu beschränken. Aber bei dem Mangel an eingehenden Untersuchungen in allen diesen Fragen kann man vorläufig wenig über allgemeine Vermuthungen hinaus kommen.

Während das Licht sowohl als allgemeine, wie als specielle Bedingung bei der Fortpflanzung thätig ist, tragen andere äussere Factoren ausschliesslich den Charakter allgemeiner Bedingungen. Das gilt besonders von der Temperatur. Wenn auch in einzelnen Fällen durch Temperaturschwankungen Fortpflanzungsprocesse ausgelöst werden können, so sprechen doch die Untersuchungen bei den verschiedenartigsten niederen Organismen dafür, dass eine um das Optimum schwankende Temperatur keinen entscheidenden Einfluss bei der Erregung des Processes ausübt. Dagegen ist die optimale Temperatur durch ihre Wirkung auf den ganzen Verlauf der einmal erregten Fortpflanzung ein ausgezeichnetes Mittel den Process sicher, in kurzer Zeit und mit grösster Intensität herbei zu führen.

Die allgemeinen Bedingungen Temperatur, Sauerstoff, Nahrung, Wasser sind für die Fortpflanzung in erster Linie deshalb wesentlich, weil sie erst den Organismus in den gesunden Zustand versetzen, in welchem die Fortpflanzung durch die speciellen Bedingungen veranlasst werden kann. Für jede dieser allgemeinen Bedingungen giebt es ein Optimum des Wirkungsgrades, und wenn von allen dieses Optimum erreicht ist, so befindet sich der Organismus im höchsten Reizzustand für die Erregung der Fortpflanzung. Es ist ein dringendes Bedürfniss diese allgemeinen Bedingungen in ihrem Einfluss auf die Fortpflanzung zu untersuchen.

Die Unterscheidung der speciellen und allgemeinen Bedingungen der Fortpflanzung hängt auf's Engste mit einer anderen wichtigen Seite des ganzen Problems zusammen, nämlich mit der Frage nach dem Verhältniss von Wachsthum und Fortpflanzung. Dieses Verhältniss, das bisher als eine nicht näher erklärbare Correlationserscheinung aufgefasst wurde, lässt sich doch von rein physiologischen Gesichtspunkten klarer darstellen. Die Voraussetzung für ein richtiges Verständniss liegt in der Anerkennung des Satzes, dass Wachsthum und Fortpflanzung Lebensprocesse sind, die auf verschiedenen Bedingungen beruhen. Die speciellen Bedingungen sind gerade die charakteristischen Merkmale der Fortpflanzung zum Unterschiede vom vegetativen Wachsthum, das durch andere Bedingungen resp. durch andere Combinationen der gleichen Bedingungen ausgezeichnet ist. Daher beobachtet man, dass die für die Fortpflanzung wesentlichen Bedingungen eine Hemmung des Wachsthums herbeiführen; diese

kann je nach der Pflanzenspecies, je nach sonstigen Umständen bald nur local, bald allgemein, bald in schwächerem, bald in stärkerem Grade eintreten. Nun muss man aber weiter folgern: so lange die für das Wachstum charakteristischen Bedingungen herrschen, kann eine Fortpflanzung überhaupt nie eintreten. Diese Folgerung trägt den Stempel einer allgemeinen Gewissheit an sich. Es fragt sich immer nur, wie weit ist es praktisch möglich, alle Wachstumsbedingungen zu erkennen, und im Experiment willkürlich herzustellen. Für gewisse niedere Organismen, Algen, Pilze, Myxomyceten habe ich ein der Folgerung entsprechendes Verhalten nachgewiesen. Sie wachsen Monate, Jahre hindurch ununterbrochen weiter, so lange die für sie günstigen Wachstumsbedingungen erhalten bleiben; sie lassen sich in jedem Augenblick zur Fortpflanzung zwingen, wenn die dafür nöthigen Bedingungen geschaffen werden. In vielen anderen Fällen ist der praktische Nachweis sehr schwierig oder bisher unmöglich; das gilt besonders für die Phanerogamen, bei denen es wenigstens in unserem nordischen Klima nicht gelingt, die Wachstumsbedingungen sehr lange Zeit in günstigem Grade constant zu erhalten. Ebenso wenig kann man lange Zeit hindurch die für die Blütenbildung günstigen Bedingungen herbeiführen, und es bleibt in Folge dessen immer der Einwand offen, dass das Fehlen der Fortpflanzung eher auf hemmenden Einflüssen der Aussenwelt beruhe, als auf dem beständigen Fortschreiten des Wachstums. Aber der Versuch muss und wird gelingen, und zu dieser Hoffnung berechtigt auch das Resultat eines von mir angestellten Versuches mit *Moehringia*, der allerdings ursprünglich von einem anderen Gesichtspunkte aus unternommen wurde. *Moehringia trinervia* ist der Typus der sogenannten einjährigen Pflanzen; in wenigen Wochen spielt sich ihr Leben ab, von der Keimung bis zur Fruchtbildung und dem schnell darauf folgenden Tode. Die Vegetationspunkte des Haupt- und Nebstengels beschliessen nach einigem Wachstum ihr Dasein, indem sie in der Bildung einer Blüthe aufgehen; sie zeichnen sich daher durch ein eng begrenztes Wachstum aus. Die Frage, die ich mir stellte, ging dahin: Ist dieses eng begrenzte Wachstum eine auf inneren Gründen beruhende specifische und unveränderliche Eigenschaft der *Moehringia*-Vegetationspunkte, oder ist es vielleicht nur eine Folge der durch andere Einflüsse veranlassten Blütenbildung? Wenn ersteres der Fall wäre, so müssten die Vegetationspunkte entweder Blüten bilden, oder wenn das nicht möglich ist, absterben. In Wirklichkeit brauchen sie weder das eine, noch das andere zu thun, sondern sie können unbegrenzt weiter wachsen. Seit 1½ Jahren halte ich die Pflanzen in ununterbrochenem vegetativen Wachstum, indem ich wenigstens während des Sommers für sehr günstige Wachstumsbedingungen Sorge und von Zeit zu Zeit die oberen Triebe als Steck-

linge in frische Erde versetze. Unter diesen Umständen können die Vegetationspunkte ihre eigentliche Aufgabe, Blüten zu bilden, nicht erfüllen; das beständige Wachsthum lässt die Fortpflanzung nicht zu.

Sehr geeignete Beispiele für die Untersuchung der vorliegenden Frage werden Wasserpflanzen sein, die unter natürlichen Verhältnissen oft ganz steril bleiben. Wie GOEBEL (1893, S. 371) hervorhebt, hemmt die üppige Entwicklung der Vegetationsorgane in vielen Fällen die Blütenbildung solcher Gewächse. Von meinem Standpunkte aus würde ich sagen: die Pflanzen finden im Wasser beständig so günstige Wachsthumbedingungen, dass eine Fortpflanzung nicht eintreten kann. Aber thatsächlich kennen wir die Ursachen der häufigen Sterilität vieler Wasserpflanzen noch nicht, es könnten sehr wohl besondere, die Blütenbildung hemmende Einflüsse die Hauptrolle spielen; erst planmässig angestellte Versuche können darüber entscheiden.

Eine solche Hemmung der Fortpflanzung kann auf sehr verschiedene Weise zu Stande kommen. Sobald nur eine ihrer speciellen Bedingungen nicht in richtigem Grade mitwirkt, kann der Bildungsprocess nicht erfolgen. So hemmt ein zu schwaches Licht oder eine zu geringe Transpiration die Blütenbildung. In solchen Fällen geht das Wachsthum ununterbrochen weiter und erscheint dann kräftiger und üppiger als bei sonst gleichen, aber blühenden Pflanzen. Da demnach Wachsthum erfolgt, wenn an und für sich Fortpflanzung herrschen sollte, so erkennen wir daraus, dass die Fortpflanzungsbedingungen nicht direct das Wachsthum hemmen. Sie thuen es nur deshalb, weil der einmal erregte Fortpflanzungsprocess die vorhandenen Nährstoffe in Beschlag nimmt. Kommt es nun nicht zur Fortpflanzung, so bleiben die Nährstoffe frei zur Verfügung. Dazu kommt noch, dass das Wachsthum allen Bedingungen gegenüber weniger empfindlich und anspruchsvoll ist als die Fortpflanzung. Aus meinen Beobachtungen über den Einfluss der allgemeinen Bedingungen von Qualität, Quantität, Concentration der Nahrung, Wassergehalt, Temperatur, Sauerstoff habe ich (00, S. 86) folgende Regel abgeleitet: Wachsthum und Fortpflanzung unterscheiden sich auch dadurch, dass die Wirkungsgrenzen der allgemeinen Lebensbedingungen, Temperatur, Sauerstoff u. s. w. für die Fortpflanzung enger gezogen sind als für das Wachsthum. Deshalb kann Wachsthum noch stattfinden, wenn die Fortpflanzung durch eine zu starke oder zu schwache Wirkung irgend einer der Bedingungen gehemmt ist.

Besonders deutlich tritt die Geltung dieser Regel im Verhältniss der beiden Functionen zur Temperatur entgegen; das Temperaturmaximum für die Fortpflanzung liegt tiefer als für das Wachsthum, das Minimum für die Fortpflanzung höher als für das Wachsthum.

Wenn demgemäss auch alle speciellen Bedingungen der Fort-

pflanzun vorhanden sind, so ist diese dennoch gehemmt, sobald der Wirkungsgrad nur einer der allgemeinen Bedingungen über die gesetzten Grenzen hinausgeht. Da das Wachsthum sich in weiteren Grenzen bewegt, kann dieses in solchen Fällen ruhig weiter gehen. In Folge der Geltung dieser Regel gewinnt man sehr verschiedene Mittel die Fortpflanzung zu verhindern und das Wachsthum an ihre Stelle zu setzen.

Die Frage, ob auch bei den höheren Pflanzen die Regel gilt, lässt sich wegen des Mangels eingehender Untersuchungen nicht sicher beantworten, ich halte es allerdings für höchst wahrscheinlich. Ich erinnere an die oft citirte Beobachtung, nach der unsere Getreidearten in tropischen Gegenden nicht zur Blüthe kommen, sondern nur vegetiren sollen. SACHS (60, S. 75) meinte bei Erwähnung dieser Thatsache, wie merkwürdig es sei, dass das Temperaturmaximum für die eigentlichen Vegetationsprocesse höher liege als für die Ausbildung der Blüthen. SACHS ahnte noch nicht, dass es sich hierbei um eine allgemeiner geltende Regel handelt. Auch andere gelegentliche Beobachtungen, nach denen beim Treiben von Knollen und Zwiebeln eine zu hohe Temperatur die Blüthenbildung unterdrückt, sprechen für die Richtigkeit der Regel. Aber der eigentliche Nachweis ist erst zu führen.

Aus allen diesen Betrachtungen folgere ich:

Wachsthum und Fortpflanzung unterscheiden sich durch ihre speciellen Bedingungen und durch das Verhältniss zu den gemeinsamen allgemeinen Bedingungen. Befindet sich eine Pflanze in dem Zustande, wo sie überhaupt sich fortzupflanzen vermag, so entscheidet die jeweilig vorhandene Combination äusserer Bedingungen, ob Wachsthum oder Fortpflanzung eintritt.

Der fortpflanzungsfähige oder blühreife Zustand bedarf aber noch einer näheren Erörterung. In der freien Natur schreitet jede Pflanze wie Alge, Pilz, Farnkraut oder Phanerogame zur Fortpflanzung, nachdem sie vorher bald kürzere, bald längere Zeit gewachsen ist. Dieser Zustand des blühreifen Alters scheint ein nothwendiges Product der Entwicklung und als solches dem Experiment wenig zugänglich zu sein. Doch steht die Frage dem Versuche offen, wie weit dieses Alter einerseits durch die specifischen Anlagen, andererseits durch den Einfluss der Aussenwelt bedingt ist. Bei den niederen Organismen lässt sich der Frage näher treten, unter ihnen giebt es solche, bei denen das Alter nicht in Betracht kommt. Die Fäden einer Alge wie *Vaucheria*, eines Pilzes wie *Saprolegnia*, das Plasmodium von *Didymium* wachsen, wie wir wissen, beliebig lange weiter, ohne von selbst zur Fortpflanzung zu kommen. Jedes Fadenstück der *Vaucheria* oder *Saprolegnia*, jedes kleine Plasmodiumstück lässt sich sofort zur Fruchtbildung bringen. Vorausgesetzt ist dabei nur, dass

in dem Thallusstück eine gewisse Menge Nahrungssubstanz vorhanden sein muss. Die höheren Pilze verhalten sich im Princip gleich; nur muss die für die Fortpflanzung unbedingt nöthige Nahrungsmenge (das Minimum) relativ grösser sein als bei den einfachen Formen. Deshalb muss der Pilz, wenn man von einer Spore ausgeht, erst einige Zeit günstige Ernährungsbedingungen vorfinden, um die nöthige Nahrung in sich aufzuspeichern. Da diese Bedingungen zugleich Wachstum hervorrufen, so muss dieses daneben erfolgen; wir besitzen bisher kein Mittel, einen Thallus kräftig zu ernähren, ohne ihn wachsen zu lassen. Sobald das Nahrungsminimum erreicht ist, so ist auch Fortpflanzung möglich, gleich, ob nachher noch längere oder kürzere Zeit Wachstum herrscht. Die längere Ernährungszeit, damit auch die längere Wachstumszeit haben dagegen in einer anderen Beziehung sehr wohl eine Bedeutung für die Fortpflanzung; denn je mehr Nahrung im vegetativen Theil angesammelt ist, um so intensiver kann der Process vor sich gehen.

Für die höheren Pflanzen muss die gleiche Frage gestellt werden, und es ist wahrscheinlich, dass auch die Antwort in entsprechender Weise lauten wird. Der blühreife Alterszustand vieler Phanerogamen wird mehr durch die Ernährungszeit als durch das vorhergehende Wachstum bedingt. Gelegentliche Beobachtungen zeigen, wie die Blüten bei Pflanzen in jugendlichem Alter auftreten. So finde ich bei MÖBIUS (97, S. 89) die Mittheilung, dass 1—3jährige Eichen blühend beobachtet worden sind, während die Pflanze normalerweise erst im 60.—80. Lebensjahre zur Blüthe kommt. So wie man planmässig vorgehen wird, so wird man bei den verschiedensten Pflanzen ein solch frühes Blühen veranlassen können. Die Blüten vermögen sich erst zu bilden, wenn das für sie nöthige Nahrungsminimum erreicht ist, und die einzelnen Arten werden sich darin sehr verschieden verhalten. Aber von der Aussenwelt hängt es ab, wie schnell dieses Minimum erreicht wird und von welchem Zeitpunkt ab nach Ueberschreitung des Minimums das Wachstum durch die Fortpflanzung ersetzt wird.

In den bisherigen Erörterungen habe ich hauptsächlich das Entstehen der Fortpflanzungsorgane berücksichtigt. Eine neue Seite des Problems öffnet sich, wenn man die Einwirkung der äusseren Bedingungen während der Entwicklung der Organe und die damit verbundenen Formveränderungen beobachtet. Die Fortpflanzungsorgane der Pilze, z. B. die Conidienträger, sind sehr empfindlich und antworten auf kleine Veränderungen der Bedingungen mit Aenderungen der Gestalt. Meine eigenen Studien ebenso wie die Arbeiten von BACHMANN, RACIBORSKI, WERNER, RAY u. a. geben lehrreiche Beispiele dafür ab. Auch bei den höheren Pflanzen lässt sich die Form der Blüten durch äussere Einflüsse verändern, wie aus den

interessanten Arbeiten VÖCHTING's hervorgeht. In schwachem Licht nimmt bei verschiedenen Pflanzen die Grösse der Blumenkrone ab; es entstehen schliesslich kleistogame Blüten (VÖCHTING 93, S. 38). Bei *Linaria vulgaris* bewirkt schwaches Licht nicht bloss einfache Hemmungsbildungen, sondern veranlasst auffallende Gestaltabweichungen (VÖCHTING 98, S. 79), und VÖCHTING giebt in der letzten Arbeit an, dass er mit Hülfe neuer Culturmethoden mannigfache Blütenanomalien hervorgerufen habe. Die Fortpflanzungsorgane der niedersten bis höchsten Pflanzen lassen sich demnach in ihrer Gestaltung durch die Aussenwelt beeinflussen.

Das Verhältniss der äusseren Bedingungen zu den Formabweichungen ist aber in anderer Weise aufzufassen, als es für die erste Bildung der Organe anzunehmen ist. Eine bestimmte Formabweichung, z. B. der sympodiale Aufbau der Conidienträger an Stelle des racemösen bei *Mucor* oder die Veränderung der Grösse der Organe wird nicht durch einen bestimmten als specifisch zu bezeichnenden Einfluss der Aussenwelt veranlasst, vielmehr kann die gleiche Formabweichung durch verschiedenartige Einflüsse bewirkt werden, z. B. durch zu hohe Temperatur, zu concentrirte Nahrung u. s. w. Für die Blütenpflanzen wird man, wie die Erörterungen VÖCHTING's (98, S. 83) lehren, zu einer entsprechenden Auffassung geführt. In der That konnte ich nachweisen, dass die Grösse der Blumenkrone von *Myosotis palustris* nicht bloss durch schwaches Licht, sondern ebenso durch zu feuchte Luft oder durch zu starke Nährlösung verändert wird. Wenn einmal das Fortpflanzungsorgan im Entstehen begriffen ist und abweichende Einflüsse während der Ausbildung sich geltend machen, so tritt ein Schwanken der Form ein, innerhalb gewisser Grenzen und in einer mehr durch die specifische Anlage als durch die Art der Bedingung bestimmten Weise. Dabei können später sehr wohl solche Formabweichungen entdeckt werden, die nur durch ganz specielle äussere Einwirkungen hervorzurufen sind.

An die im Vorhergehenden besprochenen Aufgaben der Fortpflanzungsphysiologie knüpfen sich noch eine Menge anderer Fragen an, wie z. B. nach den Bedingungen der verschiedenen Fortpflanzungsweisen bei der gleichen Pflanze, ihrem Verhältniss zu einander, wie zum Wachsthum. Diese Fragen sind für Thallophyten, Bryophyten und Pteridophyten von Bedeutung, während sie bei den Phanerogamen sehr zurücktreten, bei denen die geschlechtliche Art der Fortpflanzung allein vorherrscht. Sie umfasst eines der grössten und wichtigsten Probleme, weil es bei ihr nicht bloss auf die Bildung von Keimen an und für sich ankommt, sondern weil mit der Vereinigung zweier Geschlechter noch ganz andere, bisher räthselhafte Erscheinungen verbunden sind. Jeder neue Angriffspunkt, um dem Problem irgendwie näher zu rücken, beansprucht erhöhtes Interesse, und in dieser

Beziehung verdienen einige neue Untersuchungen besondere Beachtung. Die eine Reihe von Arbeiten betrifft die Parthenogenesis. Für eine Anzahl niederer Organismen ist die Vereinigung der Geschlechtszellen, wie ich nachgewiesen habe, nur facultativ; es gelingt leicht und sicher mit Hülfe äusserer Einwirkungen künstliche Parthenogenesis herbeizuführen. Bei einer beträchtlich höher stehenden Pflanze der Gattung *Marsilia* hat NATHANSOHN (00) in neuester Zeit Parthenogenesis durch Einwirkung höherer Temperatur erreicht. Bei den Phanerogamen erscheint die Schwierigkeit zu gross, direct auf die im Embryosack versteckte Eizelle einzuwirken, so dass ähnliche Versuche mit Erfolg nicht angestellt worden sind. Dass aber die Hoffnung nicht zu kühn ist, in der Zukunft eine künstliche Parthenogenesis auch bei höheren Pflanzen zu bewirken, dafür sprechen die Untersuchungen bei Thieren. Zuerst gelang es LOEB (98) bei einem Seeigel die parthenogenetische Entwicklung der Eier bis zur Bildung eines Pluteus zu erreichen, indem er die Eier eine Zeit lang in Chlormagnesiumlösung versetzte. Eine deutliche Furchung unfruchteter Seeigeleier hat in neuester Zeit WINKLER (00) sogar durch Einwirkung des Spermaextractes erhalten.

Wie bei den vorhin besprochenen Bildungsabweichungen sind auch bei der Parthenogenesis die äusseren Bedingungen nicht als specifisch wirksame Reize aufzufassen. Die gleiche Parthenogenesis kann z. B. bei *Protosiphon* durch hohe Temperatur wie durch Salzlösung, bei *Sporodinia* durch alle möglichen Mittel veranlasst werden. Die Eizelle hat von vorn herein die Fähigkeit, sich zu einem neuen Organismus zu entwickeln, wie eine andere wachsthumsfähige Zelle, es fehlt ihr nicht ein besonderer Stoff oder eine besondere Kraft, welcher Mangel durch das Eindringen des Spermatozoons gedeckt wird. Dagegen bedürfen die Eizellen eines von aussen kommenden Anstosses, der die innere Entwicklung auslöst. Solche Anstösse können, abgesehen von Spermatozoen, noch durch andere äussere Einflüsse gegeben werden. Aber nur durch das Spermatozoon kann das Wesentliche einer geschlechtlichen Befruchtung erreicht werden, und dies wird um so schärfer und klarer hervortreten, je mehr man erkennt, dass die Eizelle als solche für sich allein entwickelungsfähig ist.

Nach einer ganz anderen Richtung werden unsere Kenntnisse durch die Beobachtungen erweitert, welche sich auf die Entstehung des Endosperms durch eine Art Befruchtung beziehen. Es ist das grosse Verdienst von NAWASCHIN (98; 00, S. 224) zuerst für Liliaceen, Ranunculaceen und Compositen dafür den Nachweis geführt zu haben, der auch durch GUIGNARD (99, S. 129) bestätigt wurde. Der zweite generative Zellkern im Pollenschlauch vereinigt sich mit dem Embryosackkern; es liegt, wie NAWASCHIN hervorhebt, zunächst kein Grund

dagegen vor, diese Vereinigung als einen der Eibefruchtung ähnlichen Process aufzufassen. Indessen muss man dabei die Frage nach der phylogenetischen Herleitung des Vorganges von der Frage nach seiner Bedeutung in der Ontogenese zu trennen suchen. In Bezug auf die erste Frage wird die Antwort lauten: die Befruchtung des Embryosackkernes ist ursprünglich ein der Eibefruchtung homologer Process. Nach den bekannten Darlegungen STRASBURGER's ist der secundäre Embryosack doch ein naher Verwandter des Eikernes; seine Vereinigung mit dem zweiten Pollenkern war ursprünglich die Befruchtung eines dem Eikern homologen Kernes; werden doch bei Gymnospermen im Embryosack mehrere Eikerne resp. Eizellen befruchtet. Aber bei den heutigen Angiospermen hat sich diese Befruchtung eines zweiten Eikernes zu dem speciellen Zwecke der Endospermbildung umgestaltet. Die Entstehung des secundären Embryosackkernes durch Vereinigung zweier Kerne zeigt deutlich genug, dass er nicht mehr dem Eikern völlig homolog ist, dass deshalb seine Befruchtung einen anderen Charakter trägt, als die eigentliche Eibefruchtung (vgl. auch GUIGNARD, 00, S. 377). Möglicherweise wird die weitere Verfolgung der ganzen Frage verschiedene Uebergangsformen aufdecken, vielleicht auch solche Fälle kennen lehren, in denen eine Vereinigung der beiden Embryosackkerne nicht existirt und nur der eine von dem Pollenkerne befruchtet wird. Ueberhaupt ein Fehlen dieser Befruchtung scheint nach NAWASCHIN bei den Orchideen vorzukommen.

Diese höchst interessante Thatsache von der Befruchtung des Embryosackes für die Endospermbildung erklärt mit einem Male die bisher sehr unverständlichen Beobachtungen über den directen Einfluss des fremden Pollens auf den Samen, Erscheinungen, die als Xenien bezeichnet worden sind. Die älteren Angaben über das Vorkommen dieser Xenien, die KÖRNICKE, VILMORIN u. A. gemacht haben, sind gleichzeitig durch die Experimente von de VRIES (00, S. 129) und CORRENS (99, S. 419) bestätigt und erweitert worden. Beide Forscher, die bei ihren Versuchen verschiedene Maissorten bastardirten, haben auch sofort die NAWASCHIN'sche Entdeckung zur Erklärung herangezogen. Aus den Versuchen von DE VRIES und CORRENS geht hervor, dass bei der Bastardirung zweier Maissorten der Einfluss des fremden Pollens sich auf die Farbe und die chemische Beschaffenheit des Endosperms erstreckt, während Grösse und Gestalt des Kornes und des Endosperms unverändert bleiben. CORRENS hebt hervor, wie eine Beeinflussung alles dessen, was ausserhalb des Endosperms liegt, nie beobachtet werden konnte, und er meint, dass die Angaben über eine Beeinflussung der Samenschale sehr fraglich seien. Auch TSCHERMAK (00, S. 47) konnte bei seinen Bastardirungsversuchen mit Erbsensorten keinen sicheren Beweis für solche Einflüsse liefern, wenn er auch eher die Sache für

möglich hält. In der That wird man an die Möglichkeit denken und die Aufmerksamkeit gerade auf diesen Punkt richten. Denn bei normaler Ausbildung der Frucht geht doch von der befruchteten Eizelle irgend ein Reiz aus, der in vielen Fällen erst die Weiterentwicklung der Samen und der ganzen Frucht veranlasst. So könnte von der bastardirten Eizelle ein veränderter Reiz ausgehen, der die Wirkungen des fremden Pollens auch auf die Samenschale oder sogar auf die Frucht übermittelt. Wir stehen hier vor einer Frage von ganz principieller Bedeutung. Die Beobachtungen NAWASCHIN's, die Versuche von de VRIES und CORRENS bestätigen die herrschende Anschauung, dass eine Uebertragung vererblicher Eigenschaften nur durch eine directe Vermischung von lebenden Zellsubstanzen (Zellkern und Protoplasma) möglich ist. Wenn es gelänge, eine Beeinflussung der Samenschale oder der Frucht durch den fremden Pollen herbeizuführen, so würde die allgemeine Gültigkeit dieser Anschauung beseitigt und dem Gedanken Raum geschafft werden, dass eine solche Uebertragung auch durch Vermittelung flüssiger diffusionsfähiger Substanzen stattfinden kann.

Die Bastardirungsversuche von DE VRIES, CORRENS und TSCHERMAK haben noch in einer anderen Beziehung sehr wichtige Resultate an's Licht gefördert — allerdings Resultate, die der Hauptsache nach bereits von GREGOR MENDEL (1866) festgestellt worden, aber unbeachtet geblieben sind. Diese Resultate betreffen die Vertheilung der elterlichen Merkmale in den Bastarden der ersten und der folgenden Generation. Da diese für die Vererbungslehre so wichtigen Ergebnisse gerade in neuester Zeit besprochen worden sind, brauche ich hier nicht näher darauf einzugehen.

Ich hoffe durch die gedrängte Uebersicht, die ich gegeben habe, das Eine klar gemacht zu haben: die Physiologie der Fortpflanzung, die in der Botanik noch vor wenigen Jahrzehnten kaum beachtet war, bietet überall lebensvolle Ansätze dar, die die Kraft einer ausichtsreichen Entwicklung in sich tragen und für die Zukunft wirkliche Fortschritte in der Erkenntniss des Pflanzenlebens versprechen.

Litteratur.

- CANDOLLE, C. de, Étude sur l'action des rayons ultraviolets sur la formation des fleurs. Arch. d. sc. nat. Genève 1892.
 CORRENS, C., Untersuchungen über die Xenien von *Zea Mays*. Ber. der deutschen bot. Gesellsch. 1899.
 GRÄNTZ, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Entwicklung einiger Pilze. Inaug.-Diss. Leipzig 1898.
 GOEBEL, K., Pflanzenbiologische Schilderungen II. Marburg 1893.

- GUIGNARD, L., Sur les anthérozoïdes et la double copulation sexuelle; Revue générale de Bot. T. II. 1899.
- L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes. Ann. d. sc. nat. sér. 8. T. XI. 1900.
- HEIM, C., Untersuchungen über Farnprothallien. Flora 1896.
- KLEBS, G., Zur Physiologie der Fortpflanzung von *Vaucheria sessilis*. Verh. der Naturf. Gesell. Basel 1892.
- Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biolog. Centralbl. Bd. 13. 1893.
- Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
- Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze III. Allgemeine Betrachtungen. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 35. 1900.
- LOEB, O., On the nature of the process of fertilisation and the artificial production of normal larvae from the unfertilized eggs of the Sea-Urchin. Amer. Journ of Physiol. Vol. III. 1899.
- MÖBIUS, M., Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung. Jena 1897.
- NATHANSOHN, M., Ueber Parthenogenesis bei *Marsilia*. Ber. der deutschen bot. Gesellsch. 1900.
- NAWASCHIN, S., Resultate einer Revision der Befruchtungsorgane bei *Lilium* und *Fritillaria*. Bull. de l'Acad. de St. Petersburg, 1898.
- Ueber die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dicotyledonen. Ber. der deutschen bot. Gesell. 1900.
- SACHS, J., Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. (1860). Gesammelte Abhandl. I.
- Wirkung des Lichtes auf die Blütenbildung unter Vermittelung der Laubblätter. 1864. Gesammelte Abhandl. I.
- Ueber die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blütenbildung. 1887. Gesammelte Abhandl. I.
- TSCHERMAK, E., Ueber künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*. Wien 1900.
- VRIES, H. de, Sur la fécondation hybride de l'endosperme. Rev. générale de Bot. T. 12. 1900.
- VÖCHTING, H., Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 25. 1893.
- Ueber Blüten-Anomalien. Ebenda Bd. 31. 1898.
- WINKLER, H., Ueber die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extractivstoffen aus dem Sperma. Nachr. Göttinger Gesell. der Wiss. 1900.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Klebs Georg Albrecht

Artikel/Article: [Einige Ergebnisse der Fortpflanzungs-Physiologie 1201-1215](#)