

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

15. Oktober 1895.

Nr. 20.

Inhalt: **Herbst**, Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. — **Popoff**, Zur Frage über die Histogenese der Kleinhirnrinde. — **Knauthe**, Maximaltemperaturen, bei denen Fische am Leben bleiben.

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

Von **Curt Herbst**.

II. Hauptteil.

Die formativen oder morphogenen Reize.

Einleitung.

Nachdem ich in meiner ersten Mitteilung (Bd. XIV d. Zeitschrift) den Nachweis zu führen gesucht habe, dass bei dem Zustandekommen mancher ontogenetischer Prozesse „Richtungsreize“ eine große Rolle spielen, habe ich mir in dieser Abhandlung die Aufgabe gestellt, die Wirkung von „formativen oder morphogenen Reizen“¹⁾ in der

1) Die Begriffe des formativen Reizes und der formativen Reizbarkeit hat Virchow [71] im Jahre 1858 in die Wissenschaft eingeführt. Näheres ist hierüber bei Billroth [7 S. 14] nachzulesen. Letzterer bezeichnet mit vollem Rechte die morphologischen Veränderungen, welche die Stoffwechselprodukte von manchen pathogenen Mikroorganismen und die von Blattläusen, Gallwespen etc. an pflanzlichen Geweben hervorrufen, als formative Reize. Da übrigens diese letztere Ausdrucksweise für eine komplizierte Wortbildung sehr unpraktisch ist, so werde ich an ihrer Stelle auch die Worte „morphogener Reiz, morphogene Reizreaktion“ etc. gebrauchen; und was schließlich den Begriff des Wortes „Reiz“ selbst anlangt, so sei erwähnt, dass ich denselben ganz weit fasse und darunter überhaupt jede Ursache verstehe, welche an einem lebenden Organismus eine Folgeerscheinung ins Leben ruft, und zwar thue ich dies wegen des unerwarteten Charakters, welchen diese Folgeerscheinungen stets an sich tragen. Vergl. Driesch [17 S. 9].

Ontogenese wahrscheinlich zu machen. Alle Auslösungsursachen, welche in **qualitativer** Hinsicht bestimmt charakterisierte Gestaltungsprozesse einleiten, sollen hierbei als formative (morphogene) Reize bezeichnet werden. Wir haben demnach hierher zunächst alle jene Fälle zu rechnen, welche auf botanischem Gebiete von Pfeffer [45] unter dem Titel „Induktion spezifischer Gestaltung“ durch äußere Faktoren zusammengefasst werden. Hierher würden also diejenigen Gestaltungsprozesse gehören, welche durch ein äußeres Agens wie z. B. das Licht oder die Schwerkraft ins Leben gerufen werden.

An zweiter Stelle würden wir sodann einen Teil jener Erscheinungen dazu zu zählen haben, welche gewöhnlich als Korrelationen bezeichnet werden. Da mir häufig mit dem Gebrauche dieses Wortes eine gewisse Unklarheit verbunden zu sein scheint, so halte ich es für notwendig etwas näher auf dasselbe einzugehen. Welcher Begriff verbirgt sich hinter diesem Worte? — dies würde also die Frage sein, welche wir hier zunächst zu beantworten haben.

Ich glaube nun, dass wir das Richtige treffen, wenn wir alle jene Fälle, wo ein Organ ein anderes auf **direktem** Wege in seinem morphologischen Charakter beeinflusst, als Korrelationserscheinungen bezeichnen; und zwar hat man sich meiner Meinung nach diese Beeinflussung so vorzustellen, dass das eine Organ durch Berührung, durch einen spezifischen Stoff oder auf sonst einem materiellen Wege den Gestaltungsprozess des anderen auslöst. Wie also bei der Induktion spezifischer Gestaltung durch äußere Faktoren ein äußerer Reiz einen Bildungsprozess im Innern eines Organismus hervorruft, so geht bei der Korrelation dieser Anstoß von irgend einem Organe des Organismus selbst aus. Wir ersehen daraus, dass die Ausdrücke Korrelation und Induktion spezifischer Gestaltung durch innere Faktoren identische Begriffe sind.

Bei der Definition, welche oben von dem Begriff der Korrelation gegeben worden ist, möchte ich noch ein ganz besonderes Gewicht darauf legen, dass die morphologische Beeinflussung eines Organes durch ein anderes auf **direktem** Wege zu geschehen hat. Diese Worte sollen nämlich verhindern, dass Dinge mit einander vermenget werden, welche nicht zusammengehören.

Entfernt man z. B. an einem kultivierten Obstbaum alle jungen Früchte bis auf wenige, so lassen sich bekanntlich größere Früchte erzielen, als wenn alle Anlagen am Baume geblieben wären. Es liegt auf der Hand, dass diese Riesenfrüchte einfach dem Umstand ihre Entstehung verdanken, dass sich die Nährsubstanzen auf weniger Exemplare als sonst verteilt haben. Obgleich die abgeschnittenen Fruchtanlagen an dem Größerwerden der übrigen wenigstens insofern beteiligt sind, als sie keine Baustoffe mehr in Anspruch nehmen, so

wäre es doch vollkommen verkehrt, in diesem Falle von Korrelation zu sprechen, da die entfernten Früchte keinen direkten Einfluss auf die anderen ausgeübt haben, und da die Veränderung auch nur in einer Vergrößerung, aber nicht in der Auslösung eines spezifischen Gestaltungsprozesses bestand. Deshalb dürfen wir auch nicht jene Fälle zu den Korrelationserscheinungen rechnen, wo nach Entfernung des jungen Hauptblattes die Nebenblätter vergrößert werden, wie dies z. B. nach Goebel [24] bei *Vicia faba* der Fall ist. Wir wollen derartige Erscheinungen im Anschluss an Goebel [24] als Wachstums-kompensationen bezeichnen.

Eine scharfe Unterscheidung zwischen Kompensations- und Korrelationserscheinungen ist in vielen Fällen mit großen Schwierigkeiten verbunden, und zwar scheinen mir die Schwierigkeiten auf botanischem Gebiete besonders häufig zu sein. Einige Beispiele mögen dies illustrieren.

Dekapitiert man einen Spross oberhalb einer Kurztrieb- oder Dornanlage, welche beide — falls der Dorn einen umgewandelten Spross und nicht etwa einen Blattstiel vorstellt — mit der Anlage eines Langtriebes identisch sind, so entsteht an Stelle des Kurztriebes resp. des Dornes ein Langtrieb. Den Grund für diese Aenderung des Schicksales der Knospe sieht man hierbei allgemein darin, dass normaler Weise der Langtrieb mit der Anlage des Kurztriebes in Korrelation steht und deren Auswachsen zu einem anderen Langtrieb verhindert. Mir scheint es jedoch zweifelhaft, ob man es hier wirklich mit einer Korrelation zu thun hat, da es nämlich absolut nicht ausgemacht ist, dass der Langtrieb selbst einen direkten Einfluss auf die Kurztrieb- oder Dornanlage ausübt, sondern da vielmehr die veränderte „prospektive Bedeutung“ der Anlage einfach in der Störung der allgemeinen Bedingungen des Systems z. B. in der Alterierung der Ernährungsverhältnisse, welche mit der Entfernung des Sprosses notwendig verbunden sein muss, ihren Grund haben kann. Für die Richtigkeit der letzteren Auffassung würde die Thatsache sprechen, dass man aus Langtriebanlagen Kurztriebe auswachsen lassen kann, wenn man z. B. den mit Knospen besetzten Trieb eines Obstbaumes nach unten biegt¹⁾. Es ist klar, dass die verschiedenen Anlagen auch nach dieser Manipulation mindestens noch in denselben Lagebeziehungen zu einander stehen, dass aber die allgemeinen Bedingungen des Systems durch die entgegengesetzte Einwirkung der Schwerkraft gestört sein müssen.

Ebenso wenig begründet ist ein direkter Einfluss der Sprosse eines Baumes auf die Knospen, welche den Winter überdauern und im nächsten Frühjahr auszutreiben beginnen. Die äußeren Blätter dieser Anlagen werden hier bekanntlich zu den Knospenschuppen, welche zum Schutze

1) Vergl. hierzu Vöchting [72] und Goebel [24].

der übrigen dienen. Schneidet man einen Spross oberhalb einer solchen Winterknospenanlage ab, noch bevor die Knospenschuppen ausgebildet sind, so wächst bekanntlich das Auge noch in demselben Jahre aus und die Anlagen der Knospenschuppen werden zu richtigen Laubblättern (Goebel [22]).

Es kommt mir sehr unwahrscheinlich vor, dass wir es hier mit einem Fall echter Korrelation zu thun haben. Sollte nicht einfach die Alteration des Säftestromes das Auswachsen der Knospe veranlasst und die Ausbildung der äußeren Blätter zu den Knospenschuppen verhindert haben?

Selbst betreffs jener Beispiele, welche immer als typische Korrelationserscheinungen angeführt werden, bin ich mir im Zweifel, ob sie wirklich als solche anzusehen sind. Wird einer Tanne der Gipfelspross genommen, so richten sich 1 oder mehrere Seitenäste des Quirles allmählich senkrecht empor und ersetzen nach Verlauf einer gewissen Zeit den Hauptspross. Hierbei wird nicht nur der Diageotropismus in negativen verwandelt, sondern die ursprünglichen Seitenäste verzweigen sich nunmehr nach Art des Gipfelsprosses und weisen auch seine Anordnung der Nadeln auf. Ferner dürfte bekannt sein, dass nach Entfernung der oberirdischen Sprosse manche horizontal in der Erde wachsenden Rhizome emporwachsen, und dass infolge dessen die Anlagen, welche sonst zu schuppenartigen Gebilden geworden wären, regelrechte Laubblätter erzeugen (Goebel [22]). Auch bei der Kartoffel können die Anlagen der knollenbildenden Sprosse zum Emporwachsen aus der Erde und zur Bildung von Laubsprossen veranlasst werden, wenn man die oberirdischen Teile bei Zeiten wegshneidet. Dass in allen diesen Fällen die abgeschnittenen Teile selbst auf die Wachstumsweise der anderen einen direkten Einfluss ausüben, erscheint mir mehr als zweifelhaft. Höchst wahrscheinlich ist die Alteration des Systems, welche notgedrungen mit der Entfernung von Pflanzenteilen verbunden sein muss und welche auch noch in anderen Momenten als in einer Störung der Ernährungsverhältnisse bestehen kann, für die Veränderung der Wachstumsqualität verantwortlich.

Nach allen diesen Erörterungen können wir folgende Kategorien der Beziehung der Organe zu einander unterscheiden.

In die erste Kategorie gehören die Kompensationserscheinungen. Hier übt ein Organ (oder mehrere) auf die Größe eines anderen (oder mehrerer anderer) einen indirekten Einfluss aus.

Die zweite Kategorie wird durch die Alterationserscheinungen repräsentiert. Hier übt ein Organ auf die Wachstumsqualität eines anderen einen indirekten Einfluss aus z. B. durch Störung des Säftestromes.

Und die dritte Kategorie wird endlich von den echten Korrelationserscheinungen gebildet, bei denen ein Organ auf direktem

Wege etwa durch ein ihm eigenes Stoffwechselprodukt oder durch Berührung oder sonst wie ein anderes oder auch mehrere andere beeinflusst. Hierbei sind wieder zwei Unterabteilungen denkbar: Einmal kann nämlich nur die Größe eines Organes durch ein anderes auf direktem Wege beeinflusst werden und zum anderen kann sich diese Beeinflussung auch auf die Qualität erstrecken. Wir können die erste Unterabteilung passend mit dem Namen „quantitative“ und die zweite mit der Bezeichnung „qualitative Korrelationen“ belegen; und es dürfte klar sein, dass wir nur diese letzteren mit formativen resp. morphogenen Reizen identifizieren dürfen.

Aus Zweckmäßigkeitsgründen haben wir bei vorstehender Analyse der Abhängigkeitserscheinungen der Organe eines Organismus unter einander nur botanische Beispiele benutzt. Es dürfte jedoch zum mindesten sehr wahrscheinlich sein, dass sich auch auf tierischem Gebiete bei genauerer Kenntnis der verschiedenen morphologischen Abhängigkeitsverhältnisse Fälle für die 4 oben aufgestellten Abhängigkeitsgrade finden lassen würden.

Nach diesem notwendigen Exkurs, der etwas zur Klärung des Begriffes Korrelation beitragen sollte, wollen wir uns zunächst dazu wenden, eine Uebersicht über die Thatsachen zu geben, welche von den formativen Reizen bei Pflanzen und festsitzenden Tieren bekannt sind. Wir werden hierbei die äußeren formativen Reize (= Induktion spezifischer Gestaltung durch äußere Faktoren) und die inneren (= Induktion spezifischer Gestaltung durch innere Faktoren) getrennt behandeln.

1. Teil. Die formativen (morphogenen) Reize bei Pflanzen und festsitzenden Tieren.

I. Spezielle Thatsachen.

A. Aeussere formative Reize (Induktion spezifischer Gestaltung durch äussere Faktoren).

a) Die Wirkung des Lichtes. Photomorphosen¹⁾.

Wohl das älteste Beispiel für den Einfluss äußerer Faktoren auf die Entwicklung der Pflanzen bildet die von Mirbel in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts entdeckte Wirkung des Lichtes auf die Ausbildung des Thallus von *Marchantia*. Pfeffer [46] hat in den siebziger Jahren die Mirbel'schen Angaben wieder aufgegriffen und in einer genauen experimentellen Untersuchung bedeutend erweitert. Es waren die Brutknospen des genannten Lebermooses, welche sowohl von Mirbel wie von Pfeffer zu den Kulturen verwendet wurden. Die betreffenden Gebilde stellen kleine grüne Körperchen von linsenförmiger Gestalt vor, welche in zwei einander gegenüberliegenden Einbuchtungen zwei Sprossanlagen aufweisen. Letztere zeigen im Anfange

1) Dieses Wort ist von Sachs [60] eingeführt worden.

noch nichts von einem dorsiventralen Bau, welcher übrigens auch den Brutknospen selbst abgeht. Sind nun die Brutknospen der Feuchtigkeit und dem Lichte ausgesetzt, so treiben die Sprossanlagen aus, und das Wichtige hierbei ist, dass immer die stärker beleuchtete Seite zur morphologischen Oberseite wird. Bedenkt man, dass letztere von der Unterseite grundverschieden ist, so geht daraus hervor, dass je nach der Beleuchtung aus denselben Zellen der Sprossanlage die verschiedensten Teile des Lebermoosthallus hervorgehen können.

Von großer Wichtigkeit ist noch die Thatsache, dass bereits nach 2—3 tägiger Einwirkung des Lichtes die Dorsiventralität unverrückbar bestimmt ist, obgleich dann eine morphologische Differenzierung in dem Gewebe der Sprossanlage noch nicht konstatiert werden kann. Würde man nunmehr die Thallusanlage in eine andere Lage zum Licht bringen, so würde sich trotzdem die ursprünglich stärker beleuchtete Seite zur morphologischen Oberseite ausbilden. Die Dorsiventralität ist also bei den Lebermoosen inhärent, sie bedarf zu ihrer Entwicklung nur eines zeitlich beschränkten Anstoßes durch das Licht.

Auf sehr einfache Weise lässt sich die Abhängigkeit der Thallusausbildung von der Beleuchtung demonstrieren, wenn man die Brutknospen auf eine Nährlösung aussäet und nur von unten Licht einfallen lässt. Nach den Angaben von Zimmermann [76] sollen sich dann auf der dem Wasser zugekehrten Seite die Spaltöffnungen, auf der oberen dagegen die eigenartigen violett gefärbten Schuppen und die Rhizoiden — letztere wenigstens zum größten Teil ¹⁾ — entwickeln. Auch bei der Entwicklung des Lebermoospflänzchens aus der Spore spielt das Licht eine große Rolle und zwar nicht nur deshalb, weil für das Zustandekommen der Keimung eine gewisse Lichtintensität notwendig ist, sondern auch weil hier ebenfalls die Dorsiventralität durch das Licht induziert wird. Die Feststellung dieser Thatsache an einer Anzahl von Marchantiaceengattungen verdanken wir Leitzgeb [34].

Demselben Forscher gelang auch der Nachweis, dass die Dorsiventralität der Farnprothallien durch das Licht hervorgerufen wird [35], indem die Archegonien und Rhizoiden sich stets aus einem Gewebepolster an der Schattenseite entwickeln, gleichgiltig ob dieselbe nach oben oder nach unten gekehrt ist. War bei den Marchantiaceen die Dorsiventralität nach einmaliger Induktion inhärent, so kann hier an den neuzuwachsenden Teilen des Prothalliums mit wechselnder Beleuchtungsrichtung die ursprüngliche Oberseite zur Unterseite oder umgekehrt gemacht werden. Der Lichteinfluss ist also hier zur Ausbildung der Dorsiventralität während der ganzen Wachstumsdauer des Prothalliums unentbehrlich.

Ein ausgezeichnetes Beispiel für den Einfluss des Lichtes auf die

1) Wahrscheinlich spielt bei dem Auswachsen der Wurzelhaare neben dem Lichte die Feuchtigkeit eine gewisse Rolle.

Organbildung liefert die von No 11 untersuchte Siphonee *Caulerpa prolifera* Lamour [41]. Wie bekannt sein dürfte, besteht diese Pflanze aus einem rhizomartigen zylindrischen Hauptspross, welcher auf dem Substrat hinkriecht und in dasselbe hinein verzweigte Wurzelansstülpungen treibt, während auf der vom Substrat abgewendeten Seite blattartige Gebilde hervorsprossen. Wird ein solches Blatt — *sit venia verbo* — abgeschnitten und auf den Boden eines Aquariums gelegt, welches nur von oben Licht erhält, so entstehen bald auf der Oberseite eine ganze Anzahl Neubildungen, welche entweder nach oben zu Blättern auswachsen oder zu Rhizomen werden, die auf dem Substrat hinkriechen. Dass die Schwerkraft hierbei keine Rolle gespielt hat, lehren die Versuche, bei denen die abgeschnittenen Blätter nur von unten beleuchtet wurden. An den 12 zum Experiment verwendeten Blättern entstanden im Ganzen 196 Neubildungen, von denen sich auch nicht eine einzige auf der beschatteten Seite entwickelt hatte.

Auch die Versuche mit abgeschnittenen Rhizomteilen führten zu demselben Ergebnis, es sei jedoch hierzu noch bemerkt, dass gerade nach den Resultaten dieser Versuchsreihe zur Ausbildung der Wurzeln ein Kontaktreiz notwendig zu sein scheint. Die Entstehung dieser Organe ist also im Gegensatz zu den Blättern und Rhizomen zum mindesten nicht ausschließlich vom Lichte abhängig.

Einen ausgeprägten Einfluss übt das Licht dagegen nach Sachs [56] auf die Entstehung der Haftwurzeln des Epheu. Hat man nämlich einen Spross dieser Pflanze, der an einem senkrechten Stabe festgebunden ist, an ein Zimmerfenster gestellt, so sieht man, dass sämtliche Haftwurzeln an der dem Zimmer zugekehrten Schattenseite entstehen. Dreht man nun nach einiger Zeit den Blumentopf um, so dass die ursprüngliche Schattenseite des Epheusprosses dem Lichte zugekehrt ist, so entstehen die Wurzeln an dem neu hinzuwachsenden Stück an der Seite, welche jetzt dem Zimmer zugekehrt ist.

Ein ähnliches Verhalten zeigt nach Vöchting [72 S. 148 ff.] *Lepismium radicans*, eine Pflanze, welche zu der Cacteengruppe der Rhipsalideen gehört und zwei-, drei- oder selten vierkantige Sprosse besitzt, die mit unscheinbaren, schuppenartigen Blättchen besetzt sind und — falls sie nur zweikantig sind — häufig eine breite blattartige Form besitzen. Aus den Versuchen, welche mit solchen zweiflügeligen flachen Sprossen angestellt wurden, ergab sich, „dass jede der flachen Seiten fähig ist, Wurzeln zu bilden, dass die Seite aber, an welcher sie entstehen, jedesmal durch das einfallende Licht bestimmt wird. Der Einfluss des letzteren aber ist der Art, dass es die Bildung der Wurzeln an der von ihm getroffenen Seite unterdrückt, und dass dieselbe nur da vor sich geht, wo er am schwächsten ist“. Bei Abschluss des Lichtes entwickelten sich nämlich Wurzeln an beiden Seiten der flachen Sprosse.

Mit der Abhängigkeit der Blattstruktur von der Beleuchtung haben sich Frank [21], Stahl [67], Dufour [19] und andere beschäftigt.

Dem ersteren dieser drei Forscher verdanken wir die Feststellung der Thatsache, dass bei den Sprossen von *Thuja occidentalis* immer die stärker beleuchtete Seite zur morphologischen Oberseite wird, und dass diese Dorsiventralität nicht inhärent wie bei den Lebermoosen, sondern umwendbar wie bei den Farnprothallien ist. Wird nämlich ein Zweig um 180° gedreht oder wird seine Oberseite einfach mit einem schwarzen Tuch bedeckt, so wird an den neu hinzugewachsenen Partien die ursprünglich nach unten gewandte, jetzt aber dem Licht zugekehrte Seite zur morphologischen Oberseite, während die andere den Charakter der Unterseite annimmt. Auf die Bilateralität anderer Coniferen (der Tanne und der Eibe) werden wir in dem nächsten Abschnitt zu sprechen kommen, da an ihrem Zustandekommen die Schwerkraft die Hauptrolle spielt. Hier sei nur noch erwähnt, dass auch bei manchen Angiospermen (nämlich bei *Fagus*, *Begonia Schmidtii*, *Ervum* und *Anthyllis*) die Dorsiventralität nach Rosenvinge [52] durch das Licht ausgelöst wird.

Um eine ganz andere Art der Beeinflussung durch das Licht handelt es sich bei den Untersuchungen von Stahl und anderen Forschern. Es handelt sich hier nämlich um einen Einfluss des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter von verschiedenen Pflanzen, welche an beiden Lokalitäten gedeihen können. Das beste Beispiel für diese Pflanzenkategorie liefert nach Stahl [67] die Buche, deren Blätter bei heller Belenchtung dick und derb sind, ein mächtiges mehrschichtiges Palissadengewebe besitzen und selbst im sogenannten Schwammparenchym nur wenige Zellen aufweisen, deren Längsdurchmesser parallel zur Blattoberfläche orientiert ist. Im Gegensatz hierzu besteht das Schattenblatt „ganz vorwiegend aus flachen Sternzellen“, welche mit ihren verlängerten Armen an einander stoßen und Lufträume zwischen sich lassen. Nur die oberste Zellschicht wird von trichterartigen Palissadenzellen gebildet, in welchen die Chlorophyllkörner „eine zwischen Profil- und Flächenstellung intermediäre Lage“ einnehmen können, während in den Sternzellen, deren größte Ausdehnung zur Blattoberfläche parallel verläuft, sowohl Profil- wie Flächenstellung möglich ist. Hierzu kommt noch, dass die Wände der Oberhautzellen bei Sonnenblättern bedeutend derber als bei Schattenblättern sind, und dass bei letzteren die Intercellularräume eine größere Entwicklung als bei den ersten zeigen, indem sogar zwischen den trichterförmigen Palissadenzellen Lufträume vorhanden sind. Betrachtet man die Querschnitte eines Sonnen- und eines Schattenblattes von der Buche, so wird es einem infolge dessen zunächst kaum glaubhaft erscheinen, dass sie wirklich von Blättern derselben Pflanze herrühren.

Von Wichtigkeit ist noch, dass Stahl die durch den schattigen Standort bedingte Verminderung des Palissadengewebes für sehr zweckmäßig hält und zwar aus folgenden Gründen: Er hatte bereits früher [68] festgestellt, dass sich die Chlorophyllkörner bei intensiver Beleuchtung an denjenigen Zellwänden ansammeln, welche parallel zu den einfallenden Lichtstrahlen orientiert sind; sie nehmen Profilstellung ein — wie er sich ausdrückt. Ist dagegen die Beleuchtung schwächer, so sind die Chlorophyllkörner an den Wänden zu finden, auf welche die Lichtstrahlen senkrecht einfallen, weshalb er in diesem Falle von Flächenstellung spricht. Nun ist klar, dass für die Flächenstellung und eine damit verbundene größtmögliche Ausnutzung des geschwächten Lichtes die Palissadenzellen nicht, wohl aber jene Zellen geeignet sind, deren größter Durchmesser parallel zur Blattoberfläche verläuft und auf den einfallenden Strahlen senkrecht steht. Man kann also sagen, dass jene Pflanzen, bei deren Blättern das Palissadengewebe zu Gunsten des Schwammparenchyms an schattigen Lokalitäten vermindert wird, auf die schwächere Lichtintensität zweckmäßig reagieren können. Selbstverständlich darf man nicht erwarten, dieses Reaktionsvermögen bei allen Pflanzen anzutreffen, denn es gibt Pflanzen, welche an sonnigen Plätzen gedeihen, aber trotzdem einen ähnlichen Assimilationsapparat wie Schattenpflanzen besitzen. Hierzu gehören nach Stahl unter anderen zahlreiche Irideen, Liliaceen und Orchideen z. B. *Epipactis palustris*.

Im Jahre 1887 nahm L. Dufour [19] die von Stahl begonnenen Untersuchungen wieder auf und legte in einer umfangreichen Arbeit die Resultate derselben nieder. Er konnte zwar auch den Stahl'schen Befund von der mangelhaften Ausbildung des Palissadengewebes bei schwacher Beleuchtung bestätigen, doch gibt seine Arbeit der ganzen Frage meiner Meinung nach eine andere Wendung. Es stellte sich nämlich heraus, dass die Pflanzen in der Sonne in allen ihren Teilen weit kräftiger waren, und dass alle Gewebe einen höheren Entwicklungsgrad als im Schatten erreichten; ja auch der Gehalt an Chlorophyll, Stärke und oxalsaurem Kalk erwies sich bei Sonnenblättern weit bedeutender als bei solchen, welche von schattigen Orten stammten. Die gesamte Lebensthätigkeit der Pflanze ist also an schwach beleuchteten Lokalitäten vermindert, und man könnte daraus schließen, dass die veränderte Blattstruktur der Schattenpflanzen überhaupt keine direkte Wirkung des Lichtes ist, sondern sich aus der durch den Lichtmangel geschwächten Assimilationsenergie erklärt. Von einem „Zurücktreten des Palissadengewebes zu Gunsten des Schwammparenchyms“ könnte also deshalb nicht wohl die Rede sein, da ja eben bei schwacher Beleuchtung alle Gewebe weniger entwickelt sein sollen.

Ich bin überzeugt, dass die meisten der morphologischen Unterschiede zwischen Sonnen- und Schattenblättern in der geschwächten Assimilationsthätigkeit ihren Grund haben, doch glaube ich auch, dass

ein direkter Einfluss des Lichtes wenigstens bei der Gestalt und Anordnung der Zellen des Mesophylls vorliegt. Hierin bestärkt mich namentlich eine Angabe von Pick¹⁾, der im Anschluss an die erste Arbeit von Stahl den Gegenstand ebenfalls untersucht hat. In den Stielen der Sonnenblätter einiger Pflanzen (z. B. bei *Jasminum fruticans*) findet sich nämlich eine mehrreihige Schicht von Zellen vor, welche im radialen Sinne verlängert sind und deshalb als Palissadenzellen bezeichnet werden können. Das Wichtige hierbei ist nun aber der Umstand, dass der Längsdurchmesser dieser Zellen auf der Stieloberfläche nicht senkrecht steht, sondern mit ihr einen Winkel bildet, der mit der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen ungefähr übereinstimmt. Sollte aus dieser Thatsache nicht ein direkter Einfluss des Lichtes auf die Zellen des Assimilationsgewebes herauszulesen sein?

Weit deutlicher tritt freilich der Einfluss des Lichtes auf die Organbildung in jenen Beispielen hervor, welche im folgenden noch zur Sprache kommen sollen. Das erste betrifft die Bildung der Kartoffelknollen, bei welcher sich nach Vöchting [73] der Lichteinfluss derart äußert, dass das Licht sie verhindert, die Dunkelheit dagegen sie begünstigt. Durch künstliche Verdunkelung kann deshalb auch an oberirdischen Sprossen Knollenbildung hervorgerufen werden. Ein Gegenstück zu der Entstehung des Kartoffelknollen liefert nach den Untersuchungen desselben Forschers die Beeinflussung der Blütenbildung vieler Pflanzen durch verschiedene Helligkeitsgrade. Es stellte sich hierbei heraus, dass beim Sinken der Lichtintensität unter ein Minimum die Größe der ganzen Blüten oder einzelner ihrer Teile abnimmt und dass bei weiterem Sinken schließlich ihre Bildung vollständig unterbleiben kann. Von Wichtigkeit ist hierbei noch der Umstand, dass die verschiedenen Teile der Blüten in sehr differenter Weise von der verminderten Beleuchtung affiziert werden. Die Geschlechtsorgane bedürfen nämlich zu ihrer Entwicklung einen weit geringeren Helligkeitsgrad als die Krone, und bei *Mimulus Tilingi* zeigte sich sogar ein sehr großer Unterschied in den einzelnen Teilen der Blumenkrone, indem die Oberlippe weit rascher als die Unterlippe an Größe reduziert wurde. Abgesehen von allen anderen zur Blütenbildung notwendigen Bedingungen ist also zum Inthätigkeitsetzen aller Blütenbildungsmechanismen eine gewisse optimale Beleuchtungsintensität notwendig, welche also in den Fällen, wo sie zu den anderen bereits vorhandenen unentbehrlichen Bedingungen hinzukommt, als Auslösungsursache der Blütenbildung zu betrachten ist²⁾. An dritter Stelle sei sodann noch

1) Litteraturangabe conf. bei Dufour [18].

2) Auf die Beziehung zwischen mangelhafter Beleuchtung und Kleistogamie (*Linaria spuria*) und zwischen der ersteren und dem Anfachen des vegetativen Lebens (*Mimulus Tilingi*) kann hier nicht näher eingegangen werden. Man vergl. hierzu Vöchting's eigene Arbeit [74].

an die Untersuchungen von Goebel [22] erinnert, nach denen es bei manchen Rhizomen vom Lichte abhängt, ob aus einer Anlage ein schuppenartiges Niederblatt oder ein echtes Laubblatt entstehen soll. Werden z. B. die unterirdischen Stolonen von *Circaea lutetiana* gezwungen, sich im Lichte zu entwickeln, so entstehen an Stelle der Schuppenblätter grüne Laubblätter. Uebrigens tritt dies auch bei den Rhizomen ein, welche entweder selbst nach einer gewissen Zeit aus der Erde emporwachsen oder hierzu durch die Entfernung der oberirdischen Sprosse veranlasst werden.

Schließlich dürfen wir nicht unterlassen, auf die wichtigen Untersuchungen E. Stahl's „über den Einfluss der Beleuchtungsrichtung auf die Teilung der Equisetensporen“ in etwas ausführlicherer Weise zu sprechen zu kommen, da die Kenntnis der Resultate dieser Arbeit für den entwicklungsmechanischen Forscher auf zoologischem Gebiete von großer Bedeutung ist [66].

Es sei zunächst bemerkt, dass die Sporen der Equiseten — Stahl benutzte die von *E. limosum* und *E. variegatum* — kuglige, anfangs gleichmäßig dunkelgrüne Zellen sind, deren Entwicklung damit beginnt, dass sie durch eine uhrglasförmige Scheidewand in zwei ungleich große Tochterzellen zerklüftet werden: „in eine kleinere, linsenförmige, spärlichen Chlorophyllinhalt führende Wurzelhaarzelle, die bald darauf zu einem langen Wurzelhaar auswächst und eine große dunkelgrüne primäre Prothalliumzelle, aus welcher das Prothallium hervorgeht“. Stahl konnte nun durch geeignete Versuche unzweifelhaft feststellen, dass die Richtung der ersten Teilung durch den Gang der Lichtstrahlen bestimmt wird. Bei einseitiger Beleuchtung sondert sich nämlich der anfänglich gleichmäßig grüne Inhalt der Spore in eine der Lichtquelle zugekehrte chlorophyllreiche und eine von ihr abgewandte chlorophyllarme Partie; die Kernspindel stellt sich mit ihrer Längsaxe in die Richtung der Strahlen ein und die Folge davon ist, dass die erste Furchung senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen steht und die Trennung in die dunkelgrüne Prothallium- und die weniger gefärbte Wurzelhaarzelle bewirkt.

Zum Ablauf der Entwicklung ist das Licht nicht unbedingt notwendig, da die Keimung auch in der Dunkelheit — wenn auch etwas langsamer als im Lichte — vor sich geht. Letzteres bestimmt also nur die Richtung der ersten Teilung und damit die Lage von Wurzel- und Prothalliumzelle.

Hiernach ist es klar, dass bei fortwährendem Wechsel der Beleuchtungsrichtung die Teilung der Sporen alteriert oder gar verhindert werden kann. Das Experiment, welches zu diesem Zwecke angestellt wurde, bestätigte diese Schlussfolgerung auf das vollkommenste, denn von Sporen, welche 5 Tage lang auf einem Rotationsapparat einseitiger Beleuchtung ausgesetzt worden waren — während der Dunkelheit waren

sie in einem kalten Raum gestellt worden, um ihre Weiterentwicklung zu verhindern — blieben die meisten ungeteilt und hatten sich nur manche zu entwickeln begonnen und zwar meist in abnormer Weise, indem sie in zwei gleich große und gleich grüne Zellen zerfallen waren.

Aus dieser Schilderung der Stahl'schen Befunde scheint mir deutlich hervorzugehen, dass wir es in diesem Falle nicht mit einer eigentlichen Photomorphose, d. h. nicht mit einer vorläufig noch unerklärbaren morphologischen Reizwirkung des Lichtes, sondern mit einer heliotaktischen Erscheinung zu thun haben. Durch das einseitig einfallende Licht ordnen sich die Substanzen der Spore in eine grüne, positiv phototaktische Partie und in eine chlorophyllarme negativ phototaktische. Die morphologische Differenzierung scheint somit nur indirekt durch das Licht beeinflusst zu werden, indem die Bildung des Prothalliums an die erste der beiden Substanzen, die des Wurzelhaares dagegen an die zweite gebunden ist. Es wäre zur Beurteilung dieser Auffassung wichtig zu erfahren, was aus jenen Sporen wird, welche sich auf dem Rotationsapparat in zwei gleich große und gleich grüne Zellen teilen. Stahl selbst scheint leider die Weiterentwicklung solcher Sporen nicht verfolgt zu haben. —

Auf zoologischem Gebiete ist der Einfluss des Lichtes auf den Ort der Organbildung bei Hydroidpolypen von Driesch [14] nachgewiesen worden, und zwar konstatierte derselbe, dass bei *Sertularella polyzonias*, welche im Aquarium an Stelle von Personen Stolonen erzeugte, die Stolonen zweiter und höherer Ordnung immer an der Lichtseite des Mutterstolo entstanden.

b) Die Wirkung der Schwerkraft. Barymorphosen.

Ein gutes Beispiel für den Einfluss der Schwerkraft auf den Ort der Organbildung verdanken wir wieder Leitgeb [35]. Derselbe stellte nämlich an *Marsilia*, einer heterosporen Filicinee fest, dass die Schwerkraft hier zum Teil mitbestimmt, aus welchem Teil des Eies die Stammhälfte und aus welchem die fuß- und wurzelbildende Partie hervorgeht. Das Gesamtergebnis seiner Untersuchungen fasst Leitgeb mit folgenden Worten zusammen: „Die Lage der ersten Teilungswand im Embryo von *Marsilia* ist insoweit eine ganz bestimmte und von äußeren Einflüssen unabhängige, als sie in jedem Falle die Archegonaxe in sich aufnimmt; es ist dieselbe aber um die letztere drehbar und nimmt, sobald die Archegonaxe aus der Vertikalen heraustritt, die Lage ein, dass der Embryo in eine obere (zenithwärts gekehrte) Stamm- (epibasale) Hälfte und eine untere fuß- und wurzelbildende (hypobasale) zerlegt wird“ (l. c. S. 227).

Der Einfluss der Schwerkraft auf den Entstehungsort der Organe ist also in diesem Falle ein beschränkter, indem die vier ersten Organe

des Embryo stets dieselbe Lage zu einander und zu der Makrospore aufweisen. Der Stammscheitel und der sogenannte Fuß des Embryo sind nämlich stets der Spore zugekehrt, und es gelingt nicht, die beiden Organe an der gegenüberliegenden, dem Archegonhals zugekehrten Seite des Embryo entstehen zu lassen. Eine Einwirkung der Schwerkraft auf die Organbildung ist deshalb an senkrecht nach oben oder nach unten gewachsenen Archegonien vollkommen ausgeschlossen.

Die weiteren Untersuchungen Leitgeb's, welche entscheiden sollten, ob seine Befunde bei *Marsilia* auch bei anderen Farnen Geltung haben, führten zu einem negativen Ergebnis. „Die Anlage der Organe am Embryo der Polypodiaceen ist nur durch seine Lage im Prothallium und Archegone bestimmt und von der Schwerkraft durchaus unabhängig“ — so lautet das Resultat (l. c. S. 22).

Einige andere Fälle, in denen die Schwerkraft einen Einfluss auf den Ort der Organbildung ausübt, sind von Sachs [57] in seinen Untersuchungen „über Stoff und Form der Pflanzenorgane“ aufgedeckt worden.

An den langen, aber dünnen Wurzelfäden von *Thladiantha dubia*, einer Cucurbitacee, sind von Strecke zu Strecke haselnuss- bis kartoffelgroße Knollen eingereiht, welche den Tod aller oberirdischen und unterirdischen Organe der Pflanze im Herbst überdauern und im Frühjahr des nächsten Jahres neue Sprosse und Wurzeln hervortreiben. Das interessante hierbei ist nun, „dass die Sprossknospen ausschließlich an der während ihrer Entstehung oben (zenithwärts) liegenden Seite der Knolle sich bilden, und dass außerdem vermöge einer inneren Disposition das akroskope (nach der Wurzelspitze hin, gerichtete) Ende der Knolle bei der Knospenbildung bevorzugt ist“. Es wirken hier also zwei verschiedene Ursachen zusammen, welche den Entstehungsort der adventiven Sprossvegetationspunkte bestimmen: „innere Ursachen bewirken, dass das nach der Wurzelspitze hinliegende Ende der Knolle vorwiegend zur Knospenbildung geeignet ist, während gleichzeitig die Einwirkung der Schwere es bedingt, dass die Knospen auf der vom Erdzentrum abgewendeten Seite der Knolle entstehen“ [56 S. 524].

Auch auf den Entstehungsort neuer Glieder an den länglich-scheibenförmigen Sprossgliedern der Opuntie übt die Gravitation einen gewissen Einfluss aus. So beobachtete Sachs an einem Sprossglied mit übergeneigter Spitze, dass die neuen Glieder zwar auch wie gewöhnlich in der Nähe der Kanten, aber insgesamt auf der nach oben gekehrten Fläche entstanden. Ja nach 2 Jahren entwickelte sich ein neues Sprossglied mitten auf der oberen Fläche, ein Vorkommnis, welches normaler Weise nicht beobachtet werden dürfte. An einem umgekehrt mit der Spitze nach unten aufgestellten Opuntienstock konnte sodann nachgewiesen werden, dass die Bevorzugung der nach oben gekehrten Kanten und Flächen wirklich eine Wirkung der Schwerkraft ist.

Selbst bei Sprossen mit ausgeprägtem polaren Charakter lässt sich nach Vöchting [72] ein gewisser Einfluss der Schwerkraft auf den Ort des Auswachsens und der Entstehung neuer Knospen nachweisen. Es ist dies aber nur bei abnormen Lageverhältnissen und vor allem dann möglich, wenn die Sprosse mit ihrem akroskopen Ende senkrecht nach unten gekehrt oder horizontal gelegt werden. Im ersteren Falle entstehen nämlich auch Wurzeln weiter von der Basis entfernt und im zweiten wird beim Auswachsen der Knospen die Oberseite bevorzugt. Die Neubildung von Wurzeln ließ sich sehr gut an horizontal gelegten Sprossen von *Heterocentron diversifolium*, einer krautigen Pflanze, beobachten. Hier entstanden an der nach unten gekehrten Seite eine ganze Anzahl neuer Wurzeln, welche freilich fast immer später als der Wurzelkranz an der Basis auswachsen und auch in der Regel kürzer blieben. Ganz und gar war also die Polarität durch die Einwirkung der Schwerkraft nicht überwunden worden, obgleich sogar ihr Einfluss am basalen Kranz zu erkennen war, indem auf der Unterseite zahlreichere und kräftigere Wurzeln vorhanden waren als auf der Oberseite.

Als Gegenstück zu den Ergebnissen der Vöchting'schen Untersuchungen mag hier der Resultate gedacht werden, welche Noll [41] an *Bryopsis muscosa* L., einer Siphonocée, erlangt hat. Es sind dieselben für uns in zwiefacher Hinsicht interessant. Einmal wurde auch hier wie in sämtlichen bis jetzt angeführten Fällen der Ort der Organbildung von der Schwerkraft bestimmt, indem an manchen Blattfiedern umgekehrt in den Sand gesteckter Stöcke nach oben hin neue Fiederanlagen, nach unten dagegen Wurzeln hervorwuchsen. Sodann sind die Noll'schen Versuche aber noch deshalb von Wichtigkeit für uns, weil sie zeigen, dass auch die Qualität der Organe durch die Schwerkraft beeinflusst werden kann. An umgekehrten Pflanzen wuchsen nämlich die Spitzen des Hauptstammes und der untersten Seitenfiedern häufig direkt als Wurzeln weiter, und ebenso konnten gerade nach oben gerichtete Wurzeln in ihrer Weiterentwicklung zu Stämmchen werden. Es darf jedoch nicht verschwiegen werden, dass diese Aenderung des morphologischen Charakters durch die Schwerkraft nicht in allen Fällen beobachtet wurde, da sich manchmal die nach unten gerichtete Spitze des Hauptstammes senkrecht emporrichtete und ihren Charakter nicht aufgab.

Andere Beispiele für den Einfluss der Schwerkraft auf die Qualität der Organe liefern nach Sachs [57] die Rhizome von *Yucca* und *Draacaena*, welche horizontal oder senkrecht in die Erde hineinwachsen und neben ringförmigen, häutigen Niederblättern lange dünne Wurzelfäden erzeugen. Wird eine solche Pflanze umgekehrt aufgestellt, so dass der oberirdische Laubspross nach unten gekehrt ist, so gehen aus den nach oben gekehrten Rhizomknospen regelrechte Laubspresse her-

vor. Dieselben Organanlagen, welche in der ursprünglichen Stellung der Pflanze zu häutigen Niederblättern geworden wären, werden also nunmehr zu Laubblättern. Da die neuen Laubspresse unter der Erde entstehen, so geht daraus hervor, dass das Licht bei der Qualitätsänderung der Organe keine Rolle spielt.

Schließlich mag noch erwähnt werden, dass die Bilateralität mancher Sprosse durch die Schwerkraft induziert wird. So dürfte bekannt sein, dass die Dorsiventralität der Seitenäste mancher Coniferen (der Tanne und Eibe) durch äußere Faktoren, unter denen die Schwerkraft die Haupt-, das Licht dagegen die Nebenrolle spielt, hervorgerufen wird [Frank 21]. Man kann sich leicht hiervon überzeugen, wenn man den Seitenast einer Tanne vor dem Austreiben der Winterknospen um 180° dreht und in dieser Zwangslage festhält. Treibt nun im nächsten Frühjahr die Knospe aus, so grenzt die morphologische Oberseite des neuen Zuwachses an die Unterseite der gedrehten älteren Zweigteile.

Nach Rosenvinge [52] wird auch die Bilateralität der Sprosse einiger Angiospermen (*Pisum* und *Vicia faba*) durch die Gravitation verursacht.

Auf zoologischem Gebiete ist der Einfluss der Schwerkraft auf den Ort der Organbildung bei Hydroidpolypen von Loeb [36] und Driesch [15] nachgewiesen worden. Der erstere dieser beiden Forscher deckte bei *Antennularia antennina* die wichtige Thatsache auf, dass die Stolonen bei jeder beliebigen Lage des Muttersprosses an der nach abwärts gekehrten, die neuen Polypenpersonen dagegen an der zenithwärts gewandten Seite entstanden. Driesch machte dagegen seine Beobachtungen an einer nicht näher bestimmten *Sertularella*-Form, welche im Aquarium an Stelle von Personen Stolonen produzierte. Der zuerst gebildete Stolo erwies sich hierbei in Bezug auf Licht und Schwerkraft richtungslos, obgleich eine Tendenz zum Horizontalwachsen vorhanden war; die Stolonen höherer Ordnung entstanden dagegen stets an der nach oben gewendeten Seite des zuerst gebildeten; der Ort ihrer Entstehung wurde also durch die Schwerkraft bestimmt.

Obgleich es allgemein bekannt sein dürfte, so dürfen wir endlich doch nicht unerwähnt lassen, dass Pflüger [51] vor nunmehr 12 Jahren durch zahlreiche Experimente erwiesen zu haben glaubte, es werde nicht nur die Richtung der Teilungsebenen bei der Furchung, sondern auch der Entstehungsort der Organe durch die Schwerkraft auf eine zur Zeit unverständliche Weise beeinflusst. Pflüger dachte sich diese Beeinflussung durch die Gravitation offenbar als eine formative Reizwirkung, wie sie schon vor ihm auf botanischem Gebiet bekannt waren. Durch die Untersuchungen von Born [9] und Roux [54] wurde aber bald darauf festgestellt, dass von einer derartigen formativen Wirkung

seitens der Schwerkraft nicht die Rede sein könne¹⁾, sondern dass sich die Pflüger'schen Resultate einfach derart erklären, dass durch die Zwangslage zwar die Eirinde fixiert wird, dass sich aber innerhalb derselben die verschiedenen Substanzen nach ihrem spezifischen Gewicht so umlagern, dass der Bildungsdotter mit dem Kern stets wieder nach oben, der Nahrungsdotter nach unten zu liegen kommt. Auch auf die Teilung anderer Eier vermag die Schwerkraft nach den Hertwig'schen Befunden [28] keinen Einfluss auszuüben.

Angesichts dieser endgiltigen Wiederlegung der von Pflüger behaupteten gestaltenden Wirkung seitens der Gravitation auf das tierische Ei muss sich uns die Frage aufdrängen, ob die oben erwähnte Beeinflussung der Organbildung durch die Schwerkraft bei der Keimung der *Marsilia*-Sporen nicht auch weiter nichts als eine hydrostatische Erscheinung ist. Wäre es nicht möglich, dass sich innerhalb der Sporenhülle — ähnlich wie beim Froschei — die verschiedenen Ei-substanzen nach ihrem spezifischen Gewicht ordnen, und dass die Bildung des Stammteiles an die spezifisch leichtere Eisubstanz, die der Wurzel und des Saugorganes aber stets an die schwerere gebunden ist? Meine Antwort hierauf ist die, dass mir diese Möglichkeit nach der Leitgeb'schen Darstellung vollkommen ausgeschlossen zu sein scheint und zwar aus folgenden Gründen: Erstens wird nämlich die Richtung der ersten Teilung, durch welche der stammbildende Teil von dem fuß- und wurzelbildenden getrennt wird, nicht allein durch die Schwerkraft, sondern auch durch die Lage der Archegonaxe bestimmt, durch welche sie nach Leitgeb in jedem Falle hindurch gehen muss, und zweitens bleibt die Wirkung der Schwerkraft ganz aus, wenn die Archegonaxe senkrecht nach oben oder nach unten gekehrt ist, eine Thatsache, die sich übrigens aus dem zuerst angeführten Grunde von selbst versteht. Ist somit erwiesen, dass bei der Organbildung von *Marsilia* einfache hydrostatische Erscheinungen keine Rolle spielen, so ist doch auch sicher, dass die Schwerkraft nicht allein die Orte der Organanlagen am Embryo des genannten Farnkrautes bestimmt, sondern dass hierbei offenbar noch andere Reizursachen beteiligt sind. Hoffentlich werden erneute Untersuchungen uns die Kenntnis der letzteren verschaffen.

e) Die Wirkung des Kontakts. Thigmomorphosen.

Sehr einfach und klar liegen die Verhältnisse in den Fällen, wo durch die Berührung mit einem festen Körper ein spezifischer Gestaltungsprozess ausgelöst wird, der beim Unterbleiben der Berührung überhaupt nicht in Erscheinung tritt. Ein sehr gutes und wohl das am längsten bekannte Beispiel liefern hierfür die Haustorien von *Cuscuta*,

1) An dieser Sachlage wird auch durch die neuen Experimente von O. Schulze [65] nichts geändert. Die Erörterungen, welche Roux [55] an den Schulze'schen Vortrag geknüpft hat, sind vollkommen zutreffend.

welche sich nach Mohl [40] an dem auf der Erde hinkriechenden Keimling erst dann bilden, wenn derselbe mit der Nährpflanze in Berührung gekommen ist. In vortrefflicher Weise sind in neuester Zeit von G. J. Peirce [42] des Näheren die Bedingungen studiert worden, welche bei der Entstehung dieser Saugorgane unbedingt erfüllt sein müssen. Der genannte Forscher konnte zunächst durch verschiedenartige Experimente unzweifelhaft feststellen, dass es wirklich der Kontakt ist, welcher die Haustorienbildung auslöst. Wird z. B. ein Zweig von *Cuscuta*, nachdem er sich 2 oder $2\frac{1}{2}$ Male um einen Spross der Wirtspflanze geschlungen hat, und noch bevor irgend eine Spur von Anschwellungen auf der konkaven Seite der Windungen zu sehen ist, vorsichtig losgelöst, so fährt er eine Weile zu winden fort und beginnt sogar Haustorien zu bilden, welche je nach der Dauer des Kontaktes eine größere oder geringere Ausbildung erfahren. Zur vollen Entwicklung kommen dieselben in diesem Falle aber ebenso wenig wie jene, welche nach Umwinden eines Glas- oder Holzstäbchens¹⁾ gebildet werden. Zu ihrer vollständigen normalen Ausbildung ist also neben dem Kontakt noch ein anderer Reiz notwendig, und ich glaube, nach den Untersuchungen von Peirce das Richtige zu treffen, wenn ich denselben in dem funktionellen Reize der Nahrungsaufnahme erblicke. Während also für die ersten Entwicklungsstadien der Kontaktreiz allein genügt, muss von einem bestimmten Zeitpunkt an zu demselben noch jener Reiz hinzukommen, welcher mit dem Ausüben der Nahrungsaufsaugung verbunden ist. Die eigentümliche Reizbarkeit, auf Kontakt hin die Bildung von Haustorien einzuleiten, ist übrigens nicht auf eine bestimmte Seite des Zweiges beschränkt, sondern rings um denselben gleichmäßig verteilt: Wird nämlich ein gerader Spross von *Cuscuta glomerata* zwischen zwei Bohnenblättern kultiviert, so sendet derselbe nach beiden Seiten seine Saugorgane in die Blätter hinein.

Nach den neuen Untersuchungen von Büsgen [10] werden ferner die verschieden gebauten Appressorien zahlreicher parasitischer Pilze, welche das Anheften dieser letzteren an den Wirtspflanzen bewirken, durch einen Kontaktreiz hervorgerufen, und zwar ist hier nicht nur die Berührung mit dem Wirt, sondern überhaupt jeder Kontakt mit einem festen Körper von Erfolg. Im Gegensatz zu diesen äußeren Haftorganen sollen dagegen die Haustorien d. h. jene Fäden, welche in das Innere des Wirtes eindringen, nicht durch einen Berührungsreiz entstehen, was früher von Frank in seinem Lehrbuch der Botanik behauptet worden war; gewisse Beobachtungen an Erysiphe machen

1) Die Keimschläuche von *Cuscuta* treffen ein gewisses Auswahlvermögen in dem sie nicht um trockene Stützen, wie Holz- und Glasstückchen winden. Die Zweige der erwachsenen Pflanzen haben jedoch diese Eigenschaft eingebüßt, da dieselben in gleicher Weise trockene und feuchte Objekte umschlingen, selbst wenn sie von der Mutterpflanze abgetrennt sind. Vgl. Peirce l. c. p. 78.

es Büsgen vielmehr wahrscheinlich, dass dieselben — zum mindesten bei diesem Pilze — durch einen chemischen Reiz von seiten der Wirtspflanze aus den Haftorganen gleichsam hervorgehockt werden.

Ebenfalls zu den Thigmomorphosen müssen sodann die Haftscheiben gerechnet werden, welche der gewöhnliche wilde Wein (*Ampelopsis hederacea*) bei Berührung mit einer Wand an den Enden seiner negativ heliotropischen Ranken entwickelt. Es ist von großem Interesse, dass eine andere Art von *Ampelopsis* (*A. Veitchii*) — wie bereits Me Nab (cf. Darwin [13] S. 112) erkannte — an ihren Ranken kleine kuglige Anschwellungen bekommt, ehe die Berührung mit einer Fläche stattgefunden hat. Die betreffenden Scheiben nehmen nach einem Kontakt zwar an Größe zu, flachen sich saugscheibenartig ab, und entwickeln an der berührten Seite zahlreiche Haare, sie sind aber schon vorher — und das ist das Wichtige — vollkommen deutlich angelegt. Ich habe mich selbst durch eigene Beobachtungen von der Richtigkeit dieser Angaben überzeugen können. Während also bei der einen *Ampelopsis*-Art ein äußerer Induktionsreiz die Bildung der Haftorgane auslöst, wird bei der anderen die gleiche Wirkung durch eine vorläufig unbekannte innere Ursache erzielt. Nach den Untersuchungen von Darwin [13] werden auch an den hakenförmigen Rankenspitzen von *Bignonia capreolata* Haftscheiben durch einen Berührungsreiz erzeugt. Bringt man einen mit Flachs oder Moos unwickelten Stab in die Nähe einer Ranke, welche — nebenbei bemerkt — gleich den Ranken von *Ampelopsis* negativ heliotropisch ist, so ergreifen die kleinen hakenförmigen Spitzen die Fasern, legen sich um einzelne oder um ein kleines Bündel fest herum und beginnen an ihrer inneren Fläche stark anzuschwellen, so dass nach einigen Tagen ein unregelmäßiges kugliges Polster gebildet ist. Da die Oberfläche dieses Polsters klebrig ist, so bleiben die Flachsfasern oder die dünnen Moosstämmchen leicht daran haften; die Wucherung fährt dann an den Seiten dieser festgeklebten Fasern fort zu wachsen, so dass die letzteren nach einiger Zeit ganz im Innern der Haftscheibe eingeschlossen sind. An glatten Stäben kommt nach Darwin die Bildung der Scheiben gewöhnlich nicht vor, doch konnte er einmal eine solche an einer Ranke entstehen sehen, die sich um einen Stab von $\frac{1}{2}$ Zoll Durchmesser geschlungen hatte. Bei *Haplophium*, einer anderen Bignoniacee, besitzen nach Fritz Müller die Ranken bereits vor jeder Berührung glatte, glänzende Haftscheiben, die jedoch nach dem Haften an einem Gegenstand zuweilen bedeutend vergrößert werden (Darwin l. c. S. 79). Wir haben also hier einen ähnlichen Fall wie bei *Ampelopsis hederacea* und *A. Veitchii* vor uns.

Nach den Angaben von Naudin¹⁾ wird endlich auch an den

1) Litteraturangabe siehe bei Darwin [13].

Ranken von *Peponopsis adhaerens*, einer Cucurbitacee, die Bildung von Haftscheiben durch einen Berührungsreiz ausgelöst.

Auf zoologischem Gebiete ist bis jetzt nur ein einziges Beispiel von der auslösenden Wirkung des Kontaktes bekannt, und zwar ist dasselbe an den Hydroidpolypen *Margelis* und *Pennaria* von Loeb [37] aufgedeckt worden. Die Stämmchen dieser festsitzenden Tiere bringen nämlich überall da, wo sie mit einem festen Gegenstand in Berührung kommen, Stolonen hervor, sofern überhaupt an den betreffenden Stellen Neubildungen erzeugt werden. Es ist hierbei vollkommen gleichgiltig, ob die Berührung an basalen oder terminalen Teilen des Stöckchens stattfindet; eine Polarität ist demnach nicht ausgebildet.

d) Die Wirkung des mechanischen Druckes und Zuges. Mechanomorphosen s. str. 1).

Die Wirkung von Druck und Zug auf das Wachstum und die Gewebeausbildung bei Pflanzen wurde in der neuesten Zeit von Hegler [26] auf die Veranlassung Pfeffer's [48] näher studiert. Der eine Teil dieser Untersuchungen, welcher sich mit dem Einfluss von spannenden Gewichten auf die Geschwindigkeit des Längenwachstums beschäftigt, geht uns in diesem Abschnitte nichts an; es sei nur nebenbei bemerkt, dass der von den Gewichten ausgeübte mechanische Zug das Wachstum nicht etwa beschleunigt, sondern im Gegenteil — wenigstens zu Anfang — verzögert²⁾. Uns interessiert hier nur der Einfluss des Zuges auf die Tragfähigkeit und die Ausbildung der mechanischen Gewebe. Wurde an das hypokotyle Glied von *Helianthus*-Keimpflanzen, welches bei einem Zug von 160 g zerriss, ein Gewicht von 150 g gebunden, so vermochte das betreffende Organ nach zweitägiger Belastung bereits 250 g zu tragen, nach eintägiger Zugwirkung dieser letzteren Last hielt es sodann ein Gewicht von 300 g aus und nach einigen Tagen leistete es sogar einer Last von 400 g Widerstand. Durch die Inanspruchnahme ist also die Tragfähigkeit um ein bedeutendes erhöht worden, und zwar ist es meist die Verstärkung der mechanisch wirksamen Zellwände, welche diese Erhöhung ermöglichte.

Würde in dieser Verdickung der Zellwände der mechanischen Gewebe allein der Einfluss des Zuges bestehen, so wären wir nicht berechtigt, diese Leistung als eine formative Reizwirkung s. str. aufzufassen, denn es handelt sich ja in unserem Falle nur um die quantitative Ausbildung bereits vorhandener Gewebe, nicht aber um die Einleitung qualitativ neuer Bildungsprozesse. Nun hat aber Hegler nachgewiesen, dass unter dem Einfluss von Zug auch neue Festigungselemente entstehen können, welche für gewöhnlich in dem betreffenden

1) Ich gebrauche dieses Wort in einem weit engeren Sinne als Sachs [60].

2) Näheres über diesen Punkt ist bei Hegler [26] selbst sowie in der Mitteilung von Pfeffer [48] und in dessen Werk „Ueber Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen [49] nachzusehen.

Organe nicht vorkommen. „So fehlen bekanntlich im Blattstiel von *Helleborus niger* normalerweise Bastfasern, welche bei besagter Behandlung auftreten und bei starkem Zuge so reichlich werden, dass sie mächtige Sieheln um den Weichbast bilden. Gleichzeitig stellen sich in diesem Objekte formell ähnliche Sklerenchymfasern auf der Innenseite des Xylems ein und auch vermehrte Collenchymbildung trägt außerdem zur Verstärkung der mechanisch wirksamen Systeme bei (S. 639)“. Wir sind also wohl berechtigt, von einer formativen Reizwirkung des mechanischen Zuges zu reden, da in dem angeführten Beispiele nicht nur bereits vorhandene Elemente verstärkt und vermehrt, sondern auch neue Gestaltungsprozesse hervorgerufen werden, die ohne die Zugwirkung nicht stattgefunden hätten.

Es ist klar, dass die selbstregulatorische Verstärkung der Organe infolge der Inanspruchnahme eine große Rolle in der Natur spielt. So weist Pfeffer z. B. darauf hin, dass die Stiele schwerer Früchte mit steigender Gewichtszunahme der letzteren tragfähiger werden und dass die Zug- und Druckwirkungen des Windes ebenfalls zur Vermehrung der Widerstandskraft der Bäume und Sträucher beitragen dürften.

Wie in der kurzen Mitteilung Pfeffer's erwähnt wird, hat Hegler auch Experimente mit Ranken angestellt, welche sich bekanntlich nach dem Ergreifen einer Stütze stark verdicken und eine bedeutend größere Tragfähigkeit gewinnen; und zwar ist diese Verdickung nicht nur auf den Teil beschränkt, welcher die Stütze eng umwickelt hat, sondern sie erstreckt sich auch auf den zwischen Stütze und Ursprungsort an der Pflanze gelegenen Abschnitt. Es dürfte nach den Hegler'schen Experimenten wahrscheinlich sein, dass die Verdickung und Verholzung dieses letzteren Teiles durch den Zug der Pflanze selbst ausgelöst wird, während die Verdickung des um die Stütze gerollten Abschnittes eher durch den Druck, welcher durch das feste Umschnüren hervorgerufen werden muss, eingeleitet werden dürfte. Auch die Verdickung der von Treub [70] näher beschriebenen hakenförmigen Kletterorgane der Gattungen *Uncaria*, *Ancistrocladus*, *Luvunga* etc. sind hierher zu rechnen, wenn wir auch nicht genau wissen, ob hier zur Auslösung der Verdickung ein schwacher, eventuell mit Reibung verbundener Druck genügt oder ob hierzu die Inanspruchnahme seitens der an den Haken aufgehängten Pflanze nötig ist. Ueberhaupt scheinen mir vorerst noch zahlreiche Experimente nötig zu sein, bis man mit vollkommener Sicherheit entscheiden kann, welche Momente bei der Verdickung und Verholzung der Ranken und hakenförmigen Kletterorgane auslösend wirken. So wäre z. B. bei *Ampelopsis hederacea* genau zu untersuchen, ob die Verdickung des Rankenteiles, welcher zwischen dem Ursprungsorte an der Pflanze und den Haftscheiben liegt, durch den Zug der befestigten Sprosse bewirkt wird oder ob hier eine korrelative Ausbildung resp. „eine Fortpflanzung des Reizes“ --- wie man gewöhnlich sagt --- vorliegt.

Uebrigens sei noch erwähnt, dass wir bei der Richtigkeit der wahrscheinlicheren ersten Alternative sehr wohl von einer formativen Reizwirkung von Druck und Zug sprechen können, denn die „Verdickung“ besteht nicht nur in einer Verstärkung der bereits vorhandenen mechanischen Elemente, sondern es wird dabei sehr häufig die ganze Struktur der Organe verändert. Durch den Reiz können also neue Bildungsprozesse eingeleitet werden, die bei seinem Ausbleiben nicht stattfinden.

Während die Reizwirkungen von Druck und Zug auf pflanzliche Objekte erst in der neuesten Zeit auf die Veranlassung von Pfeffer eingehender studiert worden sind, sind bei Tieren schon längst ähnliche Vorkommnisse bekannt; und zwar finden wir sie unter jenen Erscheinungen, welche von Roux [53] unter dem Namen „funktionelle Anpassungen“ zusammengefasst worden sind. Handelt es sich hierbei freilich nur um die Vermehrung bereits vorhandener Elemente, wie bei der Verstärkung der Muskeln eines Turners, so ist es uns nicht erlaubt, von einer formativen Reizwirkung s. str. zu sprechen, da ja hier ein bereits vorhandener Gestaltungsprozess nur zu regerer Thätigkeit angefacht wird. Ja selbst in den Fällen, wo durch die Druck- und Zugrichtung die Anordnung der Bauelemente bedingt wird, wie z. B. in schief geheilten Knochenbrüchen¹⁾, haben wir es nicht mit einer formativen Reizwirkung in unserem Sinne zu thun, obwohl hier die innere Struktur des Organs affiziert wird; denn es erstreckt sich diese Beeinflussung der Struktur nur auf die Anordnung der Bauelemente, nicht aber auf die qualitative Beschaffenheit derselben. Um eine wirkliche formative Reizwirkung handelt es sich dagegen bei der Bildung der sogenannten Reit- und Exerzierknochen, wo durch das Andrücken der Oberschenkel an das Pferd und durch das Schultern und Anlegen des Gewehres die Elemente der Muskelseiden, der Sehnen oder des intermuskulären Bindegewebes der Adduktoren der Oberschenkel resp. des *Musculus pectoralis* und *M. deltoïdes* zur Produktion von Knochenplättchen angeregt werden können²⁾. Der Druckreiz löst also in solchen Fällen einen neuen Bildungsprozess aus, der bei Wegfall des Reizes ebenfalls ausgeblieben wäre. Es liegt auf der Hand, dass wir es also hier im Prinzip mit der gleichen Erscheinung zu thun haben wie oben bei *Helleborus niger*, wo der Reiz eines spannenden Gewichtes im Blattstiel eine äußerst reichliche Produktion von Bast-

1) Es ist Roux [53] gewesen, welcher in seiner bekannten Schrift „Der Kampf der Teile im Organismus“ zum ersten Mal den Versuch gemacht hat, die von G. Hermann Meyer aufgedeckte zweckmäßige Struktur der Knochen nebst vielen anderen inneren Zweckmäßigkeiten dem Verständnis näher zu bringen. Wir werden uns im zweiten Teil dieser Untersuchung eingehender mit der Roux'schen Ansicht zu befassen haben.

2) conf. Ziegler [75] I S. 246 u. II S. 258.

fasern erzeugte, welche normalerweise in dem betreffenden Organ nicht zu finden sind.

e) Die Wirkung chemischer Stoffe. Chemomorphosen.

Wohl die größte Bedeutung für eine kausale Auffassung der Formen dürften jene Bildungsprozesse haben, welche durch chemische Stoffe eingeleitet werden. Zwar lässt es sich in den meisten Fällen zunächst nur wahrscheinlich machen, dass es wirklich irgend ein chemischer Stoff ist, welcher formenauslösend wirkt, aber es gibt auch Beispiele, bei denen dies schon jetzt sicher ist. Ich meine hiermit die Gallen und namentlich jene, welche von den verschiedensten Insekten, besonders aber den Blatt- und Gallenwespen an pflanzlichen Organen hervorgerufen werden. So beobachtete Adler [1], dass die *Nematus Vallisnerii*-Wespe, welche ihre Eier mittels eines scharfen Stachels in die jungen Blättchen der Endtriebe von *Salix amygdalina* legt, in die Wunde das Sekret einer Giftdrüse fließen lässt. Die Wirkung dieses Sekretes soll bereits nach einigen Stunden an dem veränderten Aussehen des Blattes zu erkennen sein. Da nun außerdem die Ausbildung der Galle nach ca. 14 Tagen vollkommen beendet ist, die Larve aber dem Ei immer noch nicht entschlüpft ist, so ist es schon nach diesen Beobachtungen wahrscheinlich, dass in dem vorliegenden Falle die Gallenwucherung wirklich von dem Giftblasensekret veranlasst wird, und die alte, schon früher von Malpighi, und später wieder von Laeaze-Duthiers vertretene Ansicht hier also das Richtige trifft. Zur vollkommenen Sicherheit ist dieses Resultat aber erst durch die eingehende Untersuchung geworden, welche Beyerinck [4] über dieselbe Galle angestellt hat. Derselbe konnte nämlich feststellen, dass sich die Galle auch dann entwickelte, wenn von der Wespe in die Wunde nur ein Tropfen des zähflüssigen Giftblaseninhaltes¹⁾ aber kein Ei entleert worden war oder wenn man letzteres sofort nach der Ablage mit einer Nadel abgetötet hatte. Dass der mechanische Reiz des Stachels allein zur Gallenbildung genügt, ist aber dadurch ausgeschlossen, dass es andere Tenthrediniden gibt, welche ganz ähnliche Wunden wie *Nematus Vallisnerii* (syn. *Capreae*) an jungen Weidenblättern erzeugen können, ohne damit jedoch irgend welche Wucherungen zu veranlassen. So dürfte denn die chemische Natur des formativen Reizes im vorliegenden Falle sicher begründet sein. Dies ist nun aber auch in vielen anderen

1) Das „Gift“ von *Nematus Capreae* ist nach Beyerinck eine zähflüssige, durchsichtige Proteïnsubstanz, ähnlich dem Gifte der Bienen, Wespen und Hummeln. Letzteres vermag übrigens nach den früheren Untersuchungen des genannten Forschers keine morphologischen Veränderungen an den jungen Geweben der Rosen und Eichen zu verursachen. Die Quantität des in die Wunde entleerten Giftes ist im Vergleich zur Größe der ausgewachsenen Galle gering: das „Gift“ hat also einen „enzymatischen“ Charakter (Beyerinck).

Fällen namentlich nach den Untersuchungen von Adler [1] und Beyerinck [4—6] nicht zu bezweifeln. In seiner ersten großen Arbeit „Ueber die Gallen einiger Cynipiden“ hat letzterer Autor die chemische Natur der Wirkung des Gallentieres an einer ganzen Anzahl Arten außer Frage gestellt. Freilich geht hier der formative Reiz nicht vom Muttertier sondern von der Larve aus; und zwar kann der Bildungsprozess schon eingeleitet werden, wenn die Larve die Eihülle noch gar nicht verlassen hat, eine Thatsache, die zugleich einen deutlichen Beweis liefert, dass es nicht der mechanische Reiz des Nagens seitens der Larve ist, welcher formenauslösend wirkt. Außerdem genügt nicht ein einmaliger Impuls, sondern es ist eine längere Einwirkung der Larve resp. ihres formativen Stoffwechselproduktes zur vollständigen Ausbildung der Galle nötig. Die letzten Stadien des Gallenwachstums können zwar auch ohne die Larve zu Stande kommen, stirbt letztere aber zu früh, so bleibt auch die Entwicklung des Cecidiums stehen [l. c. S. 178]¹⁾.

Von den vorstehenden Beispielen abgesehen, könnte man mit Leichtigkeit noch eine ganze Anzahl Fälle anführen, wo die chemische Natur des gallenerzeugenden Reizes ebenfalls nicht zu bestreiten sein dürfte; und ich bin überzeugt, dass sich letzteres bei genauer Untersuchung auch in den meisten jener Fälle herausstellen dürfte, wo zur Zeit die Wirkung einer ausschließlich mechanischen Reizung seitens des Gallentieres noch nicht ausgeschlossen ist. Die chemische Natur des Reizes dürfte in Zukunft namentlich da nachgewiesen werden, wo es nicht nur zu einem energischeren Wachstum, sondern zur Entstehung eines komplizierteren Gebildes kommt.

Es ist für uns von Wichtigkeit alle die Fälle, wo es nur zu einer durch energischeres Wachstum verursachten Wucherungen kommt, von jenen zu unterscheiden, wo die von dem Sekret des Gallentieres affizierte Zellengruppe veranlasst wird, nicht nur mehr, sondern auch etwas anderes als sonst zu liefern. Gerade dieser letztere Umstand berechtigt uns, von einem formativen Reize bei der Entstehung der Gallen zu reden, obwohl es nach den Untersuchungen von Beyerinck feststeht, dass in den Gallen meist dieselben Elemente — zwar in eigenartiger Kombination und Anordnung — wie in der Nährpflanze vorkommen. Auf dieses „meist“ d. h. „nicht immer“ ist jedoch ein gewisser Nachdruck zu legen. Einmal gibt nämlich Beyerinck selbst zu, dass besonders die kompliziert gebauten Gallen von *Cynips kollari* und *C. gallae tinctoriae* mehrere Charaktere zu besitzen scheinen, welche normalerweise in der Wirtspflanze nicht zu finden sind, und zweitens ist es ausgemacht, dass in den pathologischen Bildungen, welche von

1) Diese bei den Cynipiden festgestellte Thatsache darf natürlich nicht verallgemeinert werden; es ist vielmehr sicher, dass die notwendige Einwirkungs-dauer bei den differenten Gruppen der gallenerzeugenden Tiere verschieden ist.

Brandpilzen (Ustilagineen) hervorgerufen werden, Zellen gebildet werden können, welche der befallenen Pflanze sonst fehlen. Ich denke hierbei an die Deformationen, welche nach Solms [66] von *Ustilago Treubii* an *Polygonum chinense* hervorgerufen werden und capillitiumartige Zellen aufweisen, die das Ausstreuen der Sporen des Brandpilzes besorgen. Wir haben es hier zwar mit einer pathologischen Bildung zu thun, welche von einem pflanzlichen Organismus an einem solchen von gleicher Herkunft hervorgerufen wird, es scheint mir aber im Prinzip vollkommen gleichgiltig zu sein, ob das formenauslösende Stoffwechselprodukt von einem Tier oder von einer Pflanze stammt. Es dürfte deshalb wahrscheinlich sein, dass sich bei genauer Untersuchung in den hoch differenzierten Gallenbildungen manche Charaktere vorfinden werden, welche sonst in der Mutterpflanze fehlen.

Uebrigens müssen wir betonen, dass die Lösung dieses Problems für die Frage, mit der wir uns in dieser Untersuchung befassen, vollkommen gleichgiltig ist, ja dass uns sogar die bereits jetzt gesicherte Thatsache, nach welcher in den komplizierteren Gallenbildungen häufig zahlreiche Charaktere vorkommen, welche sich zwar in anderen Regionen der Nährpflanze, aber nicht in dem befallenen Organ vorfinden, an diesem Orte nichts angeht. Für uns ist das Wichtige dies, dass durch das formative Stoffwechselprodukt des gallenerzeugenden Organismus Zellen zur Hervorbringung oft hoch differenzierter Bildungen veranlasst werden, deren Entwicklung bei Wegfall des Reizes unterblieben wäre.

Es ist von großer Bedeutung für uns, stets daran zu denken, dass der spezifische Charakter der verschiedenen Gallenbildungen durch zwei Momente bestimmt ist: einmal nämlich durch die Beschaffenheit des Reizstoffes und zweitens durch die des reagierenden Organismus. Hieraus ergibt sich ohne weiteres, dass dasselbe Organ je nach der Beschaffenheit des formativen Reizstoffes die verschiedensten Gebilde hervorbringen kann, und dass andererseits von demselben Reiz an differenten Substraten verschiedene Effekte erzielt werden können. Für diesen zweiten Fall hat F. Löw ein Beispiel in den Gallen von *Cecidomyia artemisiae* entdeckt, welche je nachdem sie auf *Artemisia campestris* oder *A. scoparia* vorkommen, verschieden beschaffen sind. Die verschiedene Reaktionsfähigkeit braucht sich übrigens nicht äußerlich in einer morphologischen Differenz zu zeigen, denn einmal ist es durch Wachtl bekannt geworden, dass *Aphilothrix lucida* Htg. sowohl an verschiedenen Organen (Blättern und Früchten) als auch an drei verschiedenen Eichenarten (*Quercus sessiliflora*, *pubescens* und *pedunculata*) die gleichen Gallen erzeugt, und sodann ist festgestellt, dass *Rhinocola speciosa* an Blättern einer und derselben Pappelart in Deutschland andere pathologische Gebilde als in Aragonien verursacht¹⁾. Im ersten

1) Diese Thatsachen sind nach Eckstein [20 S. 60] zitiert.

Fall offenbart sich also bei verschiedenem Bau eine gleiche und im letzten bei gleichem Bau eine verschiedene Reaktionsfähigkeit.

Von allgemeiner Wichtigkeit ist endlich noch die Thatsache, dass vollkommen ausgebildete Gewebe oder Organe durch den Reiz des Gallentieres nicht zu neuer formativer Thätigkeit angeregt werden können. Die Untersuchungen sämtlicher Gallenforscher scheinen mir in diesem Punkte übereinzustimmen.

(Fortsetzung folgt.)

Zur Frage über die Histogenese der Kleinhirnrinde.

(Aus dem histologischen Laboratorium der kaiserl. Universität in Moskau.)

Vorläufige Mitteilung von Dr. S. Popoff.

Das lebhafteste Interesse, welches in der letzten Zeit die Lehre von der Entwicklung des Kleinhirns überhaupt und namentlich von der Histogenese der Rinde desselben in der Litteratur erregt, gab dem geehrten Herrn Prof. Ogneff Veranlassung mir das Studium der Entwicklung der Kleinhirnrinde nach der Golgi'schen Methode zu empfehlen. Diese Methode, die in so hohem Grade dazu verholfen hat, unsere Kenntnisse über den Bau des centralen Nervensystems zu erweitern, wurde in diesem Falle noch aus dem Grunde gewählt, dass eine Anzahl neuerer Arbeiten, mit Hilfe anderer Methoden ausgeführt über das Thema, das uns beschäftigt, manche Fragen ungelöst gelassen hat, deren Erläuterung die Golgi'sche Methode befördern konnte. — Außer dieser von mir leicht modifizierten Methode fixierte ich die Objekte in der Fleming'schen oder Hermann'schen Flüssigkeit und färbte sie mit Safranin oder Hämatoxilin.

Meine Forschungen stellte ich an Embryonen von Schafen, Katzen, Hunden, Meerschweinchen und teilweise Hühnchen an.

Die früheste Periode, die es mir mit Silber zu imprägnieren gelang, entspricht der ersten Periode in den Erforschungen von Lahousse¹⁾. In den mit Safranin gefärbten Präparaten unterscheiden wir 3 Schichten: die innere, die mittlere und die äußere. Die innere besteht aus einer Reihe spindelförmiger Zellen, welche nebeneinander liegend durch eine homogene interzelluläre Substanz von einander abgetrennt sind. Die Kerne der Zellen befinden sich in einem Zustande von lebhafter Mitose (la couche-mère von Lahousse). Die mittlere und breiteste Schicht wird aus mehreren Reihen von Zellen gebildet, welche aus ihren beiden Polen zwei lange Fortsätze vertikal in der Richtung der beiden Oberflächen der Kleinhirnlamelle senden. Die inneren Fortsätze einziger Zellen gelangen bis zur Membrana limitans

1) Recherches sur l'ontogenèse du cervelet. Archives de Biologie.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1895

Band/Volume: [15](#)

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

Artikel/Article: [Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängern in der tierischen Ontogenese. 721-745](#)