

Sie entstand also nicht durch Häufung minimaler Variationen, sondern durch Vererbung einer sehr erheblichen, plötzlich entstandenen Aenderung der Ontogenese. Eine allmähliche Umwandlung ist hier absolut undenkbar. Ebenso verhält sich die Polyembryonie, sowohl des *Lumbricus trapezoides* wie des Gürteltieres. Die Natur muss also auch im Gebiete der Morphogenie Sprünge machen können und hat offenbar solche nicht nur da gemacht, wo es logisch nicht anders möglich erscheint, sondern wohl auch in vielen Fällen, für welche eine stufenweise Entstehung bis auf Weiteres angenommen werden darf¹⁾.

Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. I.

Von **Curt Herbst**.

(Fortsetzung.)

B. Allgemeines.

1. Das Spezifische der Reaktionen und seine Abhängigkeit von der Struktur des reagierenden Körpers.

Die auffallendste Erscheinung bei dem Einfluss der richtenden Kräfte auf Bewegung und Wachstum der Organismen und ihrer Organe, ist ohne Zweifel der Umstand, dass sich demselben äußeren Agens gegenüber die verschiedenen Organismen in so differenter Weise verhalten, und dass die systematische Stellung kein sicheres Mittel ist, um die Reaktionsart einer bestimmten Species vorherzusagen. Es ist wohl nicht erst nötig, Beispiele für die Richtigkeit dieses Satzes anzuführen; haben wir doch gesehen, dass zwei *Sertularella*-Formen, welche sich äußerlich so wenig von einander unterschieden, dass man sie ihrer morphologischen Unterschiede wegen wahrscheinlich nicht zweien Arten zuteilen würde, nach den Untersuchungen von Driesch [8, 9] in ganz differenter Weise reagieren, dass nämlich die Stolonen der einen in ihrer Wachstumsrichtung durch das Licht, die der anderen dagegen durch die Schwerkraft beeinflusst werden.

Wenden wir uns nun von den differenten Organismenformen zu den verschiedenen Organen, so zeigt sich auch hier, dass die spezifische Reaktionsfähigkeit derselben nicht eng mit ihrer morphologischen Natur verknüpft ist. Zwar wachsen die meisten Sprosse senkrecht nach aufwärts oder bilden, wenn sie einer Mutteraxe ansitzen, mit derselben irgend einen nach oben spitzen Winkel, aber es gibt auch Sprosse,

1) Dieselbe These habe ich auch früher durch Betrachtungen über den Geschlechtsdimorphismus zu begründen versucht (s. diese Zeitschr., XIII. Bd., Nr. 13, 14).

welche gleich Hauptwurzeln senkrecht in die Erde hinabwachsen. Hierher gehören nach Sachs [60 S. 744] z. B. die ersten Seitensprosse mancher Labiaten, ferner die der Equiseten und gewisse Rhizomsprosse von *Typha*, *Sparganium* etc.

Unser oben aufgestellter Satz erscheint somit vollkommen begründet.

Es fragt sich nun, von was denn eigentlich die Reaktionsfähigkeit der Organe abhängig ist, nachdem sich die naheliegende Vermutung von ihrer Verknüpfung mit der morphologischen Natur derselben als falsch erwiesen hat.

Sachs [61] ist wohl der erste gewesen, welcher wenigstens für 2 Gruppen der tropischen Erscheinungen an Pflanzen die Art und Weise der Reaktion als abhängig vom Bau der Organe nachzuweisen versuchte. Diese 2 Gruppen werden durch die sogenannten orthotropen und plagiotropen Organe repräsentiert. Unter der ersten Kategorie fasst er alle die Organe zusammen, welche ihre Axe in der Richtung der Lothlinie oder einfallender Lichtstrahlen einstellen, während die plagiotropen Organe ihre Längsaxe senkrecht oder schräg zur Richtung der Schwerkraft oder der Lichtstrahlen stellen. Demnach gehören zu der ersten Gruppe die positiv oder negativ geotropischen und heliotropischen Organe, zu der zweiten dagegen jene, welche oben als transversalgeotropisch resp. = heliotropisch bezeichnet wurden.

Sachs sucht nun zu beweisen, dass die orthotrope Stellung der Organe von ihrem radiären Bau abhängig ist, während die plagiotrope Stellung an den bilateralen Bau geknüpft sei. Einen besonders sprechenden Beweis für diese Ansicht sieht er in dem Verhalten der Lebermoose, deren bilateraler Thallus plagiotrop ist, während die radiär gebauten Fruchträger orthotrop sind. Der radiäre Bau der letzteren entsteht einfach durch Zusammenrollen des Thallus, wobei entweder die Oberseite (*Peltigera*) oder die Unterseite (*Cetronia*) den Fruchträger außen begrenzen kann.

Es ist nicht zu leugnen, dass die Sachs'sche Regel sich in den meisten Fällen als richtig erweist, aber es muss auch betont werden, dass sie Ausnahmen zeigt, denn es sind nicht alle radiär gebauten Organe orthotrop. So sind z. B. die radiär gebauten Seitenwurzeln erster Ordnung mancher Keimpflanzen — wie wir oben sahen — in typischer Weise plagiotrop und ebenso steht es mit den Rhizomen, die ebenfalls nichts von einem bilateralen Bau aufweisen. Auch die Reaktionsweise der oberirdischen Organe ist nicht fest an die Regel gebunden, denn es ist bekannt, dass die Sprosse der Tanne bei ihrer Entstehung radiär und trotzdem schon plagiotrop sind. Ihre Bilateralität wird ihnen erst durch die Wirkung des Lichtes und der Schwerkraft aufgeprägt!

Bei diesen Ausnahmen ist zu beachten, dass sie sich sämtlich auf die Abhängigkeit der Orthotropie von der Radiärstruktur beziehen,

dass dagegen — soweit wenigstens meine Kenntnisse reichen — kein Fall bekannt ist, wo ein bilaterales Organ sich orthotrop verhielte. Demnach können wir die Sachs'sche Regel so fassen, dass radiär gebaute Organe in der Mehrzahl der Fälle einen orthotropen, bilaterale dagegen stets einen plagiotropen Wuchs besitzen.

Das wichtige an dieser Sachs'schen Regel scheint mir darin zu liegen, dass hier zum ersten Mal der Versuch gemacht wird, wenigstens für 2 Fälle die Abhängigkeit der Reaktionsweise von einer bestimmten Struktur darzuthun. Es lässt sich nämlich besonders an der Hand der Maschinen nachweisen, dass man zum Verständnis einer spezifischen Reizwirkung keiner besonderen „Lebenskraft“ bedarf, sondern dass das Spezifische der Wirkung von der Struktur der Systeme abhängt, an denen sich die Reaktion vollzieht. In präziser Weise hat dies Driesch in seiner „Biologie“ [10] nachgewiesen und auch Pfeffer steht in seinem Vortrag über die Reizbarkeit [53] auf demselben Standpunkt.

Als Konsequenz dieser Auffassung ergibt sich, dass man verschiedene Reaktionsweisen z. B. positiven und negativen Geotropismus in fiktiver Weise an Maschinen demonstrieren kann, wofern nicht technische Schwierigkeiten hindernd in den Weg treten. Es ist Noll [46] gewesen, welcher vor 2 Jahren in geistreicher Weise einen Versuch hierzu gemacht hat. Er zeigte nämlich, wie man ein elektrisches Maschinchen bauen könne, welches je nach der Konstruktion des Empfangsapparates, an welchem sich die Schwerkraft äußert, positiv-, negativ- oder auch transversal-geotropisch reagieren kann. Dasselbe Maschinchen kann auch reaktionsfähig für Lichtreize gemacht werden, wenn der Empfangsapparat in passender Weise abgeändert wird; Noll gibt auch dafür eine praktische Methode an, die wir hier natürlich nicht näher auseinandersetzen können.

Der Vorteil, welchen derartige Betrachtungen für das Verständnis der Reizvorgänge bieten, liegt auf der Hand; zeigen sie uns doch z. B., wie die unbekanntenen Protoplasmastrukturen der Organe, welche auf denselben Reiz in differenter Weise reagieren, sich im Prinzip zu einander verhalten müssen, damit die spezifischen Reaktionsweisen der betreffenden Organe herauskommen können.

Selbstverständlich wird es keinem Menschen einfallen, zu denken, dass die positiv- oder negativ-geotropischen Organe im Speziellen gerade so wie die Noll'sche Maschine gebaut sein müssten, denn er würde dann — wie Pfeffer [53] bemerkt — auf dem Standpunkte jenes Bauern stehen, der beim ersten Anblick einer Lokomotive darauf wettete, es stecke ein Pferd darin.

2. Veränderung der Reizstimmung.

Ein zweiter Punkt, welcher mir von besonderer Wichtigkeit bei der Erklärung von ontogenetischen Vorgängen durch Richtungsreize

zu sein scheint, besteht in dem Umstand, dass durch mannigfache Anlässe die Reizstimmung der Organismen resp. ihrer Organe verändert werden kann. Diese Anlässe sollen im folgenden etwas eingehender besprochen werden und zwar wollen wir uns zunächst zu der

a) *Veränderung der Reizstimmung in verschiedenen Entwicklungsstadien*

wenden. Als erstes Beispiel mag das Verhalten der Plasmodien von *Aethalium septicum* angeführt werden. Nach Stahl [64] sind dieselben nämlich in ihrer Jugend negativ heliotropisch und positiv hydrotropisch; während sie sich im reifen Zustand, wenn sie sich zur Fruchtbildung anschicken, gerade umgekehrt verhalten.

Auch Strasburger [66] berichtet über eine Veränderung der Reizstimmung mit zunehmendem Alter. Er konnte nämlich an Schwärmersporen konstatieren, dass dieselben in der Jugend auf höhere Lichtintensitäten „gestimmt“ sind, als im Alter. Infolge dessen löst dieselbe Lichtintensität, welche bei denselben Schwärmern in der Jugend anlockend wirkte, im Alter eine negativ phototaktische Bewegung aus.

Ebenso können auch wachsende Organe in verschiedenen Altersstadien auf denselben Reiz in anderer Weise reagieren. So sind z. B. die primären Seitenäste mancher tropischer Bäume (*Agyrodendron amboinense*, *Garuga*-Arten) anfangs transversal-geotropisch; nachdem sie aber 1—3 m vom Hauptstamm fortgewachsen sind, wenden sie sich senkrecht aufwärts, sie werden negativ geotropisch. Die Bäume zeigen infolge dessen einen merkwürdigen Habitus, welchen Haberlandt [20] mit der Bezeichnung „Kandelaberform“ belegt.

Ein anderes Beispiel liefert *Tropaeolum majus*, die spanische Kresse. Nach Sachs krümmt sich nämlich das epicotyle Glied der jungen Pflanze in ausgesprochener Weise positiv heliotropisch, während später dasselbe Axenglied und die darauf folgenden Internodien bei starker Beleuchtung negativen Heliotropismus zeigen, so dass die Pflanzen im Freien dem Boden angepresst werden.

Ein ähnliches Verhalten haben wir oben bei den heteromorphen Stolonen zweiter Ordnung von *Sertularella polyzonias* kennen gelernt. Dieselben entstehen nach den Untersuchungen von Driesch [8] nämlich nicht nur an der Lichtseite, sondern sind auch anfangs positiv heliotropisch und wenden sich erst dann von der Lichtquelle ab, wenn sich ein Stolo dritter Ordnung von ihnen abzweigt hat.

In sehr hohem Grade wird

b) *die Reizstimmung durch äußere Agentien im weitesten Sinne des Wortes beeinflusst.*

a) So übt die Temperatur des umgebenden Mediums nach Strasburger [66] einen Einfluss auf die Reizstimmung der Schwärmersporen aus, denn es gelang ihm nachzuweisen, dass bei Steigerung der

Temperatur negativ phototaktische Schwärmer positiv phototaktisch werden können und umgekehrt. In entgegengesetzter Weise soll nach Loeb [37] die negative Phototaxis von *Polygordius*-Larven und Copepoden durch Erniedrigung der Temperatur in positive umgewandelt werden können. Hatten sich z. B. die eben gefangenen *Polygordius*-Larven bei $16,5^{\circ}$ an der Zimmerseite des Gefäßes angesammelt, so begaben sie sich bei 6° schaarenweise nach der belichteten Seite desselben, sie wurden positiv phototaktisch. In derselben Weise soll es auch gelingen umgekehrt positiv phototaktische Larven in negativ phototaktische durch Temperaturerhöhung zu verwandeln.

Ein Einfluss der Helligkeit des Standortes macht sich nach Strasburger bei der Lichtstimmung der Schwärmsporen bemerkbar. Es zeigte sich nämlich, dass Schwärmer derselben Art von einem intensiv beleuchteten Orte für höhere Lichtintensitäten gestimmt sind, als solche, welche sich an einem dunklen Ort befunden hatten. Das gleiche konnte Verworn [68] bei *Navicula brevis*, einer Diatomee, konstatieren.

Eine Erhöhung der Lichtstimmung kann nach Strasburger's Beobachtungen an Schwärmern auch durch Mangel an Sauerstoff herbeigeführt werden, da sich nämlich in solchen Bedingungen die Algen Lichtintensitäten gegenüber noch positiv phototaktisch verhalten, welche sie bei normaler Sauerstoffzufuhr gemieden hätten.

Wichtig ist eine Angabe Pfeffer's [51 S. 13], nach der man durch Steigerung der Konzentration der umgebenden homogenen Fleischextraktlösung die Reizstimmung von *Spirillum undula* dahin modifizieren kann, dass dieser Organismus in eine Lösung von Asparagin steuert, deren Konzentration zuvor abstoßend wirkte.

Einen Einfluss der Konzentration des umgebenden Mediums auf die Reizstimmung konnte auch Loeb an Larven von *Polygordius* und an Copepoden konstatieren. Wurde nämlich die Konzentration durch Zusatz von NaCl erhöht, so wurden die negativ phototaktischen Tiere positiv phototaktisch, während der umgekehrte eintrat, wenn der Salzgehalt des Meerwassers durch Zusatz von reinem Wasser vermindert wurde. Ein Vergleich dieser Resultate mit den oben erwähnten Loeb'schen Befunden bei Aenderung der Temperatur zeigt also, dass Erhöhung der Konzentration ebenso wirkte wie Temperaturerniedrigung, während die Temperaturerhöhung denselben Erfolg wie Konzentrationserniedrigung hatte.

β) Wir wollen uns nunmehr dazu wenden, die Abhängigkeit der Reizstimmung wachsender Organe von äußeren Faktoren an einigen Beispielen zu demonstrieren¹⁾. Hierbei wollen wir das Wort „äußerer Faktor“ ganz weit fassen und auch jene Fälle dazu rechnen, wo die

1) Vergl. hierzu Pfeffer's Physiologie, II, § 69, S. 336 ff.

Reaktionsfähigkeit eines Organs von der An- oder Abwesenheit eines anderen abhängig ist.

So ist z. B. bekannt, dass sich bei Coniferen nach Abschneiden des Gipfelsprosses ein oder einige Seitenäste negativ geotropisch aufrichten und den Hauptstamm ersetzen. In ähnlicher Weise wird der Transversalgeotropismus eines oder einiger Seitenwurzeln gewisser Keimpflanzen (z. B. der Bohne nach Sachs) in positiven umgewandelt, wenn die Hauptwurzel abgesehritten wird. Durch Abschneiden der oberirdischen Sprosse kann ferner ein Aufwärtswachsen horizontaler Rhizome, wie z. B. bei *Sparganium ramosum* und *Scirpus maritimus* erzielt werden.

Werden Keimpflanzen in Kulturbedingungen, z. B. in feuchter Luft, gezogen, denen sie in der Natur gewöhnlich nicht ausgesetzt sind, so können nach Sachs und Elfving [12] die Hauptwurzeln sich ähnlich wie Seitenwurzeln verhalten und anstatt senkrecht nach abwärts zu wachsen mit der Lotlinie einen größeren oder kleineren Winkel bilden, den sie wieder zu erreichen suchen, wenn sie aus ihrer Lage gebracht werden (vergl. Pfeffer II S. 338).

Interessant ist, dass nach Darwin auch parasitische Pilze im Stande sind, die Reizstimmung wachsender Organe zu verändern.

Wohl am meisten haben jene Veränderungen der Reaktionsfähigkeit, welche durch das Licht hervorgerufen werden, die Augen der Forscher auf sich gelenkt, obwohl sie sich in ihrem Charakter von den vorstehenden Beispielen in keiner Weise unterscheiden. Es ist Stahl [65] gewesen, welcher die Veränderung der Reizstimmung von Organen durch das Licht zuerst nachwies und zwar an den Rhizomen von *Adoxa moschatellina*, *Circaea lutetiana* und *Trientalis europaea* und den Nebenwurzeln verschiedener Pflanzen, deren Transversalgeotropismus durch den Lichteinfluss in positiven Geotropismus verwandelt werden konnte. Fassen wir diese Thatsachen im Sinne Noll's auf, so kann man sagen, dass durch das Licht die für den Schwerkraftreiz empfängliche Struktur verändert wird. Die Umstimmung der reizbaren Organe durch die anderen Anstöße, welche vorher zur Sprache kamen, sind natürlich in demselben Sinne aufzufassen¹⁾.

1) Gestützt auf die Stahl'schen Befunde und einige andere ähnliche Beobachtungen hat sich Noll [46] veranlasst gesehen, zwei verschiedene Arten von Reizvorgängen zu unterscheiden. Bei der sogenannten „isogenen Induktion“ genügt eine Reizursache zur Einleitung der vollen Reizwirkung, während bei der heterogenen Induktion sich zwei Reizursachen an der Wirkung beteiligen. Ein Beispiel für den ersten Fall bieten nach ihm die sogenannten autonetytropsen Pflanzen, ein solches für den zweiten die erwähnten Stahl'schen Befunde. Gegen diese Auffassung wendet sich Pfeffer [53] mit folgenden Worten: „Die Induktion durch den Reiz der Temperatur ist u. a. in jedem Organismus notwendig im Spiele (denn ohne zureichende Herstellung der Temperatur tritt Starre ein) und diese Erwägung allein genügt, um zu erkennen,

Etwas schwieriger ist die Beurteilung der Sachlage bei dem Verdrängen eines Reizes durch einen anderen, wie es sich z. B. an den stark positiv und negativ geotropischen Sprossen und Wurzeln der Keimpflanzen zu erkennen gibt.

Kultiviert man dieselben nämlich bei einseitiger Beleuchtung, so stellen sich Spross und Wurzel in entgegengesetzter Richtung genau in Richtung der Strahlen ein, so dass es den Anschein hat, als hätten sie ihre geotropische Reizbarkeit ganz verloren. Ja, Noll hat nachgewiesen, dass diese genaue Einstellung in Richtung der Strahlen auch dann eintritt, wenn die geotropischen Krümmungen der Keimpflanzen bei Ausschluss von Licht größer waren, als in derselben Zeit die heliotropischen bei Ausschluss der Schwerkraft. Man könnte also hiernach denken, dass die geotropische Reizbarkeit durch einseitige Beleuchtung vernichtet werde, aber vollkommen sicher ist diese Annahme nicht, da nach Noll's eigenen Angaben die Keimpflanzen, welche der Wirkung der Schwerkraft entzogen waren, ein wenig früher die heliotropische Ruhelage erreichten, als diejenigen, auf welche die Schwerkraft zugleich mit einwirkte. Hiernach wäre es also möglich, dass die geotropische Reizbarkeit bei einseitiger Beleuchtung fortbesteht, aber nicht zur Geltung kommen kann.

Um Verdrängung eines Reizes durch einen anderen handelt es sich auch bei den hydrotropischen und aërotropischen Krümmungsbewegungen der Wurzeln; doch ist hier nicht sicher festgestellt, ob sich bei dem Zustandekommen der Ruhelagen der Geotropismus nicht doch in einem gewissen Grade beteiligt.

c) Ueber den Einfluss der Reizstärke auf die Reizstimmung und über das Weber'sche Gesetz.

a) Bei der Besprechung der einseitigen Wirkung von Licht und von chemischen Stoffen auf die Bewegungs- und Wachstumsrichtung

dass an den Reizerfolgen stets verschieden geartete Reizursachen beteiligt sind, d. h. dass die von Noll aufgestellten Bedingungen der heterogenen Induktion allgemein sind, dass es isogene Reizungen im Sinne von Noll überhaupt nicht gibt⁴. Ich neigte anfangs der Meinung zu, dass dieser Einwand berechtigt sei, wurde jedoch später durch ein Gespräch mit meinem Freunde H. Driesch zu der Ueberzeugung geführt, dass Pfeffer doch im Unrecht ist. Wenn nämlich für die Reizbarkeit eine bestimmte Temperatur erforderlich ist, so repräsentiert die letztere in diesem Falle eine ganz allgemeine Bedingung für die Reizbarkeit überhaupt, während im Stahl'schen Falle das Licht die Bedingung für eine spezifische Art derselben liefert. Die Noll'sche Einteilung ist deshalb vollkommen begründet; nur ist es besser, sie folgendermaßen zu definieren: „Nach Erfüllung der allgemeinen Bedingungen, welche die Irritabilität überhaupt erst ermöglichen, genügt bei der sogenannten isogenen Induktion eine Reizursache zur Einleitung der vollen Reizwirkung, während bei der heterogenen Induktion sich zwei Reizursachen an der Wirkung beteiligen“.

der Organismen und ihrer Organe haben wir kennen gelernt, dass die Reizstärke von großer Bedeutung für die Reaktionsweise ist. Dieses Abhängigkeitsverhältnis ist am genauesten von Pfeffer in seinen bekannten Arbeiten über Chemotropismus [50 u. 51] untersucht worden. Den geringsten Prozentsatz eines Stoffes, der gerade noch zur Hervorbringung einer Reizreaktion genügt, nennt er im Anschluss an Fechner „Reizschwelle“. Haben wir ein anlockendes Reizmittel vor uns, so nimmt bei Steigerung der Konzentration die Reizwirkung zu bis zu einem Momente, dem Optimum, der Reizhöhe, wo die stärkste Anlockung hervorgerufen wird; wird nun die Konzentration noch mehr erhöht, so nimmt die anlockende Wirkung wieder ab, es wird schließlich ein Punkt erreicht, wo sie sich gerade noch zeigt (Maximum), und wird jetzt das Reizmittel den Organismen in noch höherer Konzentration dargeboten, so wird entweder der Reizeffekt umgekehrt, die positive Chemotaxis wird in negative verwandelt, oder es tritt überhaupt keine Reaktion mehr ein. Für die Samenfäden der Farne ist die Reizschwelle nach Pfeffer erreicht, wenn die Flüssigkeit in den Kapillaren 0,001% apfelsaures Natrium enthält, während eine Lösung von 5% bereits eine merkliche Abstoßung verursacht.

In derselben Weise wie die Konzentration des Reizmittels ist nach den Untersuchungen Strasburger's [66] auch die Lichtintensität für die Reaktionsweise der Flagellaten und Schwärmsporen maßgebend. Schwächere Lichtintensitäten wirken positiv, starke negativ phototaktisch. Eine genaue Bestimmung der Reizschwelle und des Intensitätsgrades, bei dem die positive Phototaxis in negative umschlägt, ist noch für keine Flagellaten- oder Schwärmerart festgestellt worden. Strasburger bezeichnet die Eigenschaft der freibeweglichen Organismen, sich bestimmten Lichtintensitäten gegenüber positiv oder negativ phototaktisch oder auch indifferent zu verhalten, als Photometrie.

Auch bei wachsenden Organen kann sich der Einfluss der Reizstärke auf die Reizstimmung bemerkbar machen. So sind z. B. die Wurzeln höheren Sauerstoffspannungen gegenüber negativ, der atmosphärischen Luft gegenüber jedoch positiv aërotropisch.

Obgleich N. J. C. Müller bereits vor 20 Jahren die Ansicht vertrat, dass alle Pflanzen je nach der Lichtintensität positive oder negative Krümmungen ausführen können, und obgleich in neuester Zeit Oltmanns [48] zu derselben Anschauung gelangt ist, so ist doch bis jetzt nur in wenigen Fällen die Abhängigkeit der Reaktionsweise der heliotropischen Pflanzenteile von der Lichtintensität experimentell nachgewiesen worden. Zu den wenigen Beispielen gehört nach Wiesner [71] das Verhalten der Ranken von *Vitis* und *Ampelopsis*, welche sich bei einseitigem schwachen Licht der Lichtquelle zu, bei stärkerer Intensität dagegen davon wegwenden. Bei *Tropaeolum majus* scheint die Sache nach Sachs' [60] Angaben ähnlich zu liegen. Bei schwachem

Licht im Herbst kultivierte Pflanzen erweisen sich nämlich positiv heliotropisch, während dieselben Pflanzen — wie wir oben sahen — bei intensiver Beleuchtung sich vom Lichte abwenden. Als typisch positiv heliotropisch galten bis jetzt immer die Sporangienträger von *Phycomyces nitens*, einem Schimmelpilz. Oltmanns gelang es jedoch, neuerdings nachzuweisen, dass sich auch diese Organe je nach der Lichtintensität positiv oder negativ heliotropisch verhalten. Zu demselben Ergebnis führten endlich noch die Versuche mit Keimpflanzen von *Lepidium*, der Kresse, welche für sehr hohe Lichtintensitäten abgestimmt sind.

β) Das Weber'sche Gesetz. Wir sahen oben, dass für die Samenfäden der Farne die Reizschwelle dann erreicht ist, wenn die Flüssigkeit in den Kapillaren 0,001% apfelsaures Natrium enthält. Wie stark muss nun aber die Lösung sein, um eine merkliche Anlockung der Samenfäden hervorzurufen, wenn dieselben sich vor dem Versuch bereits in einer 0,001prozentigen Lösung von apfelsaurem Natrium befanden? Die Experimente lehren nun, dass nicht etwa eine Steigerung der Konzentration in der Kapillare um 0,001% also auf 0,002% genügt, sondern dass die Konzentration in derselben 30mal so stark sein muss als die der Außenflüssigkeit. Wir sehen daraus, dass die Empfindlichkeit der Samenfäden gegen das apfelsaure Salz durch einen Aufenthalt in einer verdünnten Lösung desselben geschwächt worden ist.

Befinden sich die Samenfäden in einer Lösung von 0,01%, so muss die Kapillarflüssigkeit jetzt 0,3% apfelsaures Natrium und bei einem Gehalt der Außenflüssigkeit von 0,05% 1,5% enthalten, um eine Anlockung hervorzurufen. Das Ergebnis dieser Befunde lässt sich in die Worte zusammenfassen, dass der Reizzuwachs zu der bereits vorhandenen Reizgröße stets in demselben Verhältnis stehen muss, wenn man eine merkliche Reaktion erhalten will. In unserem Falle musste die Lösung immer 30mal¹⁾ so stark sein, als die Außenflüssigkeit; beträgt also z. B. der Gehalt der Letzteren an apfelsaurem Natrium $x\%$, so müsste der Reizzuwachs $29x\%$ betragen, d. h. die Kapillarflüssigkeit müsste $30x\%$ apfelsaures Natrium enthalten, um die Samenfäden anlocken zu können.

Das Gesetz, welches wir im Vorstehenden kennen gelernt haben, ist in der physiologischen Psychologie als das Weber'sche Gesetz bekannt und hat hier bei den Sinneswahrnehmungen des Menschen Geltung. Bei den Samenfäden der Farne hat es Pfeffer [50] in seinen bekannten Untersuchungen über die lokomotorischen Richtungs-

1) Diese Zahl ist natürlich nur annähernd richtig; sie hat nur für die von Pfeffer untersuchten Samenfäden und auch hier nur im Großen und Ganzen Geltung, da ja auch individuelle Abweichungen in der Reizstimmung vorkommen können.

bewegungen durch chemische Reize festgestellt. Ein näheres Eingehen auf dieses Gesetz und auf die Erweiterung, welche es durch Fechner erfahren hat, würde zu weit führen; wir verweisen deshalb auf Pfeffer [49 S. 400 ff.] und auf die Lehrbücher der physiologischen Psychologie.

Erwähnt sei nur noch, dass das Weber'sche Gesetz — wie Pfeffer [53] mitteilt — von Massart bei den heliotropischen Bewegungen und von Miyoshi bei den chemotropischen Krümmungen der Pilzfäden nachgewiesen wurde.

3. Ueber die räumliche Trennung von Perzeptions- und Aktionszone.

In seinen Untersuchungen über „das Bewegungsvermögen der Pflanzen“ suchte Darwin [4] durch Experimente an den Keimwurzeln verschiedener Pflanzen festzustellen, dass die Empfindlichkeit für den Reiz der Schwerkraft auf die Wurzelspitze beschränkt sei. Schnitt er nämlich die letztere auf 1—1,5 mm ab oder tötete er sie mittels einer ätzenden Substanz, so führten die horizontal auf nasses Erdreich gelegten Wurzeln keine positiv geotropischen Krümmungen aus.

Lassen wir nun ganz außer Acht, dass Darwin vereinzelt auch eine gewisse geotropische Krümmung beobachten konnte, so ist zu betonen, dass die Versuchsergebnisse absolut nicht sicher beweisen, dass in der That die Wurzelspitze ausschließlich der empfindliche Teil sei; denn es ist darauf hinzuweisen, dass Verletzungen eine Veränderung der Reizbarkeit herbeiführen können, wie wir das ja oben gesehen haben. Es ist deshalb sehr wohl möglich, dass durch das Dekapitieren zugleich die Empfindlichkeit der Zone, in welcher die geotropische Krümmung auftritt, zerstört wird. Eine Beobachtung, welche diesen Einwand vollständig rechtfertigt, machte neuerdings Rothert [55]. Er sah nämlich, dass sich die scheidenförmigen Kotyledonen des Hafers nicht mehr heliotropisch krümmen, wenn ihnen die Spitze abgeschnitten wird, während bei Anwesenheit aber Verdunkelung derselben eine Krümmung eintrat. Die Thatsache, dass Wurzeln, welche vor der Dekapitation 1—1½ Stunden horizontal dagelegen hatten, nachträglich eine geotropische Abwärtskrümmung erfuhren, beweist auch nur, dass die Spitze für das Zustandekommen der Krümmung überflüssig, nicht aber, dass sie der einzig empfindliche Teil für den Schwerkraftreiz ist.

Wollen wir also vorsichtig sein, so schließen wir aus den Dekapitationsversuchen nur, dass bei Abwesenheit der Spitze die geotropische Reizbarkeit der Wurzel alteriert oder ganz aufgehoben wird, wofür übrigens auch die Versuche von Detlefsen [5] sprechen. Die wirkliche Entscheidung, ob diese Alteration der Reizbarkeit in der That davon kommt, dass die Wurzelspitze ausschließlich oder doch wenigstens in höherem Maße als die von ihr entfernten Teile für den

Schwerkraftreiz empfindlich ist, bleibt erneuten Forschungen vorbehalten.

An den orthotropen Sprossen ist sicherlich die Reizempfindung nicht ausschließlich auf die Sprossspitze beschränkt, denn Stücke von wachsenden Sprossachsen, denen man nicht nur den Vegetationspunkt, sondern den ganzen Zipfelteil weggenommen hat, sind im Stande, kräftige geotropische Krümmungen zu machen und selbst dünne Lamellen, welche man durch zwei Längsschnitte aus solchen entgipfelten Sprossteilen herstellt, sind noch geotropisch reizbar. Natürlich ist damit nicht gesagt, dass die Empfindlichkeit der Spitzenregion in manchen Fällen nicht größer sein kann, als die der entfernten Sprosssteile. So hat z. B. Rothert für die Haferkotyledonen nachgewiesen, dass hier die Spitzenregion weit empfindlicher gegen den Schwerkraftreiz ist als die tieferen Regionen.

Auch für die hydrotropischen Krümmungen suchte Darwin [4] nachzuweisen, dass die Wurzelspitze allein für die Feuchtigkeitsdifferenzen empfindlich sei, aber seine Untersuchungen sind auch hier ungenügend. Den einwandfreisten Beweis für die eventuelle Richtigkeit der Darwin'schen Vermutung hat meiner Ansicht nach Pfeffer [53] geliefert, und zwar dadurch, dass er die hydrotropische Krümmung verhinderte, indem er nur die Wurzelspitze in Wasser tauchte oder mit einem nassen Papierkämpchen verhüllte und so die Empfindung einer psychometrischen Differenz von ihrer Seite ausschloss. Der Versuch von Molisch [44], welcher eine Krümmung eintreten sah, wenn nur die Spitze der Feuchtigkeitsdifferenz ausgesetzt war, ist für die Lokalisierung der Empfindlichkeit nicht beweisend.

Was die aërotropischen und thermotropischen Krümmungen der Wurzeln betrifft, so konnten hier Molisch [45] und Wortmann [73] eine Beschränkung der Empfindlichkeit auf die Wurzelspitze nicht nachweisen.

Bei den heliotropischen Krümmungen der Wurzeln hat in neuester Zeit Kohl [31] die Lokalisierung der Perzeptionsfähigkeit auf der Spitzenregion wahrscheinlich gemacht. Von 12 Keimwurzeln von *Vicia faba*, deren Spitze durch ein geschwärztes Hollunderkämpchen verhüllt worden war, wuchsen bei einseitiger Beleuchtung und Ausschluss der Schwerkraft 9 gerade aus, eine krümmte sich schwach negativ heliotropisch und 2 führten unregelmäßige Nutationen aus. Bei den Kontrollversuchen erwiesen sich die Wurzeln als negativ heliotropisch; von 12 Keimwurzeln zeigten 10 nach kurzer Zeit deutliche Krümmungen, und die beiden anderen mussten unberücksichtigt bleiben, da sie unregelmäßig nutiert hatten.

Ueber die verschiedene Empfindlichkeit der oberirdischen Organe dem Lichtreiz gegenüber hat Rothert [55] im Jahre 1892

namentlich an Gräsern, aber auch an Dikotyledonen ausgedehnte Untersuchungen angestellt.

Es ist unmöglich auf sämtliche Resultate dieser inhaltreichen Arbeit hier näher einzugehen, nur einige Punkte können vielmehr kurze Erwähnung finden. So wurde zunächst festgestellt, dass bei manchen Gräserkeimlingen die Empfindlichkeit an der Spitze des scheidenförmigen Kotyledons, wo auch die heliotropische Krümmung beginnt, größer ist als in den weiter basalwärts gelegenen Partien. Sodann konnte bei gewissen Gräsern, den Paniceen, eine ausgeprägte Trennung von Perzeptions- und Aktionszone nachgewiesen werden, indem hier nur der Kotyledon — auch wenn er bereits sein Wachstum eingestellt hatte — reizempfindend war; und endlich wurde gezeigt, dass eine Fortleitung des Reizes auf entfernte Pflanzenteile zum vollständigen Zustandekommen der Krümmung sogar in den Fällen nötig ist, wo zwar keine vollständige Trennung von Empfindungs- und Krümmungszone vorhanden, aber eine erhöhte Empfindlichkeit in der Spitzenregion nachweisbar ist. Wird nämlich letztere durch eine aufgesetzte Stanniolkappe dem Lichtreiz entzogen, so ist bei der definitiven Ruhelage die Abweichung von der vertikalen nicht so groß als dann, wenn die Pflanze in ihrer ganzen Länge beleuchtet worden wäre.

Aus allen unsren bisherigen Erörterungen geht also hervor, dass eine mehr oder weniger ausgeprägte Trennung von Perzeptions- und Aktionszone und eine hierbei notwendige Reizleitung auf entfernte Pflanzenteile zwar nicht immer, aber doch hier und da zu konstatieren ist.

Eine Fortleitung des Reizes ist übrigens bei der Mimose, den Ranken und in vielen anderen Fällen längst bekannt, und es ist interessant, dass sich die Drüsenhaare der *Drosera* nach denjenigen Haaren hinkrümmen, von denen ihnen der Reiz übermittelt wird [Pfeffer 49 S. 246 u. 330]. Die Richtung, in welcher sich der Reiz ausbreitet, ist hier also zugleich für die Krümmungsrichtung jener Haare maßgebend, auf welche der Reiz übertragen wird. Die erwähnten Drüsenhaare liefern auch ein sehr gutes Beispiel für eine scharfe Trennung von Perzeptions- und Aktionszone, indem hier nur das Drüsenköpfchen den Reiz empfängt, der basale Teil dagegen die Krümmung ausführt.

Von Wichtigkeit ist es schließlich noch, zu betonen, dass auch in Fällen von tropischen Krümmungen, wo keine deutliche Trennung der beiden Zonen zu konstatieren ist, und selbst in einzelligen Organismen, welche keine differenten Einrichtungen für die Fortbewegung und für die Reizperzeption erkennen lassen, aber trotzdem durch äußere Faktoren in ihrer Bewegungsrichtung beeinflusst werden, eine solche Trennung doch vorhanden sein muss; denn es ist zur Reizempfindung

offenbar eine andere Vorrichtung notwendig als zur Ausführung der Reizreaktion¹⁾).

„Für die Aufnahme des Reizes — sagt Noll [46 S. 15] — ist eine andere Organisation, ein anderer Apparat innerhalb des Plasmas thätig, als für die Ausführung der Wirkung, mit anderen Worten: Rezeption und Reaktion beruhen auf ganz verschiedenartigen Grundeigenschaften der Substanz“.

4. Ueber die Zeit der „latenten Reizung“ und über die Reiznachwirkungen.

Zwischen dem Zeitpunkt der Reizempfindung und der Reaktion verstreicht stets eine kürzere oder längere Zeit, die Zeit der „latenten Reizung“, welche spezifisch und individuell sehr differente Werte aufweist. So beginnt z. B. die heliotropische Krümmung der Kotyledonen von *Phalaris canariensis* nach 4—13 Minuten langer einseitiger Beleuchtung.

Eine Folge der latenten Reizung ist es nun, dass Organe auch dann noch Reizkrümmungen erfahren können, wenn sie kurz vor einer sichtbaren Reaktion der Reizwirkung entzogen werden. Beispiele für derartige „Nachwirkungen“ sind nicht selten. Beleuchten wir z. B. den Keimstengel von *Phaseolus multiflorus* eine Stunde lang mit einer Gasflamme und bringen die Pflanze dann in einen dunklen Raum, so ist nach 2 Stunden eine deutliche heliotropische Krümmung, wie Wiesner [71] berichtet, sichtbar.

An wagerecht gelegten Stengeln konnte Sachs [60] geotropische Nachwirkungen wahrnehmen und auch an Wurzeln lassen sich solche nachweisen. Selbstverständlich tritt die Nachwirkung nur dann ein, wenn das betreffende Organ bereits eine bestimmte Zeit dem Einfluss der richtenden Kraft ausgesetzt war. Kohl [31] hat neuerdings ermittelt, dass die Keimstengel von *Pisum sativum* mindestens 10 bis 15 Minuten wagrecht liegen müssen, damit an ihnen eine geotropische Nachwirkung am Klinostaten konstatiert werden kann.

5. Zur Mechanik der Reizreaktionen.

a) Das Zustandekommen der lokomotorischen Bewegungen.

Unsere Kenntnisse von der Reaktionskette oder Reizungskette d. h. der Kette von Ursachen und Wirkungen, welche zwischen Reizempfang und Reizreaktion liegen, sind bis jetzt gleich Null. Es wurde bereits oben erwähnt, dass Jensen [27] die Geotaxis der Paramaecien und Euglenen durch die Annahme zu erklären versucht, dass sich die betreffenden Protisten in der Richtung des zu- oder abnehmenden

1) Es sei hierbei daran erinnert, dass bei *Euglena viridis* das farblose Protoplasma des Vorderendes vor dem Pigmentfleck am lichtempfindlichsten ist, die Geißel selbst dagegen nicht auf den Lichtreiz reagiert (Engelmann [16]).

hydrostatischen Druckes bewegen. Bei der Richtigkeit dieser Auffassung würde es sich also in den betreffenden Fällen um gar keinen Reiz der Schwerkraft, sondern um einen solchen größeren oder geringeren Druckes handeln. Ueber das Zustandekommen der Bewegungsrichtung äußert sich Jensen in der Weise, dass bei den negativ geotropischen Protisten die Flimmer- oder Geißelbewegung durch den höheren Druck angeregt wird, während sich die positiv geotropischen gerade umgekehrt verhalten würden. Befindet sich infolge dessen ein Protist der ersten Kategorie in einer Wassersäule in horizontaler Lage, so würde die nach unten gekehrte Fläche stärker erregt werden, die Wimpern würden hier energischer schlagen und infolge dessen eine Aufwärtsdrehung des Körpers bewirken. Hat die Längsaxe die Lothrichtung erreicht, so würden die symmetrischen Punkte des Tieres nunmehr gleichmäßig gereizt und eine geradlinige Bewegung würde hieraus resultieren. *Mutatis mutandis* haben Loeb [37] und Verworn [67] ähnliche Betrachtungsweisen für das Zustandekommen der phototaktischen und der galvanotaktischen Richtungsbewegungen angewandt. Ihre Richtigkeit ist nicht zu bestreiten, da sie einfach aussagen, dass die Richtungsbewegungen durch bestimmte Erregung der Bewegungsorgane zu stande kommt, was selbstverständlich ist. Das eigentliche Problem beginnt erst bei der Frage, auf welchem Wege der einseitig wirkende Reiz eine lokale Erregung der Bewegungsapparate auszulösen vermag. Hierüber haben wir zur Zeit nicht die geringste Vorstellung, die weitere Analyse des Problems bleibt also der Zukunft überlassen¹⁾.

β) *Das Zustandekommen der tropischen Krümmungen.*

Etwas tiefer eingedrungen ist man in den Mechanismus der Reizkrümmungen pflanzlicher Organe. Es ist nicht möglich, die verschiedenen älteren Ansichten von Wiesner, de Vries und Sachs näher zu berücksichtigen; wir wollen vielmehr nur die Theorie von Wortmann und die neuesten Ansichten von Kohl einer etwas eingehenderen Besprechung unterziehen.

Im Jahre 1884 wies Kohl an den einzelligen Fruchträgern von *Phycomyces* nach, dass sich in denselben bei geo-, helio- und hydrotropischen Erscheinungen das Protoplasma auf der konkaven Seite in

1) In der Behauptung Verworn's [69], dass „die bisher so rätselhafte Erscheinung des Chemotropismus auf ihrer niedrigsten Stufe nichts weiter ist als der unmittelbare Ausdruck chemischer Affinität“, ist selbstverständlich weiter nichts als ein Umschreiben der Thatsachen mit Worten zu sehen. In derselben Weise ist die „einfache physikalische Betrachtung“ zu beurteilen, mittels welcher auf S. 41 plausibel gemacht werden soll, wie die chemische Affinität der Protoplasmateilchen zum Sauerstoff die Oberflächenspannung vermindern kann.

größeren Mengen ansammelt als auf der konvexen. Diese Thatsache wurde 1887 von Wortmann bestätigt und zu einer Theorie der Reizbewegung pflanzlicher Organe benutzt [72].

Durch die Protoplasmaansammlung soll nämlich eine Verdickung der Membran an der Konkavseite und damit eine geringere Dehnbarkeit derselben herbeigeführt werden. Der osmotische Druck in der Zelle wird infolge dessen die dünnere Membran auf der Konvexseite mehr dehnen als die dickere auf der Konkavseite und hieraus würde die Reizkrümmung resultieren. Das Primäre bei diesem Vorgang wäre also das Wandern des Protoplasmas an die später konkav werdende Seite.

Wortmann übertrug nun diese Betrachtung von den einzelligen Organen auf die vielzelligen. Auch hier sollte das Protoplasma durch die Kienitz-Gerloff'schen Stränge wenigstens zum Teil in die Zellen der späteren Konkavseite wandern; die Zellen dieser Seite sollten durch die Thätigkeit der größeren Plasmamenge eine größere Dicke und geringere Dehnbarkeit erhalten, durch den überall gleichen Turgor würden infolge dessen die letzteren weniger gedehnt werden als die der späteren Konvexseite, und eine Aenderung der Wachstumsrichtung des Organs würde die Folge sein.

Standen dieser Theorie zwar gleich von Anfang an Beobachtungen gegenüber, nach denen der Turgor auf der Konvex- und Konkavseite nicht gleich sein sollte, so ist doch nicht zu leugnen, dass sie wegen der Einfachheit, mit welcher sie die Reizkrümmungen der ein- und vielzelligen Organe erklärte, und mit den Richtungsbewegungen der freibeweglichen Protisten in Beziehung setzte, plausibel erscheinen musste.

Nun zeigten aber Noll und Haberlandt an verschiedenen Objekten, dass sich vor der Krümmung eine Ansammlung des Protoplasmas nicht nachweisen lasse und Elfving konnte an künstlich gekrümmten Sporangienträgern etc. nachweisen, dass die Protoplasmawanderung eine Folge der Krümmung und nicht ihre Ursache sei, da sich bei den künstlich gekrümmten Organen bei Ausschluss richtender Kräfte eine Ausammlung an der konkaven Seite einstellte.

Wortmann sah sich nach diesem Nachweis genötigt, die Erklärung der Reizkrümmung durch Protoplasmawanderung bei den einzelligen Organen aufzugeben [74], aber trotzdem hielt er seine Theorie noch bei den vielzelligen Organen aufrecht (1889).

In neuester Zeit hat nun Kohl [31] an der Hand sorgfältiger Untersuchungen die Wortmann'sche Theorie einer scharfen Kritik unterzogen. Nach ihm sollen sämtliche Punkte, auf welche Wortmann seine Theorie aufbaut, unhaltbar sein, da eine Wanderung des Protoplasmas nach der Konkavseite nicht nachweisbar, eine absolute Dickenzunahme der Zellmembranen an derselben Seite in den ersten

Stadien der Krümmung nicht vorhanden, und der Turgor endlich auf den gegenüberliegenden Seiten nicht gleich, sondern auf der Konkavseite höher sei als auf der Konvexseite.

In letzterer Hinsicht konnte Kohl die Angaben von G. Kraus bestätigen, der bereits 1882 zu demselben Resultate gekommen und damit die Ansicht von Wiesner und de Vries erschüttert hatte, dass der Turgor auf der Konvexseite gesteigert sei. Es fragt sich nun, wie trotz der Turgorsteigerung auf der Konkavseite eine Krümmung zu Stande kommen kann, da die betreffende Seite doch eine Verkürzung erfahren muss. Kohl weist zur Ueberwindung dieser Schwierigkeit auf seine Beobachtungen hin, nach denen die Rindenparenchymzellen der Konkavseite kürzer, aber weiter als die der gegenüberliegenden Seite sind.

Auf diese Thatsachen gestützt fasst er den Krümmungsvorgang eines negativ geotropischen Stengels in folgender Weise auf: „Durch den Schwerkraftreiz wird die Menge osmotisch wirkender Stoffe in den oben gelegenen Rindenparenchymzellen des horizontal liegenden Stengels vergrößert und damit der Turgor daselbst erhöht. Da nun die Membranen in Rede stehender Zellen infolge der gegenseitigen Verwachsung in der Längsrichtung weniger dehnbar sind als in der Querrichtung, so ruft der gesteigerte Turgor Tonnenumformung und Verkürzung dieser Zellen hervor, durch welche Kontraktion auf die Zellen der Konvexseite ein Longitudinalzug ausgeübt wird. Dieser führt passive Verlängerung der Konvexzellen herbei; die Aufwärtskrümmung der Stengelspitze ist die Folge.“

Während also nach der Wiesner-de Vries'schen Annahme in den Zellen der Konvexseite sich der aktive Vorgang abgespielt haben würde, ist es nach der Kohl'schen Ansicht umgekehrt; die Zellen der Konkavseite erleiden eine Veränderung ihres osmotischen Druckes, werden durch denselben kürzer und breiter und bewirken dadurch eine passive Dehnung der andern Seite.

Von den übrigen Resultaten der Kohl'schen Arbeit sollen noch folgende wichtige Punkte hervorgehoben werden:

Es wurde allgemein gesagt, dass z. B. die positiv geotropische Krümmung einer Wurzel dadurch zu Stande kommt, dass die Oberseite stärker als die Unterseite wächst. Dies ist zum mindesten nicht ganz zutreffend. „Die Reizkrümmung ist zunächst nur eine Gewebespannungserscheinung“, welche durch Plasmolyse wieder aufgehoben werden kann. Das Membranwachstum kommt erst sekundär hinzu, kann aber selbstverständlich schon während des Krümmungsprozesses seinen Anfang nehmen.

Eine zweite Frage, deren Klärung durch Kohl's Untersuchungen herbeigeführt worden ist, betrifft die Beziehung zwischen Wachstums- und Krümmungszone. Er konnte nämlich feststellen, „dass die Krüm-

mungszone da anhebt, wo das Wachstumsmaximum des Stengels sich befindet, sich aber sofort nach der Stengelbasis hin verschiebt, um diese Wanderung fortzusetzen bis zur Querzone, in der das Wachstum eben im Erlöschen begriffen ist.“ Ja, die Krümmung kann sich auf Stengelpartien erstrecken, in denen ein Zuwachs überhaupt nicht mehr zu konstatieren ist. Hierzu sei bemerkt, dass Rotherth [55] an den scheidenförmigen Kotyledonen der Gräser feststellte, dass daselbst die Krümmung in der empfindlichsten Spitzenregion beginnt, welche nicht mit dem Wachstumsmaximum zusammenfällt, und von da allmählich nach den basalen Teilen hinabwandert. Hiernach würde also der Anfang der Krümmung nicht immer mit der Zone des größten Wachstums zusammenzufallen brauchen.

Die Zone, an welcher eine Reizkrümmung überhaupt möglich ist, ist nach Kohl am Stengel nach oben hin dadurch bestimmt, dass der Turgor oberhalb der Zone des Wachstumsmaximums bald so klein, die Dehnbarkeit dagegen so groß wird, dass keine Verkürzung der Zellen mittels erhöhten Turgors zu Stande kommen kann; nach unten hin würde die Grenze dagegen da liegen, wo die Dehnbarkeit der Membran gleich Null ist. Die unterhalb dieser Grenze gelegenen Partien des Sprosses — für die Wurzeln würde natürlich *mutatis mutandis* dasselbe gelten — behalten demnach dieselbe Lage bei, welche sie vor der Einwirkung des Reizes innehatten.

Schließlich sei noch bemerkt, dass Kohl seine Untersuchungen an geotropisch gekrümmten Organen angestellt hat, dass er aber *mutatis mutandis* seine Theorie auch bei den übrigen Reizkrümmungen für richtig hält. Die Aenderung der Wachstumsrichtung der Organe durch Reize wäre demnach bei allen Reizkrümmungen auf eine Steigerung der osmotisch wirkenden Substanzen und somit des Turgors in den Zellen der späteren Konkavseite zurückgeführt worden. Es würde sich also nunmehr darum handeln, das Zustandekommen dieser einseitigen Turgorerhöhung näher zu erforschen.

6. Ueber die Zweckmäßigkeit der Reizreaktionen.

a) Ueber die Zweckmäßigkeit des Zustandekommens der Reizkrümmungen.

Es ist von verschiedenen Forschern darauf hingewiesen worden, dass sich die Reizkrümmungen immer auf dem kürzesten Wege vollziehen, ein Verhalten, dessen Zweckmäßigkeit offenbar ist. Als ein besonders gutes Beispiel hierfür mögen die bilateralen Aeste der Tannen und Erlen genannt sein. Bringt man einen solchen Spross in eine abnorme Lage, so kehrt er stets auf dem kürzesten Wege in seine natürliche Lage zurück und zwar immer so, dass seine morphologische Oberseite nach oben zu liegen kommt (Frank [18]). Man kann sich

hiervon leicht überzeugen, wenn man den Anfangs horizontalen Ast um 90° nach oben oder unten dreht.

Hätten wir einen vollkommenen Einblick in den Mechanismus der durch Reize ausgelösten Richtungsbewegungen, so würden wir sicherlich alle diese Einrichtungen für höchst zweckmäßig halten, d. h. wir würden sie mit den in den Organismen vorhandenen Mitteln nicht zweckentsprechender herstellen können.

β) Die Zweckmäßigkeit der Reizwirkungen.

Es braucht kaum besonders betont zu werden, wie zweckentsprechend die Reaktionen der Organismen und ihrer Organe äußeren Reizen gegenüber sind. Die Wurzeln sind positiv geotropisch, weil sie die Aufgabe haben, der Pflanze Wasser und anorganische Salze zuzuführen; sind sie aber einseitiger Feuchtigkeit ausgesetzt, so wachsen sie nach dem feuchten Orte hin, ihr Geotropismus ist verschwunden. Einseitige Sauerstoffzufuhr hat denselben Effekt. — Ähnliche Betrachtungen ließen sich bei den oberirdischen Organen und auch bei den Richtungsbewegungen frei beweglicher Organismen anstellen. Man denke z. B. an das zweckmäßige Verhalten der Plasmodien von *Aethalium septicum*.

Viele Beispiele anzuführen ist hier vollkommen überflüssig, die Thatsache ist so augenfällig, dass man getrost den Satz aufstellen kann: die Organismen reagieren auf äußere Reize in den allermeisten Fällen so, wie es bei den gerade bestehenden Bedingungen für sie am zweckmäßigsten ist.

Es muss jedoch betont werden, dass dieser Satz — wie ja auch im Wortlaut angedeutet ist — keine durchgreifende Giltigkeit hat; so sei z. B. daran erinnert, dass nach Pfeffer [51] *Bacterium termo*, *Spirillum nudula* und *bodo* in Kapillaren hineinsteuern, welche neben 0,019% KCl 0,05 oder 0,01% Quecksilberchlorid enthalten, obwohl sie sich unfehlbar in den Tod begeben. Ebenso schwärmen nach den Angaben dieses Forschers die Samenfäden der Farne in eine Kapillare hinein, welche 0,01% Apfelsäure und 0,01% HgCl enthält. Ein ähnliches Verhalten zeigten bei den galvanotaktischen Versuchen Verworn's die Paramaecien, wenn Kupferelektroden zur Verwendung kamen. Um die letzteren bildet sich nämlich allmählich ein Hof von Zersetzungsprodukten, welche auf die Infusorien giftig wirken. Trotz alledem schwimmen dieselben ohne Zögern auf die Kathode zu, wo sie von den giftigen Substanzen getötet werden (S. 119) [68].

(Fortsetzung folgt.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Herbst Curt

Artikel/Article: [Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. I. 727-744](#)