

# 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.**

1. November 1895.

**Nr. 21.**

---

**Inhalt:** **Herbst**, Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese (Fortsetzung). — **R. v. Erlanger**, Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden (*Macrobotus Macroonyx* Duj.). — **F. v. Wagner**, Einige Bemerkungen zu O. Hertwig's Entwicklungstheorie.

---

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.

(Fortsetzung.)

Nach diesen allgemeinen Erörterungen könnte man vielleicht ein näheres Eingehen auf die verschiedenen Formen der Gallenbildungen, auf ihre Organisation und auf die Abstufungen in der letzteren erwarten; ein derartiges Unternehmen würde aber meiner Meinung nach nicht nur zu weit führen, sondern auch mit dem Zweck dieser Zeilen nicht im Einklang stehen. Ich verweise deshalb den Leser namentlich auf die vortrefflichen Untersuchungen von Beyerinck [4—6], welche mit großem Verständnis für morphologische Probleme angestellt worden sind.

Selbst die einzelnen Fälle aufzuzählen, in denen es sich aller Wahrscheinlichkeit nach ebenfalls um einen formativen Reiz chemischer Natur handelt, würde unsre Arbeit so sehr anschwellen lassen, dass wir uns damit begnügen wollen, einige pathologische Veränderungen, welche anderen Organismen als Blatt- und Gallwespen ihre Entstehung verdanken, cursorisch anzuführen. Je nachdem wir den Begriff „Galle“ enger oder weiter fassen, können wir selbstverständlich alle nachfolgenden Beispiele zu den Gallenbildungen rechnen. Dass wir bei der Auswahl dieser Beispiele nur solche wählen dürfen, bei denen es

sich nicht nur um eine hypertrophische Gewebeentwicklung, sondern um eine qualitative, dem betreffenden Ort sonst fremde Bildung handelt, hätte wohl kaum noch einmal der Erwähnung bedurft.

Zu den Fällen, welche diese Bedingung erfüllen, gehören z. B. die verschiedenen Bildungsabweichungen, welche von parasitischen Milben (*Phytoptus*-Arten) hervorgebracht werden und für uns besonders deswegen interessant sind, weil wir an ihnen zwei differente formative Reizwirkungen unterscheiden können.

Einmal werden nämlich durch die Phytopten, welche übrigens die befallenen Organe nicht durch ihr Saugen allein, sondern auch durch ein Drüsensekret zur formativen Thätigkeit anregen dürften, wirkliche Neubildungen hervorgerufen, die meist in abnormer Haarbildung auf Blättern, in echten Gallen oder in Sprossungen an ungewöhnlichen Orten (in Blüten) bestehen. Sodann können aber durch die Milben auch gefüllte Blüten erzeugt werden, d. h. es kann an Stelle des einen Organes ein anderes äquivalentes entstehen. Durch Uebertragung degenerierter Knospen von *Valeriana tripteris*, welche Phytopten beherbergten, auf Knospen von anderen Valerianaceen und von Cruciferen ist es Peyritsch [43] gelungen, an einer großen Anzahl von Gattungen und Arten gefüllte Blüten von der Petalodie einzelner Staubgefäße und Carpiden bis zur vollständigen Füllung hervorzurufen. Wollte man für diese Kategorie von formativen Reizen, welche sich in derartigen Fällen kundgibt, eine besondere Bezeichnung einführen, so könnte man passend von metamorphosierenden formativen Reizen reden. Bei der Vergrünung von Blüten durch Blattläuse, die von Peyritsch [44] z. B. bei *Arabis* festgestellt worden ist, würde es sich also auch um eine metamorphosierende Reizwirkung handeln.

Aehnliche Unterschiede zwischen wirklichen Neubildungen und Metamorphosen zeigen sich auch unter den morphologischen Veränderungen, welche die verschiedenen parasitischen Pilze an ihren Wirtspflanzen hervorrufen. So werden z. B. die Staubfäden von *Knautia arvensis* durch *Peronospora violacea* in violette Blumenblätter und die Blumenblätter und Staubgefäße von Cruciferen (*Raphanus*) durch *Cystopus candidus* in grüne, meist sehr deformierte Laubblätter verwandelt, während verschiedene Arten der Gattung *Exoascus* die von ihnen infizierten Stellen der Wirtspflanze zu reichlicher und abnormer Verzweigung anregen, welche zu einem strauchartigen Gebilde, dem sogenannten „Hexenbesen“ führt. An Tannen und Buchen sind derartige Bildungen häufig zu sehen.

---

In der normalen Entwicklung spielen äußere formative Reize chemischer Natur nach de Bary [3 S. 86—92] wahrscheinlich eine Rolle bei der Entstehung der Antheridienäste an den monöcischen Formen der Saprolegnien. Möglicherweise diffundieren nämlich von den Oogonien

selbst erzeugte oder während ihres Bildungsprozesses entstandene Stoffe in das umgebende Medium, welche an den in der Nähe befindlichen Pilzschläuchen das Auswachsen der männlichen Begattungsäste auslösen und denselben außerdem die Wachstumsrichtung nach dem Oogonium zu vorschreiben. Auch in den Fällen, wo ein Substanzübertritt aus dem Antheridium Schlauch in das Ei nicht vorkommt wie z. B. bei *Peronospora*, dürfte ein ausgeschiedener Stoff des männlichen Schlauches die Ausbildung der derbwandigen Oospore veranlassen. Von großem Interesse ist endlich noch die nach Sachs [56] von Hildebrand festgestellte Thatsache, dass bei den Orchideen die vollständige Ausbildung der Ovula erst eintritt, wenn die Narbe bestäubt worden ist. Die Reifung scheint also in diesem Falle durch einen chemischen Reiz eingeleitet zu werden, welcher vom Pollen ausgeht.

Auf zoologischem Gebiete haben wir es wahrscheinlich mit chemischen formativen Reizen bei der Entstehung jener Neubildungen zu thun, welche von Bakterien resp. von den Stoffwechselprodukten derselben verursacht werden. In seiner Schrift „Ueber die Einwirkung lebender Pflanzen- und Tierzellen aufeinander“ ist Billroth [7] auf diesen Punkt näher eingegangen, so dass ich auf ihn verweisen kann. Sodann ist auch die Entstehung der Lithium-Larven aus befruchteten Seeigeleiern bei Zusatz geringer Mengen Lithium zum Seewasser als formative Reizwirkung anzusehen [29]. Wir werden im allgemeinen Teil noch einmal auf die Lithium-Larven zu sprechen kommen und daselbst auch untersuchen, mit was für einer Art von formativem Reize wir es in diesem Falle zu thun haben. Hier sei nur noch erwähnt, dass typische Lithium-Larven nur dann gezüchtet werden können, wenn die Eier ungefurcht oder auf frühen Furehungsstadien in die Lösung gebracht werden, dass dagegen der Entwicklungsgang ausgeschlüpfter *Blastulae* oder gar *Gastrulae* nicht mehr in die Bahnen der Lithium-Larven gelenkt werden kann. Nimmt somit der morphologische Einfluss des Lithiums mit fortschreitender normaler Entwicklung ab, so zeigt sich auf der anderen Seite eine Nachwirkung, wenn die *Blastulae*, noch bevor sie etwas von der morphologischen Wirkung des Lithiums erkennen lassen, der Lithium-Lösung entnommen und in reines Seewasser zurückgebracht werden<sup>1)</sup>.

1) Ich habe die formative Wirkung der Stoffwechselprodukte der Bakterien und des Lithiums trotz der Ueberschrift dieses ersten Teiles, in dem nur von den morphogenen Reizreaktionen der Pflanzen und festsitzenden Tiere die Rede sein sollte, doch gleich an dieser Stelle erwähnt, weil wir gerade aus der Lithium-Wirkung manche Thatsachen von allgemeiner Wichtigkeit kennen lernen können, und weil gerade die Untersuchungen über die Wirkung dieses Metalles für mich der Ausgangspunkt für jene wissenschaftliche Richtung geworden sind, welche in diesen Blättern konsequent weiter verfolgt wird.



f) Die Wirkung von trockener und feuchter Umgebung. Xero- und Hygro-morphosen. (Die Wirkung vermehrter und verminderter Transpiration).

Bevor wir in diesem Kapitel zu dem eigentlichen Thema übergehen, müssen wir genau feststellen, welche Thatsachen wir zu berücksichtigen und welche fortzulassen haben, denn wir würden bei ungenügender Materialsichtung mit diesem einzigen Abschnitt einen ganzen Band füllen können. Zunächst ist es klar, dass alle jene Arbeiten für uns wertlos sind, welche auf rein spekulativem Wege nachzuweisen suchen, dass gewisse Charaktere zahlreicher Pflanzengruppen (z. B. der Succulenten, der Wüstenpflanzen und mancher Vertreter der australischen Flora) durch den Einfluss des trockenen Klimas entstanden zu denken und als Schutzmittel gegen übermäßige Transpiration aufzufassen sind. Die Arbeiten von Areschoug, Johow, Kerner, Tschirch, Volkens und anderer werden infolge dessen unberücksichtigt bleiben. Wirklichen Wert haben für uns nur solche Untersuchungen, welche sich entweder mit der Entwicklung einer und derselben Pflanze, an trockenen und feuchten Standorten im Freien beschäftigt oder — was das allerbeste ist — den Einfluss von Trockenheit und Feuchtigkeit auf experimentellem Wege geprüft haben. Die Zahl der Arbeiten, welche auf diese letztere Weise der Frage näher getreten sind, ist sehr gering; nur Constantin [11—12], Kohl [33] und Lothelier [38] sind hier — so viel mir bekannt — zu nennen.

Der letzte dieser drei Forscher beschäftigte sich mit dem Einfluss von trockener und feuchter Luft auf die Dornenbildung bei *Berberis vulgaris*, dem Sauerdorn. Es zeigte sich hierbei, dass die Sprosse dieser Pflanze in feuchter Luft an Stelle der Dornen fein gezähnelte Blätter mit wohl entwickeltem Parenchym und langen Stielen erzeugten, während in trockener Atmosphäre nur anfangs aus den untersten Anlagen eine Anzahl normal ausgebildeter Blätter entstanden, weiter oben dagegen aus den jüngeren Anlagen spitze und stechende Dornen hervorgingen. Die zwischen diesen beiden Extremen liegenden Augen hatten Uebergänge zwischen echten Laubblättern und echten Dornen erzeugt. Nun lehrt zwar eine vergleichende Betrachtung, dass die letzteren gleichsam umgewandelte Nerven der ersteren sind, aber es ist auch klar, dass zur Erzeugung von echten Laubblättern andere Bildungsursachen als zu der harter und spitzer Dornen notwendig sind. Wir können infolge dessen sehr wohl von einem morphogenen Reiz seitens der trockenen resp. der feuchten Atmosphäre reden. Wächst der Spross in der letzteren, so werden die sich ausbildenden Anlagen zu Laubblättern, wächst er dagegen in der ersteren, zu Dornen bestimmt<sup>1)</sup>.

1) Nebenbei sei bemerkt, dass Lothelier in einer anderen Arbeit [39] auch einen Einfluss heller Beleuchtung auf die Ausbildung der Dornen und ihrer achselständigen Blattbüschel bei *Berberis* nachgewiesen hat.

Von großem Interesse sind für uns die Untersuchungen von Kohl [33], welcher an zahlreichen Pflanzen den Einfluss von trockener und feuchter Luft auf den anatomischen Bau der Blätter und ganz besonders der Stengel experimentell geprüft hat. Er zog seine Versuchsobjekte bei sonst gleichen Bedingungen unter Glasglocken; nur die Luft in deren Innern wurde entweder feucht oder mittels Chlorkalcium trocken gehalten. Die zur Vergleichung benutzten Querschnitte der Stengel wurden stets an entsprechenden Orten der Versuchspflanzen ausgeführt. Schon der äußere Habitus der letzteren war nach den Kulturbedingungen verschieden: „die in feuchter Atmosphäre gewachsenen Individuen zeigten fast immer längere Internodien und Blattstiele und größere Blattspreiten; aber immer waren sämtliche Organe dünner als bei in trockener Atmosphäre erwachsenen Exemplaren. Alle Organe, besonders die Blätter wurden weniger ausmodelliert; die Ausbuchtungen der *Lamina* wurden schwächer, Riefen und Kanten der Stengel flacher oder schwanden ganz“ (l. c. S. 99). Nun sind aber alle diese Veränderungen rein quantitativen Charakters, sie bestehen nur in größerer oder geringerer Ausbildung bei beiden Versuchspflanzen vorhandener Elemente; ja selbst die mangelhafte Ausbildung der Riefen und Kanten oder ihr gänzliches Schwinden ist nur durch eine geringere Ausbildung der unter ihnen liegenden Gefäßbündel bedingt. Wären also in der obigen Aufzählung sämtliche Unterschiede angeführt worden, die bei trockener und feuchter Kultur an Individuen derselben Pflanzenspecies zu beobachten sind, so könnten wir schwerlich von einem formativen (morphogenen) Reize des hygrometrischen Zustandes der Luft sprechen.

Nun ist aber ein Hauptunterschied zwischen den beiderlei Versuchspflanzen häufig der, dass Stengel und Blätter in feuchter Atmosphäre schwach oder fast gar nicht, in trockener dagegen stark behaart sind, was sich nach Kohl an behaarten Kompositen und Labiaten sehr schön nachweisen lassen soll. Haben wir es hier auch nur mit einer stärkeren Ausbildung in quantitativer Hinsicht zu thun oder werden durch den geringen Feuchtigkeitsgehalt der Luft neue Bildungsprozesse eingeleitet? Mir scheint letzteres der Fall zu sein und zwar aus folgendem Grunde: Um eine stärkere quantitative Ausbildung würde es sich handeln, wenn die Haare in trockener Atmosphäre nicht zahlreicher, sondern nur größer und dicker würden; wenn aber weit mehr Epidermiszellen als sonst zu Haaren auswachsen, so gehört hierzu eben ein neuer bestimmter Wachstumsprozess in den betreffenden Zellen, denn die rein quantitative Veränderung der letzteren würde wohl zu einer Zunahme, nie aber zur Bildung eines Haares führen, zu welcher eine Materialzunahme in einer bestimmten Richtung d. h. also ein bestimmt gerichteter Wachstumsmodus notwendig ist. Somit dürfte es klar sein, dass in zahlreichen Epidermiszellen bei trockener Atmosphäre neue Bildungsprozesse eingeleitet werden können, welche bei feuchter nicht in Erscheinung getreten wären.

Zu dem gleichen Resultat werden wir kommen, wenn wir nunmehr einen Blick auf die inneren Veränderungen werfen, welche durch einen trocknen Standort hervorgerufen werden können. Zwar begegnen wir auch hier zunächst einer Anzahl Unterschiede, welche nur quantitativen Charakter haben. Die in trockener Luft gewachsenen Pflanzen besitzen eine dickere Cuticula, die Außenwände ihrer Epidermiszellen sind dicker, die Wände der unter der Epidermis gelegenen Rindenparenchymzellen sind collenchymatisch verdickt und die Interzellularräume reduziert. Bei *Mentha aquatica* befinden sich unter der Epidermis der Stengelkanten Collenchymbündel, welche in trockener Luft mächtig entwickelt und unter einander durch Collenchymstreifen verbunden sind, sodass das Rindenparenchym ringsum von einem Collenchymmantel eingeschlossen ist. Alle diese Veränderungen beruhen im Grunde genommen auf Membranverdickungen und sind infolge dessen rein quantitativen Charakters. Letzteres scheint mir auch bei der Vermehrung <sup>1)</sup> der Gefäße in trocken gehaltenen Stengeln der Fall zu sein, denn es wird hier auch nur die xylembildende Thätigkeit des Gefäßbündelkambiums erhöht, nicht aber ein neuer Bildungsprozess ausgelöst.

Außer diesen Veränderungen hat nun aber Kohl auch einige Thatsachen aufgedeckt, welche deutlich zeigen, dass durch einen trockenen Standort sogar neue Bildungsprozesse veranlasst werden können. So ist z. B. bei *Mentha aquatica* und *Ficus scandens* zwischen dem Mark und der Kambiumschicht bei trocken gehaltenen Exemplaren ein Sklerenchymring eingeschoben, welcher bei in feuchter Luft gezogenen Pflanzen vollständig fehlt. Es ist klar, dass man in diesen beiden Fällen mit bloßer Membranverdickung und gesteigerter zellenbildender Thätigkeit der Kambiumschicht nicht auskommt, sondern dass hier in der That neue Bildungsprozesse durch die trockene Luft hervorgerufen worden sind. Um einen morphogenen Reiz der trockenen Atmosphäre handelt es sich auch bei *Phragmites communis*, dem gemeinen Schilfrohr, um dessen Gefäßbündel an der äußeren, oft aber zugleich auch an der inneren Seite Bastfaserbündel erzeugt werden, welche bei feuchten Kulturbedingungen überhaupt nicht zur Entwicklung gelangen.

So dürfte denn zur Gentige bewiesen sein, dass die Veränderungen,

---

1) Nebenbei sei bemerkt, dass nicht nur die Zahl der Gefäße, sondern auch ihre Weite bei trockenen Kulturbedingungen zunimmt. Kohl hat in seiner Arbeit eine große Anzahl äußerst instruktiver Abbildungen gegeben, welche nicht nur diese Veränderungen, sondern auch alle anderen, die durch den Aufenthalt in trockener Luft erzeugt werden, deutlich erkennen lassen. Es ist ein leichtes, sofort beim Anblick eines Querschnittes zu sagen, ob er von einer Pflanze, die in trockener Luft, oder von einer solchen, die in feuchte gezogen worden ist, herstammt.



welche zahlreiche Pflanzen in trockener Luft erfahren, wenigstens zum Teil formative (morphogene) Reizwirkungen in unserem Sinne sind.

In einem sehr merkwürdigen Lichte erscheinen die morphologischen Wirkungen, wenn wir bedenken, dass die Transpiration der Pflanzen in trockener Luft erhöht, in feuchter dagegen vermindert oder überhaupt ganz aufgehoben wird. Es ist klar, dass der hygrometrische Zustand der Atmosphäre nur auf diese Weise d. h. durch Steigerung oder Herabsetzung der Transpiration auf die Pflanzen einwirken kann. Wir haben deshalb bereits in der Ueberschrift zu diesem Kapitel angedeutet, dass man, anstatt von den morphologischen Wirkungen von trockener und feuchter Luft zu reden, auch von denen erhöhter und verminderter Transpiration sprechen kann. Hieraus ergibt sich nun aber der wichtige Schluss, dass sämtliche Veränderungen, welche die gesteigerte Transpiration an trocken gehaltenen Pflanzen hervorruft, zugleich befähigt sind, den Ursachen, welchen sie selbst ihre Entstehung verdanken, entgegen zu wirken: „die Transpirationsbedingungen bringen mit anderen Worten ihr eigenes Korrektiv hervor“, wie sich Kohl (l. c. S. 95) sehr richtig ausdrückt. Denn kann es bessere Mittel zur Hemmung übermäßiger Transpiration geben als Verdickung der Cuticula, die Verdickung der Epidermiszellenwände, die collenchymatische Verdickung und Verschmelzung der äußeren Lagen von Rindenparenchymzellen, die Reduzierung der Intercellularräume, die Erzeugung vorher nicht vorhandener Sklerenchymringe oder Basifaserbündel? Ja auch die Entstehung von Dornen an Stelle von Blättern bei *Berberis* kann als zweckmäßige Reaktion aufgefasst werden, denn es ist zur Herabsetzung der Transpiration offenbar sehr praktisch, die Summe der transpirierenden Blattflächen zu vermindern.

Nach dieser eingehenden Schilderung der Ergebnisse von Kohl's Untersuchungen wollen wir über die Constantin's kurz hinweggehen, zumal durch die von diesem Forscher gewählten Kulturbedingungen — er zog Stengel einer und derselben Pflanze entweder ganz in der Luft oder teilweise im Boden — nicht nur die Transpirationsverhältnisse, sondern auch noch andere Faktoren, welche für die Ausgestaltung pflanzlicher Organe von Bedeutung sind, abgeändert werden. Erwähnt mag nur werden, dass manche Veränderungen, welche der genannte Autor an unterirdisch gewachsenen Stengeln konstatierte, mit den Ergebnissen von Kohl an künstlich feucht gehaltenen Objekten, deren Transpiration also herabgesetzt resp. ganz unterdrückt ist, übereinstimmen, worauf übrigens der zuletzt genannte Forscher selbst hinweist, und dass diese Veränderungen sich nicht nur in quantitativer (in der Verdünnung der Zellwände und Hand in Hand damit gehend in der Verminderung oder im Schwund des Collenchyms, in der Reduktion des Holzteiles an unterirdischen Stengeln u. s. w.),

sondern auch in qualitativer Hinsicht äußert. Ein Beispiel hierfür liefern die in der Luft gewachsenen Stengel des Ricinus, der Gurken und der Kartoffel, welche im Gegensatz zu künstlich in der Erde gezogenen Exemplaren einen Ring von verholzten Bastfasern besitzen, der jenen vollständig fehlt. Es ließe sich aus dieser Thatsache vielleicht schließen, dass zur Entstehung des Bastfaserringes in den Stengeln der genannten Pflanzen ein bestimmtes Transpirationsmaß notwendig ist, welches in der Erde nicht erreicht werden kann, man darf jedoch nicht vergessen, dass dieser Schluss deshalb unsicher ist, weil durch die Kultur unter der Erde nicht nur die Transpiration alteriert resp. unterdrückt, sondern auch das Licht abgeschlossen wird, dessen Einfluss auf die Gestaltungsprozesse der Pflanzen feststeht.

Ebensowenig brauchbar für unsre Zwecke wie die Untersuchungen Constantin's sind die in der Natur beobachteten Standortsviarietäten, da sich hier in den meisten Fällen ebenfalls nicht mit Bestimmtheit angeben lässt, ob die Veränderungen wirklich auf erhöhter resp. verminderter Transpiration oder auf irgend einem anderen Faktor beruhen. Ein Beispiel, wo die Veränderung mit Sicherheit auf erhöhte Transpiration zurückzuführen ist, führt Kohl in seiner oben zitierten Arbeit (S. 97) nach den Angaben von Andrée an. Es handelt sich hier um *Trifolium hybridum* L., welches an einem trockenen Standorte bei anhaltenden trockenen Ostwinden in die Varietät *Tr. elegans Savi* übergegangen war. Die Veränderungen, welche Alpenpflanzen in der Ebene und Flachlandpflanzen an erhöhten Standorten erfahren, sind für uns wenig brauchbar, da bei derartigen Kulturbedingungen ebenfalls eine ganze Anzahl von Faktoren gleichzeitig alteriert wird. Außerdem kommt hier noch hinzu, dass nach den Untersuchungen von Bonnier [8], welcher Pflanzen an verschiedenen hohen Orten in den Alpen und Pyrenäen kultivierte, die Veränderungen nur in quantitativen Unterschieden zu bestehen scheinen.

Ueberlegen wir uns nun schließlich am Ende dieses Paragraphen noch, worin das eigentliche Wesen der durch feuchte und trockene Umgebung hervorgerufenen Veränderungen besteht, so ergibt sich, dass die Hygromorphosen einen reinen negativ hemmenden Charakter, die Xeromorphosen dagegen einen positiv schaffenden haben. Viele Pflanzencharaktere entstehen nur, wenn das umgebende Medium einen gewissen Grad von Trockenheit besitzt d. h. wenn die Transpiration ein gewisses Maß erreicht hat. Dieses bestimmte Transpirationsmaß ist es also, welches als formativer Reiz bei den morphologischen Veränderungen an trockenen Standorten zu betrachten ist, und wir könnten in Folge dessen anstatt von Xeromorphosen auch von Transpirationsmorphosen sprechen, wenn dieses Wort nicht eine allzu barbarische Bildung wäre.



g) Ueber die Wirkungen des Aufenthaltes im Wasser und in der Luft (Hydro- und Aeromorphosen).

Im Anschluss an die gestaltende Wirkung erhöhter Transpiration wollen wir den Einfluss des Aufenthaltes im Wasser und in der Luft auf die Entwicklung jener Pflanzen besprechen, welche je nach ihrem Standort d. h. also auf dem Land oder im Wasser nicht nur eine andere innere Struktur, sondern auch äußerlich einen verschiedenen Habitus besitzen. Es sind also die amphibischen Gewächse, mit denen wir uns hier zu beschäftigen haben, während die echten Wasserpflanzen, welche außerhalb des Wassers nicht mehr zu gedeihen vermögen, unberücksichtigt bleiben werden. Manche der strukturellen Veränderungen, welche die amphibischen Pflanzen im Wasser zeigen, stimmen mit denen überein, welche Kohl durch Herabsetzung resp. Aufhebung der Transpiration erzielt hat, andere Merkmale des Wasser-aufenthaltes lassen sich aber schwerlich durch den Einfluss unterdrückter Transpiration erklären und dürften deshalb anderen Faktoren ihre Entstehung verdanken. So ist namentlich daran zu denken, dass die statischen Momente und die Lichtverhältnisse im Wasser ganz andere als auf dem Lande sind und dass beide Faktoren die Gestaltung der Gewächse sehr wohl zu beeinflussen vermögen. Wegen dieser Unsicherheit, welche zur Zeit noch der Frage nach den Ursachen des differenten Baues der Land- und Wasserformen der amphibischen Pflanzen anhafet, wollen wir uns zweckmäßigerweise ganz indifferent ausdrücken und in den Fällen, wo ein bestimmter Bildungsprozess mit dem Aufenthalt im Wasser verbunden ist, von Hydromorphosen, in jenen aber, wo der Aufenthalt in der Luft zum Auftreten eines gewissen morphologischen Charakters notwendig ist, von Aeromorphosen sprechen. Wir wollen mit den

### Strukturellen Verschiedenheiten

zwischen Luft- und Wasserform der amphibischen Pflanzen beginnen und darauf erst die Differenz in der äußeren Form erörtern. Die quantitativen Unterschiede im anatomischen Bau, welche bisweilen sehr groß sind und sich sogar an echten unter Wasser gewachsenen Landpflanzen — wie Schenk [63] an *Cardamine pratensis* <sup>1)</sup> nachgewiesen hat — deutlich erkennen lassen, gehen uns selbstverständlich nichts an; sie äußern sich bei den submersen Gewächsen in einer dünnen Cuticula, in dünneren Zellmembranen, in der Reduktion der Gefäße, in der Vergrößerung der Blattstiele, in größeren Intercellularräumen etc.

1) Man könnte eventuell das Fehlen des Bastringes und der Bastbänder bei der Wasserform von *Cardamine* für eine qualitative Verschiedenheit halten, es zeigt sich jedoch, dass dies deshalb nicht erlaubt ist, weil das betreffende Gewebe im Wasser doch angelegt wird; es besteht aber nur aus dünnwandigen, langgestreckten Elementen, bei denen die Wandverdickung unterblieben ist.

Um morphogene Reize in unserem Sinne handelt es sich in allen diesen Fällen nicht; in vielen anderen morphologischen Veränderungen ist jedoch ihre Wirkung nicht zu verkennen. So kommt es z. B. häufig vor, dass mechanisch wirksame Gewebe (Bastfaserbündel, Colenchym- und Sklerenchymseiden), welche bei den Landformen zugleich einen Schutz gegen übermäßige Transpiration bilden, überhaupt nicht mehr angelegt werden. In den anatomischen Arbeiten von Constantin <sup>1)</sup> [12] und Schenk [62] sind verschiedene Beispiele hierfür zu finden. Da in allen diesen Fällen im Wasser die Ausbildung von Geweben unterbleibt, welche bei den Landformen in Erscheinung treten, so ist das Auftreten dieser Bildungsprozesse vorläufig als eine Wirkung des Aufenthaltes in der Luft oder kurz als *Aeromorphose* zu bezeichnen.

Ein sehr eigentümliches Gewebe findet sich an den Wurzeln und Stengeln mancher Sumpf- und Wasserpflanzen. Dasselbe entsteht aus dem Korkkambium und zeichnet sich durch seinen Reichtum an Lufträumen aus, weswegen es von Schenk [64] mit dem Namen „Aerenchym“ belegt worden ist. In sehr schöner Weise ist dieses Gewebe z. B. von jenen Wurzeln von *Jussiaea repens* zu sehen, welche im Gegensatz zu den gewöhnlichen Wurzeln derselben Art ein begrenztes Wachstum und schwammigen Bau besitzen und aufrecht im Wasser fluten. Früher hielt man diese eigenartigen Wurzeln für Schwimmorgane, doch scheint Goebel [25] vollkommen im Recht zu sein, wenn er meint, dass dieselben im Dienste der Atmung stünden. Wichtig ist nun, dass diese Atmungsorgane nicht gebildet werden, wenn die Pflanze auf dem Lande gezogen wird. Goebel [25] hat Exemplare von *Jussiaea grandiflora*, welche ebenfalls solche luffterfüllte Wurzeln besitzt, Jahre lang in feuchtem Boden kultiviert, ohne dass es zur Bildung der Atmungswurzeln gekommen wäre. Ein Gewebe von ähnlichem Bau und gleicher Funktion findet sich auch an den Stengeln einiger Wasserpflanzen, so z. B. an den Internodien von *Desmanthus natans* und an den Sprossen von *Jussiaea salicifolia*, welche Goebel ebenfalls untersucht hat. „Stehen die Pflanzen trocken, so ist an ihnen kein „Aerenchym“ vorhanden. Steht aber — wie dies gewöhnlich der Fall ist — die Pflanze mit ihrem unteren Ende im Wasser, so sieht man dasselbe mit einem dicken Mantel von Aerenchym, welches das Hautgewebe gesprengt hat, umgeben“; und es ist von besonderem Interesse, „dass die Bildung des Aerenchyms nicht nur auf die unmittelbar mit dem Wasser in Berührung befindlichen Teile beschränkt ist, sondern — wie an den kultivierten Exemplaren mit Sicherheit festgestellt werden konnte — auch eine Strecke über den Wasserspiegel hinauf stattfindet. Es ent-

1) Die Abbildungen Constantin's sind deshalb besonders lehrreich, weil derselbe immer Querschnitte von Stengeln einer und derselben Pflanze, welche unter verschiedenen Bedingungen gewachsen ist, neben einander stellt.

steht infolge eines Reizes, welchen wir bis jetzt noch nicht genauer präzisieren können, und dieser Reiz wird auch eine Strecke weit fortgeleitet“ [25 S. 260). Da das Aërenchym<sup>1)</sup> sowohl an den Wurzeln von *Jussiaea repens* als an den Stengeln von *J. salicifolia* stets nur im Wasser nie aber auf den Lande entsteht, so können wir seine Bildung eine Hydromorphose nennen.

Sehr in die Augen fallend ist ferner der Einfluss des umgebenden Mediums auf die Bildung der Spaltöffnungen, welche bei den Wasserformen zahlreicher submerser Gewächse vollkommen unterbleibt, während die Luftformen derselben Arten Spaltöffnungen aufweisen. So besitzt z. B. *Hippuris vulgaris* nach Constantin [12] als Wasserpflanze absolut keine Spaltöffnungen, während die Blätter der Landform mit solchen bedeckt sind. Dem eben genannten Forscher glückte es ferner, *Hottonia palustris* außerhalb des Wassers zu kultivieren: auch hier bekamen die Blätter zahlreiche Spaltöffnungen. Ragt ein Blatt von der Wasseraloë, *Stratiotes aloides*, mit seiner Spitze in die Luft, so kann es vorkommen, dass nur diese Partie Spaltöffnungen aufweist. Können wir die Entstehung dieser letzteren in den angeführten und in vielen anderen Fällen als Aeromorphosen bezeichnen, so giebt es aber auch Beispiele, bei denen die Spaltöffnungsbildung durch andere Faktoren hervorgerufen wird. Nach den Angaben von Goebel können sich sogar Arten einer und derselben Gattung verschieden verhalten. So bekam *Isoëtes lacustris* keine Spaltöffnungen<sup>2)</sup>, obgleich sie 2 Jahre als Landpflanze kultiviert worden war, und im Gegensatz hierzu weist die submerser *Isoëtes Malinverniana* auch im Wasser stets Spaltöffnungen auf (cf. Goebel S. 238—244). Wir dürfen schließlich nicht unerwähnt lassen, dass die Schwimmblätter mit wenigen Ausnahmen nur auf der Oberseite Spaltöffnungen besitzen, dass dagegen bei Kultur auf dem Lande solche auch an der Blattunterseite entstehen können (z. B. bei *Polygonum amphibium*).

Nach den Angaben von Constantin [12] kann auch die Bildung von Haaren durch den Einfluss des umgebenden Mediums hervorgerufen werden, was z. B. an den Blättern von *Polygonum amphibium* der Fall ist, welche als Schwimmblätter nackt, an der Luft dagegen mit Haaren bedeckt sind.

1) Nebenbei sei bemerkt, dass ein biologisch ähmliches Gewebe auch von den Lenticellen und vom Holzkambium geliefert werden kann. In dem letzteren Falle ist die Luft jedoch nicht zwischen den Zellen, sondern in den abgestorbenen Zellen des Holzkörpers selbst enthalten. Beispiele: *Aeschynomene indica* *Herminiera elaphroxyton*, das Schwimmholz der Nilländer. Vergl. Goebel l. c. S. 262 ff.

2) Dieser Beobachtung von Goebel steht eine andere von Al. Braun gegenüber, welcher am Feldsee und Titisee auf feuchtem Sand zwischen Steinen Landformen von *Isoëtes lacustris* beobachtet hat, die sternförmig ausgebreitete Blätter mit Spaltöffnungen besaßen (zitiert nach Schenk [61] S. 43).



Endlich müssen wir noch auf die Strukturunterschiede zu sprechen kommen, welche das Mesophyll bei den Land- und Wasserformen der amphibischen Gewächse aufweist. Sehen wir von der dünnen und zarten Beschaffenheit der Wasserblätter ab, so besteht das Hauptcharakteristikum derselben in dem vollkommenen Mangel des Pallisadenparenchyms. Man wird sich erinnern, dass die Reduktion dieses letzteren Gewebes auch ein Merkmal mancher Schattenblätter ist, und es liegt infolge dessen die Vermutung nahe, dass die Unterdrückung des Pallisadenparenchyms bei den submersen Gewächsen ebenfalls eine Lichtwirkung ist. Wenn wir bedenken, dass das Licht selbstverständlich im Wasser weniger intensiv als außerhalb ist, und dass dasselbe durch Trübungen noch bedeutend geschwächt werden kann, so leuchtet es ein, dass die Vermutung in vielen Fällen wirklich das Richtige trifft. Es muss jedoch hinzugefügt werden, dass zur vollständigen Erklärung der Struktur und Form der Wasserblätter der Einfluss schwacher Beleuchtung nicht auszureichen, ja dass letzterer in manchen Fällen nicht einmal zur Erklärung der unterdrückten Pallisadenparenchymbildung zu genügen scheint. Ein Beispiel hierfür liefert vielleicht folgende Beobachtung Goebel's (l. c. S. 316): Die Wasserblätter von *Ranunculus fluitans* sind „wiederholt dreiteilig verzweigt und mit sehr langen Zipfeln versehen“, welche auf einem Querschnitt eine zylindrische Form aufweisen. Die Epidermiszellen sind sehr reich an Chlorophyll, das undifferenzierte Mesophyll, in dessen Mitte das Gefäßbündel liegt, ist dagegen sehr arm daran. Im Gegensatz hierzu sind die Blätter der Landform weniger zerteilt und flach und dorsiventral gebaut; ihre Epidermis ist chlorophyllos und besitzt Spaltöffnungen, das Mesophyll ist deutlich in Pallisaden- und Schwammparenchym gesondert. Da nun die Blätter im Wasser fluten und infolge dessen keine bestimmte Richtung zu dem einfallenden Lichte zeigen, das letztere aber bei den Luftblättern der Fall ist, so könnte man glauben, dass die bestimmte Lichtlage der letzteren der Grund für ihre dorsiventrale Ausbildung sei. Nun hat aber Goebel Exemplare der Wasserform in ruhig stehenden Glasgefäßen gezogen, in denen die Blätter also immer dieselbe Lage zu den einfallenden Lichtstrahlen hatten, die radiäre Struktur blieb aber trotzdem erhalten, „obwohl die Spitzen der Pflanzen sich dem Wasserspiegel sehr genähert hatten“<sup>1)</sup>. Goebel meint aus dieser Beobachtung schließen zu dürfen, dass der Mangel einer fixierten Lichtlage nicht der Grund für die radiäre Struktur der Wasserblätter sei. Es ist möglich, dass dies für diesen speziellen Fall d. h. für *Ranunculus fluitans* in der That richtig ist, doch ist darauf hinzuweisen, dass die schmallinealen Blätter der submersen Callitrichen

1) Da aus den kurzen Angaben Goebel's nicht zu ersehen ist, ob die Wasserblätter wirklich immer in derselben Richtung beleuchtet wurden, so wäre eine sorgfältige Wiederholung des Experimentes sehr erwünscht.

stets eine ungefähr horizontale Lage zeigen, gleichviel ob der Stengel gerade oder schief nach oben gerichtet ist, und dass dieselben eine deutliche dorsiventrale Struktur besitzen, indem ihr Assimilationsparenchym eine Differenzierung in eine obere und untere Lage aufweist. Schenk [61 S. 33] hält die fixierte Lage der Blätter für eine Folge ihres dorsiventralen Baues; es scheint mir jedoch nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen zu sein, dass sich die Sache gerade umgekehrt verhält d. h. dass die dorsiventrale Struktur eine Folge der bestimmten Lage der Blätter zu den einfallenden Lichtstrahlen ist. Gehen wir nunmehr zur Besprechung der

### Veränderungen in der äußeren Form

über, so haben wir auch hier wieder quantitative und qualitative Differenzen auseinander zu halten, eine Aufgabe, die nicht gerade immer sehr leicht ist, denn es können schon durch quantitativ verschiedene Ausbildungen sehr große Abweichungen im äußeren Habitus erzielt werden. Ein Beispiel hierfür dürften vielleicht die kleinen zollhohen Räschen von *Myriophyllum* bieten, welche der Form nach von den Wasserformen ganz bedeutend abweichen, aber sich von ihnen vielleicht doch nur in quantitativer Hinsicht unterscheiden dürften. Auch bei den beiden Formen von *Hippuris vulgaris* ist die Abweichung im äußeren Habitus wohl nur durch quantitative Verschiedenheiten bedingt, wie es aus den Angaben von Goebel (l. c. S. 302) hervorzugehen scheint. Um qualitative Veränderungen handelt es sich nur dann, wenn dieselben durch wirklich verschiedene Bildungsprozesse zu Stande kommen.

Von den submersen Pflanzen liefert *Sagittaria sagittaeifolia* ein bekanntes und ausgezeichnetes Beispiel hierfür. Entwickeln sich die Samen oder die Knollen dieser Pflanze in tiefem oder rasch strömendem Wasser, so kommt es zur Bildung von außerordentlich (nach Goebel bisweilen 2 m) langen, halbdurchsichtigen bandförmigen Blättern; findet die Entwicklung dagegen in seichtem Wasser statt, so entstehen zunächst auch bandförmige Blätter, hat die Pflanze aber die Oberfläche erreicht, so bilden sich Blätter mit ovaler Spreite aus, welche zu Schwimmblättern werden können, und schließlich kommt es in der Luft zur Bildung der pfeilförmigen Blätter der Landform, welche durch allmähliche Uebergänge mit den ovalspreitigen und den grundständigen bandförmigen Blättern verbunden sind. Letztere sind natürlich auch in ihrem anatomischen Bau von den Schwimm- und Luftblättern vollkommen verschieden; uns interessiert jedoch in diesem Abschnitt nur noch die äußere Form. Betrachtet man den großen Unterschied, welcher in letzterer Hinsicht zwischen einem bandförmigen Wasserblatt und einem pfeilförmigen Luftblatt besteht, so leuchtet ohne weiteres ein, dass eine quantitative Veränderung des ersteren in

derselben Richtung nie und nimmer zur Form des letzteren führt; hierzu sind neue, ganz bestimmt verteilte Wachstumsprozesse notwendig. Land- und Wasserform von *Sagittaria* unterscheiden sich also in qualitativer Hinsicht von einander!

Bei *Alisma plantago* und *A. natans* sind ähnliche Verhältnisse anzutreffen: Die Schwimm- und Luftblätter besitzen eine löffelartige Spreite, während die Tiefwasserblätter bandförmig resp. grasühnlich und schmalleineal sind.

Auch bei den Wasserhahnenfüßen, deren außerordentliche Plastizität seit langem bekannt ist, sind die Unterschiede zwischen Land- und Wasserform qualitativer und nicht nur quantitativer Natur. Ein typischer Vertreter dieser Gruppe ist *Ranunculus aquatilis*, welcher neben den vielfach dichotom in zylindrische haarförmige Zipfel geteilten Wasserblättern und den weniger gespaltenen flachzipfeligen Luftblättern unter gewissen Umständen noch eine dritte Blattform, die sogenannten Gegen- und Schwimmblätter produziert, auf deren Entstehungsursachen wir weiter unten zurückkommen werden. Die Gestaltungsfähigkeit ist bei dieser Form so groß, dass die Land- und Wasserform nicht nur entstehen, wenn die Samen entweder im Wasser oder in der Luft keimen, sondern dass bei sinkendem Wasserspiegel die in die Luft geratenen Knospen zu Landsprossen auswachsen, ja dass einzelne Blätter desselben Sprosses oder gar einzelne Zipfel desselben Blattes modifiziert werden können. Aehnlich wie *R. aquatilis* verhalten sich auch *R. fluitans* und *R. divaricatus*, nur dass ersterer selten und letzterer nie Schwimmblätter bildet [Schenk 61 S. 25]<sup>1)</sup>. Auch bei *Ranunculus Purshii* ist das Blatt der Landform in ausgeprägter Weise von den zerschlitzten Haarblättern der Wasserform verschieden, wie aus den Abbildungen von Goebel (l. c. S. 313 u. 314) sehr schön zu ersehen ist. Derselbe Forscher giebt auch eine Darstellung eines Sprosses von *Bidens Beckii*, einer nordamerikanischen Composite, bei welcher der Unterschied zwischen Wasser- und Luftblättern noch weit auffallender als bei den Hahnenfüßen ist (l. c. S. 307). Hier zeigt sich besonders deutlich, dass die beiden Blattformen wirklich qualitativ verschieden sind und verschieden verteilten Wachstumsprozessen ihre Entstehung verdanken.

Von den Schwimmpflanzen sei zunächst *Potamogeton natans* erwähnt. Dieses Laichkraut entwickelt zunächst bandartige Wasserblätter und sodann langgestielte Schwimmblätter mit breiter, elliptischer Spreite. Die Gestalt der Luftblätter der Landform ist derjenigen der Schwimmblätter gleich; nur die Stiele sind bei letzteren länger als bei den ersteren. Von Interesse für uns ist nun ein Experiment Goebel's,

1) Vergl. hierzu neben Askenasy [2] auch die Abhandlungen von Rossmann, deren Titel bei Goebel zu finden sind.



aus welchem sich der Einfluss des Mediums zu erkennen gibt<sup>1)</sup>. „Die Landform mit kurz gestielten, derben Blättern wurde in ein Glasgefäß versenkt. Schon nach kurzer Zeit ergaben sich charakterische Veränderungen. Es bildeten sich nämlich zunächst länger gestielte Blätter mit schmalerer Spreite, diese letztere besaß in den Epidermiszellen der Blattoberseite Chlorophyll und zeigte nur äußerst vereinzelte Spaltöffnungen, so dass also der umbildende Einfluss des Mediums auf die Struktur des Blattes (welches zur Zeit der Versenkung in Wasser jedenfalls schon angelegt war) deutlich hervortritt, obwohl Wasserblätter von dieser Form sonst bei *Potamogeton natans* nicht vorkommen<sup>2)</sup>. Die Laubblätter gingen im Wasser bald zu Grunde. Nach dem soeben geschilderten Blatte entwickelte sich ein noch länger gestieltes, dessen Blattspreite sich nicht mehr ausbreitete, und darauf folgten lange, einfach bandförmige Blätter; die Reihenfolge war also gerade die umgekehrte, wie bei den im Wasser wachsenden Pflanzen“. Dass zur Bildung der elliptischen Schwimmblätter anders gerichtete Wachstumsprozesse notwendig sind, als zu der bandförmiger Wasserblätter liegt auf der Hand. Der Unterschied zwischen den beiden Blattsorten besteht also nicht nur in quantitativen, sondern auch in qualitativen Abweichungen.

Letzteres scheint auch bei *Polygonum amphibium* der Fall zu sein, von dem bekannt ist, dass es mit derselben Leichtigkeit und Ueppigkeit auf dem Lande und im Wasser als Schwimmpflanze gedeiht. Land- und Wasserform sind sehr verschieden von einander — sowohl was ihre innere Struktur als auch ihren äußeren Habitus anlangt, welche letzteren wir hier allein zu betrachten haben. Ein Teil der Differenz zwischen den beiden Varietäten beruht zunächst auch nur auf quantitativen Abweichungen, von denen nur die verschiedene Blattstielgröße<sup>3)</sup> genannt sein mag. Die Form der Blätter und ihrer Ochrea d. i. der dütenförmigen Scheide der Blattanlagen scheint mir dagegen auf qualitativ verschiedenen Bildungsprozessen zu bestehen. Während nämlich

1) Vergl. hiermit jedoch die von Goebel l. c. S. 300 zitierten Beobachtungen von Mer.

2) Vergl. hierzu die gegenteiligen Bemerkungen Schenk's l. c. S. 68.

3) Die Stiele der Schwimmblätter vieler Pflanzen (z. B. von *Marsilia*, *Hydrocharis* und *Nymphaea*) oder auch die oberen Internodien der die Schwimmblattrosette tragenden Sprosse (z. B. *Trapa natans*) können sich bekanntlich in sehr weiten Grenzen den verschiedenen Wassertiefen anpassen. Nach den Untersuchungen von Karsten [31] wächst der Stiel so lange weiter, bis die Blattlamina mit dem Sauerstoff der Luft in Berührung gekommen ist. Letzteres übt also einen wachstumshemmenden Einfluss in diesem Falle aus, was sich deutlich zeigen lässt, wenn man die Blattlamina nach Erreichung der Wasseroberfläche mit einem Stück nassen Fließpapiers bedeckt oder wenn sich über der Wasseroberfläche eine sauerstofffreie Atmosphäre z. B. Wasserstoff befindet. Der Blattstiel setzt dann sein Wachstum fort.

die luftartigen Schwimmblätter eine breitlanzettliche Spreite mit etwas herzförmiger Basis und eine glatte und kahle Oberfläche besitzen, und letzteres auch bei der *Ochrea* der Fall ist, sind die kaum gestielten Blätter der Landform schmallanzettlich und zugespitzt und mit einer runzligen Oberfläche und einer mit langen, steifen Haaren besetzten *Ochrea* versehen [Schenk 61 S. 65].

Für unsre Zwecke ist es nicht nötig, noch weitere Beispiele für den Einfluss des Aufenthaltes in der Luft oder im Wasser auf die Ausbildung der äußeren Form der amphibischen submersen und Schwimm-Pflanzen anzuführen, wir wollen uns deshalb nunmehr zu der Frage nach dem

Wesen und den Ursachen der verschiedenen Gestaltung wenden. Die Besprechung der monokotyledonen Wassergewächse (*Alisma*, *Sagittaria* und *Potamogeton*) soll hier den Anfang machen.

Nach den Angaben von Goebel (l. c. S. 291 ff.) bilden die Keimpflanzen von *Sagittaria* — mögen sie sich in seichtem Wasser oder auf dem Lande entwickeln — immer zuerst eine Anzahl bandförmiger Primordialblätter. Dieselben sind in den beiden differenten Medien nur insoweit von einander verschieden, als sie in der Luft kürzer (nur einige Centimeter lang im Gegensatz zum Aufenthalt im Wasser, wo sie oft über 1 m Länge erreichen) sind und einen anderen anatomischen Bau aufweisen. Nach der Bildung einer Anzahl dieser primären bandförmigen Blätter kommt es dann im seichten Wasser oder auf dem Lande allmählich zur Entstehung der pfeilförmigen Luftblätter, welche jedoch in tiefem oder raschfließendem Wasser unterbleibt. Unter den letzteren Bedingungen fährt also die Pflanze immer fort, verlängerte und anatomisch veränderte Primordialblätter zu erzeugen. Die pfeilförmigen Luftblätter durchlaufen nun aber während ihrer individuellen Entwicklungsgeschichte — zwar in einem minimalen Maßstabe — ebenfalls sämtliche Uebergangsformen, welche zwischen ihnen und den bandförmigen Primordialblättern bei der Entwicklung der ganzen Pflanze vorkommen; wir können infolge dessen sagen: die bandförmigen Wasserblätter sind ein in quantitativer Hinsicht weiter ausgebildetes Entwicklungsstadium der Pfeilblätter, welches unter dem Einfluss des Mediums eine von den Luftblättern abweichende histologische Differenzierung erhalten hat. Der Aufenthalt im Wasser bringt also die gestaltliche Ausmodellierung der Blattanlagen eher zum Stillstande als der Aufenthalt in der Luft.

Ueber die Frage, worin nun eigentlich die Ursache für die Unterdrückung der zur Pfeilform führenden Wachstumsprozesse zu suchen ist, verbreitet ein Versuch Goebel's wenigstens ein gewisses Licht. „Einige aus Knollen entwickelte Pflanzen (von *Sagittaria*), welche schon eine Anzahl bandförmiger Blätter besaßen, wurden unter Glas-

glocken als Landpflanzen kultiviert, die einen am Licht, die anderen in der Dunkelkammer. Von beiden blieb nur je eine Pflanze am Leben. Die Lichtpflanze brachte es bald zur Bildung pfeilförmiger Blätter, sie hatte Mitte Juli zwei bandförmige Blätter (die übrigen in der Knospe angelegt gewesen waren schon vertrocknet), zwei Uebergangsblätter und fünf pfeilförmige, die Dunkelpflanze dagegen entfaltete nur — natürlich etiolierte — bandförmige, obwohl sie gar nicht im Wasser wuchs“ (l. c. S. 295). Sollte dieses Resultat durch weitere Untersuchungen bestätigt werden, so würden daraus folgen, dass zur Einleitung der Wachstumsprozesse, welche zu den Pfeilblättern führen, eine bestimmte Lichtintensität notwendig ist, welche in tiefem oder rasch fließendem Wasser nicht erreicht wird, weswegen hier die Blattbildung auf einer niederen Stufe der Ausmodellierung stehen bleibt. Die *Aeromorphose*, welche zur Erzeugung von Pfeilblättern bei Kultur in der Luft führt, wäre also in diesem Falle auf eine *Photomorphose* zurückgeführt worden.

In gleicher Weise wie bei *Sagittaria* sind nach den Angaben von Goebel die Verhältnisse auch bei *Alisma plantago*, *A. natans* und *Potamogeton natans* aufzufassen: Auch hier bedeutet die Entstehung von bandförmigen Wasserblättern das Stehenbleiben auf einer früheren Stufe der äußeren gestaltlichen Ausbildung.

Ganz anders liegen nun aber die Verhältnisse bei den dikotyledonen Wasserpflanzen, den Wasserranunceln und vielen anderen. Die vielfach zerschlitzten Haarblätter der Wasserform sind nämlich hier in Bezug auf ihre äußere Gestalt weder mit den Primordialblättern der Landform oder einem Entwicklungsstadium der Luftblätter identisch noch kann man umgekehrt letztere als einfache fixierte Durchgangsstadien der Wasserblätter ansehen. Beide Formen gehen vielmehr zwar aus identischen Anlagen hervor und entwickeln sich auch eine Zeit lang in gleichem Sinne, dann aber gehen die Wege auseinander; welche Richtung hierbei die Wachstumsprozesse einschlagen, d. h. also ob eine möglichst große Zerteilung in lauter zylindrische, haarförmige Zipfel oder eine mehr flächenhafte Ausbreitung der Blatts substanz zu Stande kommt, dies hängt von der Beschaffenheit des umgebenden Mediums ab. Beim Aufenthalt in der Luft wird also die Zerteilung von einem gewissen Momente an sistiert und die flächenhafte Ausbreitung angefaßt, während im Wasser die letztere unterdrückt und die erstere weiter getrieben wird. Auch die Anlage und die ersten Entwicklungsstadien der nierenförmigen Schwimmblätter, welche von Askenasy [2] auch „Blütengegenblätter“ oder „Gegenblätter“ genannt worden sind, weil sie den Blüten gegenüberstehen<sup>1)</sup> stimmen mit denen

1) Vergl. hierzu außer Askenasy [2] auch Karsten [31] und Goebel l. c. S. 310 ff.



der Wasserblättern und also auch mit denjenigen der Luftblätter überein, nur dass hier die Spreite eine noch geringfügigere Zerteilung, dafür aber eine um so größere Flächenentwicklung erfährt. Die „Gegenblätter“ entstehen nur, wenn sich die Pflanze zum Blühen anschickt; über die speziellen Ursachen ihrer Bildung herrscht aber zur Zeit noch wenig Klarheit, doch ist so viel klar, dass sich verschiedene Ursachen an ihrem Zustandekommen beteiligen müssen. Einmal nämlich genügt die Blütenbildung resp. vielleicht ein hierbei gebildeter spezifischer Stoff allein zur Erzeugung von Schwimmblättern nicht, denn werden die blühenden Pflanzen unter Wasser versenkt, so entstehen den Blüten opponierte Wasserblätter resp. Uebergänge zwischen beiden Formen. Sodann ist aber auch der atmosphäre Sauerstoff, dessen Beteiligung an der Gegenblattbildung man nach einem Experiment von Karsten [31] für wahrscheinlich halten konnte, weder allein noch im Verein mit den während der Blütenbildung geschaffenen inneren Bedingungen zur Bildung von Schwimmblättern ausreichend, da blühende Landpflanzen nie solche produzieren. Es geht daraus hervor, dass zur Entstehung der letzteren sehr komplizierte ursächliche Verhältnisse notwendig sind, welche noch der Aufklärung harren. Diese bleibt ebenso wie die Analyse der weiter oben genannten Aero- und Hydromorphosen zukünftigen Forschungen vorbehalten.

Am Ende unserer Erörterungen über die inneren anatomischen und äußeren formalen Verschiedenheiten zwischen den Land- und Wasserformen der amphibischen Gewächse angelangt wollen wir noch kurz auf

#### die Zweckmäßigkeit in der Reaktion

auf den Einfluss des umgebenden Mediums hinweisen. Da bei dem Aufenthalt im Wasser der Transpirationsstrom, welcher den Blättern Wasser und anorganische Stoffe zuführt, wegfällt, so ist z. B. eine Verdünnung der Cuticula und der Zellwände zweckmäßig, denn es wird hierdurch die Aufnahme der notwendigen Baumaterialien aus dem umgebenden Medium erleichtert. Auch die Zerschlitung der Blätter, wie sie u. a. bei *Myriophyllum* und den Wasserhahnenfüßen ausgebildet ist, kann als eine zweckmäßige Einrichtung zu der veränderten Art und Weise der Nahrungsaufnahme angesehen werden. Für die veränderten Bedingungen der Atmung ist offenbar die große Entwicklung von Intercellularräumen und in manchen Fällen von Aërenchym äußerst zweckmäßig, da hierdurch eine innere Atmosphäre geschaffen wird, welche den Gasaustausch der im Innern gelegenen Gewebe besorgt<sup>1)</sup>. In zweiter Linie kommt sodann die Bedeutung der Intercellularräume für die Verminderung des spezifischen Gewichtes

1) Vergl. Goebel l. c. S. 249 ff.

resp. für den „Auftrieb“ in Betracht. Weitere Eigenschaften der Wasserformen durchzusprechen verlohnt sich nicht, ein jeder kann dies nach seinem Belieben weiter ausführen; das Gesagte genügt zur Begründung des Satzes für die zweckentsprechende Reaktion der amphibischen Gewächse auf die veränderten Existenzbedingungen im Wasser vollständig.

Zu dem gleichen Resultat gelangen wir aber auch, wenn wir einen Blick auf die Ausbildung der Landform werfen. Als Schutz gegen zu starke Transpiration ist eine Verdickung der Cuticula und der Zellwände, Entstehung von Collenchym- und Sklerenchymseiden zweckmäßig. Zur Regulierung der Transpiration sind Spaltöffnungen notwendig, welche im Wasser unnütz sind; zur Aufrechterhaltung der Pflanzen bedarf es einer stärkeren Ausbildung der mechanischen Gewebe, und zum Zuführen des nötigen Wassers und der anorganischen Bestandteile müssen die Leitbahnen besser als im Wasser ausgebildet werden. Auch die schlaffen Wasserblätter können in der Luft nicht mehr funktionieren, sie werden durch straffere Blätter mit breiterer Spreite ersetzt; kurz die Zweckmäßigkeit der Reaktion springt auch bei den Charakteren der Landform dem Beobachter überall in die Augen.

h) Ueber den Einfluss sauerstoffreichen Wassers auf die Organbildung von *Tubularia*. Oxygenomorphose.

Wir wollen in diesem letzten Paragraphen einiger Thatsachen gedenken, welche Loeb [36] bei seinen bekannten „Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere“ festgestellt hat und welche in den vorhergehenden Abschnitten nicht recht untergebracht werden konnten. Sie wurden von dem genannten Forscher an *Tubularia mesembryanthemum* entdeckt, als er diese Form auf ihre Polarität hin untersuchen wollte. Er hatte zu diesem Zwecke einer Anzahl Polypenstämmchen die Hydranthen und Stolonen abgeschnitten und einige derselben sodann mit dem aboralen, andere dagegen mit dem oralen Ende in den Sand des Aquariums gesteckt. Nach verhältnismäßig kurzer Zeit stellte es sich nun heraus, dass an den Stämmchen beider Kategorien an dem freien von Wasser umspülten Ende neue Hydranthen entstanden waren. Eine Polarität ist also bei *Tubularia* nicht vorhanden; welches Ende eines abgeschnittenen Stämmchens das neue Polypenköpfchen bildet, dies hängt von den äußeren Bedingungen ab, denen die Schnittenden ausgesetzt sind: das im Sande steckende Ende erfährt keine Neubildung, das frei in das Wasser ragende dagegen lässt das neue Köpfchen aus sich hervorgehen. Nach diesem Resultate war es zu erwarten, dass man in jenem Falle ein Stämmchen, das an beiden Enden in Hydranthen ausläuft, erhalten muss, wenn man dasselbe so aufhängt, dass beide Schnittenden vom Meerwasser umspült werden.

Das Experiment bestätigte diese Schlussfolgerung auf das glänzendste, doch stellte es sich dabei heraus, dass das Köpfchen am oralen Ende fast stets eher erschien als am aboralen; die Differenz konnte Tage, ja sogar Wochen betragen.

Fragen wir uns nun nach der eigentlichen Auslösungsursache der Köpfchenbildung, so gehen wir nicht fehl, wenn wir dieselbe in einem bestimmten Sauerstoffgehalt des umgebenden Mediums suchen. Ein Experiment von Loeb macht diese Vermutung zur Gewissheit. Wird nämlich ein abgeschnittenes *Tubularia*-Stämmchen ohne Polyp in die Spitze einer Pipette und diese in den Sand des Aquariums gesteckt, so bildet sich an dem Ende, welches in das Wasser der Pipettenröhre hineinragt, nur ausnahmsweise, an dem anderen, von sauerstoffreichem Wasser umspülten dagegen fast stets ein neuer Polyp. Hiernach ist es also mit Sicherheit der Sauerstoffgehalt des umgebenden Mediums, welcher an dem Schnittende jene Entwicklungsmechanismen in Thätigkeit setzt, welche zur Polypenbildung führen.

(Fortsetzung folgt.)

## Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden (*Macrobotus Macronyx* Duj.).

Vorläufige Mitteilung II.

Von **R. v. Erlanger**,

Privatdozent der Zoologie.

Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.

Ziemlich reichliches Auftreten von *Macrobotus Macronyx* in dem Altrhein bei Neuhofen im Januar und März dieses Jahres erlaubten mir weitere Beobachtungen über die Biologie und Embryologie dieser Form anzustellen.

Eierballen kamen ziemlich häufig vor, jedoch waren sie im Gegensatz zu dem im Jahre 1893 von Herrn Lauterborn konservierten Material von den Weibchen getrennt, d. h. die Eier waren, wie gewöhnlich angegeben wird, in der abgestreiften Chintinhaut des mütterlichen Tieres abgelegt, während 1893 die meisten Weibchen die alte Haut noch mit sich herumschleppten. —

Die Beobachtung zahlreicher lebender Individuen zeigte zunächst, dass entgegengesetzt dem Verhalten der landlebenden Tardigraden Männchen fast ebenso häufig wie Weibchen auftreten. Bekanntlich haben Doyère und Greef höchst selten Individuen mit Sperma angetroffen, was auch von Plate bestätigt wird, welcher bekanntlich zuerst nachwies, dass bei den Bärtieren die Geschlechter getrennt sind, während seine Vorgänger die Tardigraden für Zwitter hielten.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://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 Vorgängen in der tierischen Ontogenese. 753-772](#)