

der kein Arzt war, nicht gestattet wurde, einen Menschen in Behandlung zu nehmen) wurde die erste Inokulation bei einem jungen Elsässer, Joseph Meister, der eine große Zahl Bisswunden hatte, ausgeführt. Seitdem verbreitete sich die Behandlung der Hundswut über die ganze Welt, und wenn Deutschland von dieser Entdeckung keinen Nutzen gezogen hat, so kommt es daher, dass eine zweckmäßige sanitäre Gesetzgebung die Wutkrankheit selbst im ganzen Reich fast ganz vertilgt hat.

Wir haben hier ein Bild von Pasteur's Lebenswerk in so kurzen Zügen entworfen, als uns möglich war, und waren genötigt eine Reihe von Arbeiten unbeachtet zu lassen, die genügend gewesen wären, einen andern Forscher berühmt zu machen. Wir glauben diese ungenügende Biographie nicht besser beenden zu können, als indem wir die edeln Worte anführen, die der große Gelehrte an diejenigen gerichtet hat, die am 27. Dez. 1892 gekommen waren, ihm die Huldigungen der ganzen gelehrten Welt zu überbringen:

„Endlich Sie, Delegierte der fremden Nationen, die so weit herkommen um Ihren Sympathien für Frankreich Ausdruck zu geben, Sie bereiten mir die innigste Freude, die ein Mann empfinden kann, der den unbesiegbaren Glauben hat, dass die Wissenschaft und der Friede triumphieren werden über die Unwissenheit und den Krieg, dass die Völker sich verbinden werden, nicht um zu zerstören sondern um aufzubauen, und dass die Zukunft denjenigen gehören wird, die am Meisten für das Heil der leidenden Menschheit gethan haben“.

P. Langlois (Paris).

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.)

B. Innere formative (morphogene) Reize (qualitative Korrelation oder Induktion spezifischer Gestaltung durch innere Faktoren).

Je länger wir uns im vorübergehenden mit den äußeren Faktoren zu beschäftigen hatten, welche auf die Gestaltung der Pflanzen von Einfluss sind, um so kürzer wird jetzt dieser Abschnitt ausfallen, wo wir uns mit den inneren formativen Reizen oder mit den qualitativen Correlationserscheinungen zu beschäftigen haben. Obwohl es nämlich auf der Hand liegt, dass in allen den Fällen von morphologischen Veränderungen, bei denen sich die Beteiligung eines äußeren morphogenen Reizes nicht nachweisen lässt, eine innere Ursache vorhanden sein muss, so ist doch bis jetzt fast in keinem Falle weder die Natur dieser Ursache noch ihr Ursprung irgendwie bekannt. Nur

in ganz vereinzelt Fällen liegt wenigstens letzterer schon jetzt sicher zu Tage, so z. B. bei der Fruchtbildung der Phanerogamen, welche bekanntlich nur nach erfolgter Befruchtung in Erscheinung tritt, sonst aber ausbleibt. Das Anwachsen und die spezifische Ausbildung der verschiedenen Fruchthüllen wird also durch den sich entwickelnden Embryo ausgelöst, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass spezifische bei der Entwicklung des Keimlings gebildete Stoffe, welche die Zellwände auf größere Distanzen zu durchdringen vermögen, hierbei eine große Rolle spielen. Es wurde schon von vielen Seiten darauf hingewiesen, dass die Entwicklung der Frucht eine große Ähnlichkeit mit der Gallenbildung habe; sollte es also nicht erlaubt sein, in beiden Fällen eine analoge Ursache, nämlich einen formativen Reiz chemischer Natur anzunehmen, der in dem einen Fall von dem Gallentier, in dem anderen dagegen von der befruchteten Eizelle resp. von dem sich entwickelnden Embryo ausgeht? Man könnte hiergegen freilich einwenden, dass es Orangen und Weinbeeren ohne Kerne gibt, und dass dieselben trotzdem ebenso wohl entwickelt sind als gewöhnliche Früchte der gleichen Art mit Kernen. Hierauf muss jedoch erwidert werden, dass auch in diesen Fällen eine Befruchtung stattgefunden hat, dass aber die Samenanlagen nicht zur vollkommenen Ausbildung gekommen, sondern frühzeitig degeneriert sind.

Eine analoge Erscheinung wie die Bildung der Frucht der Phanerogamen ist die Entwicklung der „Hüllfrucht“ oder des Cystocarp bei den Florideen, welches sich ebenfalls erst nach erfolgter Befruchtung der Eizelle auszubilden beginnt. Wahrscheinlich spielt auch in diesem Falle, auf welchen übrigens auch Driesch in seiner neuesten Schrift [18] hingewiesen hat, ein formativer Reiz chemischer Natur eine Rolle.

Endlich wollen wir noch darauf hinweisen, dass bei den Farnen mit fertilen Blättern z. B. bei *Botrychium* der morphologische Charakter der letzteren durch einen formativen Reiz hervorgerufen wird, welcher von den Sporen resp. den Sporangien auf die Unterlage ausgeübt wird. Dies tritt in solchen Fällen sehr deutlich hervor, wo an einem Blatte nur einige wenige Sporangien ausgebildet sind: es besitzt dann nämlich nur der mit Sporangien bedeckte Teil den Charakter eines fertilen Blattes, während der übrige Teil normal gestaltet ist¹⁾.

Mit diesen wenigen Beispielen müssen wir uns zur Zeit begnügen. Die genaue Erforschung der zahllosen Induktionen spezifischer Gestaltung durch innere Faktoren bildet eine Hauptaufgabe der künftigen Forschung. Die Verteilung der äußeren und inneren formativen Reize auf zwei getrennte Kapitel wurde von uns besonders deswegen vorgenommen, um deutlich hervortreten zu lassen, eine wie verschiedene Rolle die beiden Reizkategorien im Tier- und Pflanzenreich spielen.

1) Vergl. Goebel [23 S. 110—112].

II. Allgemeines.

Nachdem wir in den vorstehenden Kapiteln einen Ueberblick über die speziellen Thatsachen gewonnen haben, welche bis jetzt über die formativen oder morphogenen Reize im Pflanzenreich und bei fest-sitzenden Tieren bekannt sind, wollen wir in den folgenden Abschnitten einige Punkte von allgemeinem Interesse hervorheben. Es wird sich hierbei zeigen, dass wir auf eine ganze Anzahl Fragen stoßen werden, welche denen im Prinzip gleichen, die wir in unsrer ersten Abhandlung über die Richtungsreize zu erörtern hatten.

a) Das „Spezifische“ der Reizreaktionen.

Ogleich es dem Leser klar sein wird, was das Wort „Spezifisch“ in der vorstehenden Kapitelüberschrift bedeutet, so dürfte es doch angebracht sein, bevor wir in medias res eintreten, eine genaue Definition unsres Ausdruckes zu geben. Ich verstehe also unter dem Spezifischen der Reizreaktion das Bestimmte der letzteren durch die inneren Dispositionen, welche der reagierende Körper zur Zeit der Reizeinwirkung aufweist. Will man diese Definition mehr an Ausdrücke anschließen, wie sie in der Mechanik üblich sind, so könnte man auch sagen, dass das Spezifische der Reizreaktion das Bestimmte der letzteren durch die Bedingungen des Systems oder durch die Konstruktion der Maschine ist, um mich noch deutlicher auszudrücken¹⁾. Und nun zur Sache selbst. Ueberlegen wir uns, auf wie viel verschiedene Weisen sich das Spezifische der Reaktionsfähigkeit äußert!

1) Ich glaube es ruht dies zunächst in der Thatsache, dass verschiedene Pflanzen auf denselben Reiz different reagieren können. Im Kapitel über die formativen Reize chemischer Natur haben wir so z. B. erfahren, dass die Gallmücke *Cecidomyia artemisiae* auf zwei *Artemisia*-Arten verschiedenartige Gallen hervorruft, und auch bei den übrigen formativen Reizwirkungen stoßen wir auf die gleiche Thatsache. Denn betrachten wir einmal die verschiedenartigen Bildungen, welche durch einen Berührungsreiz ausgelöst werden — das eine Mal sind es Haustorien, welche in die Wirtspflanze eindringen und für die Ernährung des Parasiten sorgen, das andere Mal entstehen dagegen Haftscheiben, welche die Kletterpflanze an einer Stütze befestigen —, so dürfte uns das Spezifische der Reizreaktionen deutlich vor Augen treten. Die Wirkungen des Lichtes und der Schwerkraft wären selbstverständlich ebenso geeignet, uns über den gleichen Sachverhalt aufzuklären. In den Fällen, wo äußerlich verschiedene Organismen in gleicher Weise auf einen und denselben Reiz reagieren, müssen natürlich trotz der äußeren morphologischen Verschiedenheiten gleichartige innere Dispositionen, gleichartige reizbare Strukturen vorhanden

1) Man vergl. hierzu Pfeffer [50 S. 1—9] und Driesch [17 S. 9—11 u. 18 178].

sein. Uebrigens dürften derartige Vorkommnisse nur bei einander nahestehenden Organismen anzutreffen sein, wie z. B. bei den oben erwähnten drei Eichenarten (*Quercus sessiliflora*, *Quercus pubescens* und *pedunculata*), an welchen *Aphilodrix lucida* Gallen von der gleichen Form hervorruft.

2) Ebenso wie die Thatsache, auf welche wir in den vorstehenden Zeilen kurz hingewiesen haben, dürfte auch jene ohne weiteres klar zu Tage liegen, nämlich dass ein Reiz, welcher an einem Organismus einen Bildungsprozess auslöst, an einem andern vollkommen wirkungslos sein kann. Ich glaube es ist nicht nötig diesen Satz mit der Aufzählung von Beispielen zu begründen; nur sei daran erinnert, dass sich auch das Lithium nach meinen bisherigen Untersuchungen nur bei einigen Seeigeln als wirksames morphologisches Reagenz erwiesen hat.

3) Von größerer Bedeutung als die vorhergehenden sind ohne Zweifel jene Thatsachen, welche zeigen, dass dieselbe Reizreaktion von verschiedenen Reizursachen ausgelöst werden kann. Wir hatten zwei hierher gehörige Beispiele kennengelernt, als wir von den formativen Reizwirkungen des Kontaktes sprachen. Dasselbst wurde nämlich erwähnt, dass die Haftscheibenbildung an den Rankenspitzen von *Ampelopsis hederacea* durch einen Berührungsreiz, bei *A. Veitchii* jedoch durch einen inneren Faktor ausgelöst werde. Das Gleiche ist bei zwei Bignoniaceen der Fall, bei denen die Haftpolsterentwicklung in dem einen Fall ebenfalls durch einen Kontaktreiz und in dem andern durch eine innere Auslösungsursache hervorgerufen wird. Mit andern Worten sagen also diese Thatsachen, dass bei nahe verwandten Organismen die reizbare Struktur oder die Kette von Ursachen und Wirkungen, welche vom Reizanstoss zum Endeffekt führen, so beschaffen und so angeordnet sein kann, dass verschiedene Reizursachen zu der gleichen Reizwirkung führen können. Wir lernen daraus zweierlei, einmal nämlich, dass wir eine Reizursache, deren Beteiligung an einem Entwicklungsprozess irgend einer Form von uns festgestellt worden ist, nicht ohne weiteres für die Einleitung der gleichen oder wenigstens äußerst ähnlicher Bildungsprozesse bei andern Formen verantwortlich machen dürfen, und sodann dieses, dass bei differenten Organismen nicht einmal die verwandtschaftlichen Beziehungen ein sicheres Kriterium für die Natur des Reizanstosses zu einer und derselben Organbildung abgeben.

4) Endlich müssen wir noch darauf hinweisen, dass derselbe Organismus auf denselben Reiz unter verschiedenen äußeren Bedingungen verschieden reagieren kann, wie wir dies in dem Abschnitt über die Gallenbildungen kennengelernt haben. Nach den Angaben von Eckstein [20] soll nämlich *Rhinocola speciosa* an den Blättern einer Pappelart in Deutschland andere Gallen erzeugen als an derselben

Pappel in Aragonien. Vorausgesetzt, dass das gallenerzeugende Sekret des Blattflohes in beiden genannten Ländern wirklich das gleiche ist, so geht aus dem Beispiele hervor, dass die verschiedenen Existenzbedingungen in Aragonien an derselben Pappelart eine andere Reaktionsfähigkeit oder mit andern Worten eine andere reizbare Struktur hervorgerufen haben als in Deutschland. Die Pappeln der beiden Länder gehören also wohl morphologisch zu derselben Art, in Bezug auf ihr Reaktionsvermögen aber sind sie „spezifisch“ verschieden. Diesem Beispiel reiht sich ein anderes an, welches ich in meiner ersten Arbeit „Ueber den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums etc.“ [29] mitgeteilt habe. Ich fand nämlich, dass die Eier von *Echinus microtuberculatus* im März 1891 in Triest anders auf KCl reagierten als im darauffolgenden Winter in Neapel und im Mai 1892 in Triest. Die Ursache für die verschiedene Reaktionsfähigkeit dürfte auch hier in differenten klimatischen Bedingungen zu suchen sein, wie ich dies in meiner Arbeit [29. I. S. 463 ff.] wahrscheinlich zu machen gesucht habe.

Im Anschluss an diese Thatsachen müssen wir auf die Ansicht, welche sich Driesch [16 u. 17] von der formativen Wirkung des Lithiums gebildet hat, etwas näher eingehen. In seiner 10. entwicklungsmechanischen Studie sieht sich derselbe nämlich veranlasst, für die Entodermbildung bei den Echiniden eine innere Auslösungsursache verantwortlich zu machen, deren Natur uns hier gleichgiltig sein kann. Nun wird bei den Lithiumlarven auch Entoderm gebildet, aber in anderer Weise als gewöhnlich. Daraus geht hervor, dass die Seeigel-larven in der Lithiumlösung auf denselben organauslösenden Faktor anders als in gewöhnlichem Seewasser reagiert haben; und da nun die Reaktion von einer spezifischen reizbaren „Struktur“¹⁾ abhängig zu denken ist, so muss eben diese Struktur durch das Lithium verändert worden sein²⁾. Es liegt hiernach auf der Hand, dass nach der

1) Driesch [17 S. 55] fasst hier mit Recht den Begriff „Struktur“ sehr weit, so sind namentlich „alle geordneten stofflichen Verschiedenheiten“ in ihm inbegriffen.

2) Zur Aufklärung sei an dieser Stelle betont, dass Driesch [17 S. 22] den Einfluss des Lithiums deshalb einen „morphologischen Reiz“ nennt, weil durch ihn die Reaktionsfähigkeit auf die normale Urdarmbildungsursache resp. jene unbekannte Struktur, von welcher diese normale Reaktionsweise abhängt, verändert und damit eine neue Larvenform geschaffen wird. Die beiden Begriffe: morphologischer und formativer (morphogener) Reiz sind also nicht identisch; letzterer ist viel weiter gefasst und schließt den ersteren mit ein. Der erstere bezieht sich auf das Abändern der Formen, nicht aber auf die ontogenetische Entwicklung derselben, den letzteren wende ich dagegen in beiden Fällen an. Man könnte hiernach Driesch's morphologischen Reiz passend als phylogenetischen formativen Reiz bezeichnen, um ihn so von den eigentlichen ontogenetischen Reizen zu trennen.

Ansicht von Driesch die Lithiumwirkung den oben erwähnten zwei Beispielen anzureihen ist, da in allen drei Fällen die Reaktionsfähigkeit resp. die spezifische reizbare Struktur eines und desselben Organismus durch äußere Einflüsse verändert worden ist.

Schließlich müssen wir noch an dieser Stelle erwähnen, dass auch ein und dieselbe indifferente Organanlage durch denselben organbildenden Faktor unter verschiedenen Bedingungen — seien es innere oder äußere — zu verschiedenartigen Organbildungen angeregt werden kann. Zwar gibt es zur Zeit keine sicheren Beispiele für diese Möglichkeit, man kann aber eine ganze Anzahl von Fällen namhaft machen, welche sich am ungezwungensten durch die Annahme einer infolge äußerer oder innerer Bedingungen veränderten Reaktionsfähigkeit auffassen ließen. So sei z. B. daran erinnert, dass aus den indifferenten Anlagen mancher horizontal in der Erde hinkriechender Rhizome z. B. bei *Circaea lutetiana* anstatt der schuppenartigen Niederblätter echte Laubblätter entstehen können, wenn die Stolonen der Wirkung des Lichtes ausgesetzt sind, was durch das Abschneiden der oberirdischen Sprosse und dadurch veranlassetes Aufwärtskrümmen der unterirdischen Stolonen hervorgerufen werden kann. Nehmen wir an, dass die Bildung der schuppenartigen Niederblätter und der echten Laubblätter durch einen und denselben organogenen Faktor veranlasst wird, so wäre also in unserem Beispiel durch den Einfluss des Lichtes der indifferenten Anlagen eine solche Reaktionsfähigkeit resp. eine solche reizbare Struktur aufgeprägt worden, dass derselbe Faktor nunmehr echte Laubblätter aus den Anlagen hervorgehen lässt. In ähnlicher Weise könnte man auch die Entstehung von Laubblättern an künstlich mit der Spitze nach oben gewendeten Rhizomen von *Yucca* auffassen; nur wäre es hier nach Sachs [57] die veränderte Einwirkung der Schwerkraft, welche der indifferenten Organanlage ihre Reaktionsfähigkeit vorschreibt. Die Anzahl der Fälle, welche wir an dieser Stelle aufzählen könnten, ist mit diesen zwei Beispielen nicht erschöpft; es gibt im Gegenteil deren eine sehr große Anzahl. Da dieselben aber alle die große Unsicherheit an sich haben, ob die organbildenden Faktoren unter den verschiedenen Bedingungen wirklich dieselben sind, so wollen wir von einer weiteren Aufzählung Abstand nehmen. Das Gesagte dürfte genügen, um zukünftigen analytischen Forschungen einen Fingerzeig zu geben. Wir werden in einem späteren Kapitel noch einmal auf die Erscheinungen, mit denen wir uns in diesem Paragraphen zu beschäftigen hatten, zurückkommen, und es wird sich hierbei herausstellen, dass die Fälle, welche wir als Beispiele für die Möglichkeit der Veränderung der Reaktionsfähigkeit durch äußere Reize angeführt haben, eine sehr verschiedene kausale Wertigkeit besitzen, und dass so z. B. ein fundamentaler Unterschied

zwischen der Veränderung der Reaktionsfähigkeit der Organanlagen an Rhizomen und zwischen jener von Seeigeleiern, welche in eine Lithiumlösung gebracht werden, vorhanden ist.

b) Ueber Reizstärke und Reizdauer.

1) Die Reizstärke und das Weber'sche Gesetz.

Es ist bekannt, dass jeder Reizanstoß zum Zustandbringen einer merklichen Reizreaktion einen bestimmten Intensitätsgrad besitzen muss, den man das Minimum nennt. Von dieser unteren Grenze nimmt sodann die Reizreaktion mit steigender Stärke des Anstoßes bis zu einem Punkte zu, bei dem das Optimum der Reaktion erreicht ist. Obgleich bis jetzt fast noch keine Untersuchungen über die notwendige Stärke von morphogenen Reizen vorliegen, so dürfte es doch selbstverständlich sein, dass derartige Beziehungen zwischen Anstoß und Reaktion auch bei ihnen bestehen. Ein deutliches und bis jetzt das einzige Beispiel hierfür liefert der Einfluss geringer Lithiumdosen auf den Entwicklungsgang befruchteter Seeigeleier. Hier zeigt sich sehr deutlich, wie die formative Wirkung bei einer gewissen Dosis beginnt und bei einer anderen schließlich ihren Höhepunkt erreicht. Wird der Lithiumgehalt sodann über das Optimum hinaus noch weiter gesteigert, so werden die Eier mehr oder weniger geschädigt, sie bringen es höchstens zu trüben, undurchsichtigen Blastulis, welche bald absterben; eine formative Einwirkung des Lithiums ist an ihnen nicht mehr zu erkennen.

Im Anschluss hieran mag darauf hingewiesen werden, dass künftige Untersuchungen auch bei formativen Reizwirkungen das sogenannte Weber'sche Gesetz, welches wir früher bei Besprechung der Bedeutung der Richtungsreize für die kausale Auffassung ontogenetischer Vorgänge kennengelernt haben, nachweisen dürften. Um nur an einem Beispiel klar zu machen, was ich hiermit meine, sei erwähnt, dass zur Einleitung der Keimung der Lebermoossporen und zur Induzierung der Dorsiventralität eine um so höhere Lichtintensität nötig sein dürfte, in je hellerem Lichte die Sporen gebildet worden sind, und zwar würde es sich bei genauer Messung der Lichtintensitäten herausstellen, dass der Intensitätszuwachs zu der bereits vorhandenen Lichtstärke stets in demselben Verhältnis steht.

2) Die Reizdauer — inhärente und lokale Induktion (Pfeffer).

Ebenso wie eine bestimmte Reizstärke ist auch eine bestimmte Einwirkungsdauer zum Zustandekommen der vollen Reaktion notwendig; und es braucht wohl kaum besonders betont zu werden, dass auch dieser zweite Faktor in Bezug auf seine Größe großen Schwankungen unterworfen ist. Eine genaue Feststellung dieser notwendigen Einwirkungsdauer ist bis jetzt fast noch für keinen einzigen forma-

tiven Reiz ermittelt worden. Zwar soll nach Darwin in günstigen Fällen an den Rankenspitzen von *Ampelopsis hederacea* bereits 42 Stunden nach erfolgter Berührung eine deutliche Anschwellung zu bemerken sein; es ist jedoch zu bedauern, dass derselbe versäumt hat, experimentell zu ermitteln, ob diese Anschwellung schließlich zu einer ausgebildeten Haftscheibe führt, wenn die Ranke nach 42stündiger Berührung oder auch schon früher von der Wand wieder abgetrennt wird. Aus den Angaben der übrigen Forscher lässt sich kein einziges bestimmtes Zeitmaß für die notwendige Dauer irgend eines Reizes entnehmen; es lässt sich aus ihnen nur im allgemeinen ersehen, ob zum Zustandekommen des Endeffektes eine lange oder gar kontinuierliche Reizdauer notwendig ist oder ob hierzu eine vorübergehende Einwirkung genügt. Nach Adler [1] und Beyerinck [6] soll letzteres z. B. bei der Hervorrufung der Gallen von *Nematus Capreae* an *Salix amygdalina* der Fall sein, da hier der von der Mutter mit dem Ei in die Wunde entleerte Tropfen „Giftsubstanz“ zur Einleitung und Vollendung des ganzen Bildungsprozesses ausreichend ist. Auch zur Ausbildung der Wurzelgalle von *Cecidomyia Poae* an *Poa nemoralis* bedarf es nach Beyerinck's Angaben [5] keines lang andauernden Reizes. Ganz anders verhält es sich jedoch nach den sorgfältigen Untersuchungen desselben Autors mit den Gallen der Cynipiden. Hier genügt nicht ein einmaliger Anstoß, sondern es ist fast für die Dauer des ganzen Entwicklungsprozesses die Anwesenheit des Gallentieres resp. die Einwirkung seines formativen Drüsensekretes notwendig. Stirbt das Tier zu früh, so bleibt auch die Gallenbildung stehen; nur die letzten Stadien der letzteren scheinen auch ohne die Anwesenheit der Gallwespenlarve ausgebildet werden zu können, wie wir bereits früher erwähnt haben.

Ein sehr großer Unterschied in Bezug auf die notwendige Reizdauer tritt uns bei der Induktion der Dorsiventralität von Lebermoosen, Farnprothallien und einigen Coniferensprossen entgegen. An den Brutknospensprossen von *Marchantia polymorpha* ist nämlich nach den Angaben von Pfeffer [46] bereits 2 oder 3 Tage nach der Aussaat die Dorsiventralität durch das Licht unveränderlich bestimmt, obgleich an den kleinen Sprossen selbst zu dieser Zeit noch keinerlei morphologische Differenzen sichtbar sind. Hier genügt also ein verhältnismäßig sehr kurzer Impuls, um für die ganze Entwicklungsdauer des Lebermoosthallus ein für alle Male die Lage von morphologischer Ober- und Unterseite zu fixieren, mag der Thallus auch später von einer anderen Seite beleuchtet werden. Bei der Entwicklung des Thallus aus der Spore sind die Verhältnisse nach Leitgeb [34] dieselben, wie wir bereits oben sahen: Pfeffer spricht infolgedessen bei den Lebermoosen von einer inhärenten Induktion der Dorsiventralität durch das Licht.

Ganz anders verhalten sich nun aber in dieser Hinsicht die Prothallien der Farnkräuter, auf welche das Licht während der ganzen Vegetationszeit immer in derselben Richtung einfallen muss, falls die Lage von Ober- und Unterseite am Thallus immer dieselbe bleiben soll. Werden die neu hinzuwachsenden Partien in entgegengesetzter Richtung als die alten beleuchtet, so wird an ihnen die Dorsiventralität umgekehrt ausgebildet. Im Gegensatz zu den Lebermoosen offenbart sich also hier nur eine lokale Induktionswirkung des Lichtes. Bei *Thuja occidentalis* haben wir im Prinzip das gleiche Verhalten; auch hier muss das Licht immer in derselben Richtung einwirken, falls die Dorsiventralität in den zuwachsenden Partien nicht umgekehrt werden soll. Endlich ist auch die vorwiegend durch die Schwerkraft induzierte Bilateralität der Seitenäste von *Taxus* und *Abies* nicht inhärent; auch hier muss demnach die Reizeinwirkung in derselben Richtung solange dauern, als die Sprosse überhaupt noch im Wachstum begriffen sind.

c) Ueber die Abhängigkeit der Reizreaktion vom Entwicklungsstadium des reagierenden Körpers.

Ebenso wie eine bestimmte Einwirkungsdauer des formativen Reizes zur Auslösung der normalen Reaktion notwendig ist, erweist sich auch das Entwicklungsstadium des reagierenden Körpers von ausschlaggebender Bedeutung für das Gelingen des Reizerfolges. Sehr deutlich tritt dies z. B. bei den amphibischen Gewächsen beim Uebergange aus dem einen Medium in das andere hervor. Diejenigen Blattanlagen nämlich, deren Schicksal bereits vor dem Wechsel besiegelt worden ist, entwickeln sich auch in dem fremden Medium zu der ihnen durch den ersten Aufenthalt induzierten Gestalt, so dass also bei der Versenkung der Landform in Wasser auch unter diesen neuen Bedingungen zunächst noch Luftblätter entstehen können, deren innere Struktur freilich bereits das Charakteristische der Wasserform aufweisen kann, da die Blattstruktur noch Veränderungen erleiden kann, nachdem bereits die äußere Form definitiv bestimmt ist (vgl. Goebel 25. S. 300). Manche Anlagen können sich beim Wechsel des Mediums auch auf einem Stadium befinden, auf dem die Bestimmung des Schicksals eben begonnen hat, aber noch nicht definitiv fixiert ist: in derartigen Fällen können dann alle möglichen Uebergangsformen zwischen den beiden Extremen, wie z. B. zwischen Luft- und Wasserblättern oder zwischen letzteren und Schwimmblättern entstehen.

Zum Zustandekommen der regelrechten Reaktion ist also ein möglichst indifferentes Entwicklungsstadium des reagierenden Körpers notwendig.

Auch die Erfahrungen, welche man bei dem Studium der Gallenentwicklung gewonnen hat, stimmen ganz mit diesem Satze überein,

wie nämlich aus den Arbeiten von Adler [1] und Beyerinck [4] hervorgeht, können vollkommen ausgebildete Gewebe nicht mehr zur Produktion von Gallenbildungen veranlasst werden. Der merkwürdige Instinkt der Gallwespen, ihre Eier in Knospen, in ganz junge noch weichrippige Blätter oder bei älteren Organen wie z. B. bei Wurzeln in die Cambiumschicht zu legen, deutet entschieden auf den Verlust der morphogenen Reizbarkeit mit zunehmendem Alter hin. Gerade die von Adler berichtete Thatsache, dass *Andricus noduli*, die Gallwespe der geschlechtlichen Generation von *Aphlothrix radiceis*, mit ihrem Stachel die Cambiumschicht der Eichenwurzeln aufsucht, ist hier von ganz besonderer Bedeutung, da ja bekanntlich von diesem Gewebe das sekundäre Dickenwachstum ausgeht.

Bei seinen Untersuchungen über die Erzeugung von gefüllten Blüten erfuhr ferner auch Peyritsch [43], dass das Gelingen des Experimentes sehr davon abhängt, in welchem Zeitpunkte die Infektion der Cruciferen- oder Valerianaceenknospen mit Phytopten vorgenommen wird. Es ist nämlich von ausschlaggebender Bedeutung, „dass das empfindliche Organ zur Zeit seiner Anlegung oder in den ersten Stadien vom Tier, wenn auch nur vorübergehend, heimgesucht und gereizt wird.“

Diesen Beispielen schließen sich weiter die Resultate an, zu welchen ich durch meine Untersuchungen über den morphologischen Einfluss des Lithiums auf die Entwicklung der Seeigelleier geführt worden bin. Es stellte sich nämlich heraus, dass dieser Einfluss abnimmt, „je weiter die Entwicklung bereits in normaler Weise vorgeschritten ist, und dass man in Folge dessen nur dann mit Sicherheit typische Lithiumlarven erhält, wenn man das Agens auf das ungefurchte oder erst in wenige Zellen geteilte Ei einwirken lässt.“ „Ausgeschlüpfte Blastulac werden in Meerwasser mit Lithium nicht mehr zu typischen Lithiumlarven“ (vgl. 29. II. Teil S. 179 u. 180).

Ich habe in meiner eben zitierten Arbeit (S. 180) im Anschluss an die vorstehenden Resultate einiger Angaben von Weismann gedacht, welche auch an dieser Stelle einer nochmaligen Erwähnung bedürfen. Wie derselbe nämlich in seinem „Keimplasma“ (S. 527 u. 531) mitteilt, konnte er zu wiederholten Malen konstatieren, „dass bei saisondimorphen Arten, z. B. bei *Vanessa prorsa-levana* der unstimulierende Einfluss der Wärme oder Kälte nur dann eintritt, wenn er im Beginn der Puppenperiode einwirkt. Winterpuppen von *Vanessa levana* lassen sich niemals mehr in die Prorsaform umwandeln, wenn sie erst einen Monat nach der Verpuppung hoher Temperatur ausgesetzt werden;“ und ebenso gelingt die Beeinflussung der Flügelfärbung bei *Polyommatus phlaeas* nicht mehr, „wenn man die verändernde Temperatur erst in dem Zeitpunkt einwirken lässt, in welchem die Flügelschuppen sich färben.“

d) Ueber die Mechanik der morphogenen (formativen) Reizreaktionen.

Wie die Ueberschrift zeigt, wollen wir uns in diesem Kapitel mit dem Zustandekommen der Reizreaktionen oder mit der Kette von Ursachen und Wirkungen beschäftigen, welche vom Reizanstoß zum Endeffekt führt und im Anschluss an Pfeffer [50] deshalb Reizungskette oder Reaktionskette genannt werden kann; wir müssen jedoch gleich zu Anfang gestehen, dass unsere Kenntnisse hierüber zur Zeit noch gleich Null sind. Die Aufklärung der Mechanismen der formativen Reizreaktionen bildet also eine Hauptaufgabe künftiger kausaler Forschungen.

Wenn wir davon absehen, dass ich in meiner zweiten Mitteilung über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf befruchtete Seeigelleier den Versuch gemacht habe, etwas tiefer in den Prozess der Lithiumwirkung einzudringen, so ist es eigentlich nur Kohl [33] gewesen, welcher den von ihm untersuchten Einfluss vermehrter und verminderter Transpiration auf den Bau der Pflanzen — wenn auch nur ein wenig — weiter zurückverfolgt hat. Seine Schlussfolgerung lautet also: Es ist Thatsache, dass stark transpirierende Pflanzen relativ mehr organische Substanzen als schwach transpirierende produzieren, was damit zusammenhängen mag, dass in erstere mehr zur Assimilation notwendige Bodensubstanzen zugeleitet werden. Nun ist aber mit Sicherheit der Turgor in den Zellen stark transpirierender Pflanzen kleiner als in denen schwach transpirierender; deshalb werden bei ersteren die reichlich vorhandenen Baustoffe hauptsächlich zur Verdickung der Wandungen, bei letzteren dagegen die minder reichlich gebildeten organischen Substanzen wegen des höheren Turgors vorzugsweise zum Flächenwachstum und zur Anlage neuer Zellmembranen benutzt. „Daher die häufigen Verdickungserscheinungen bei Pflanzen trockener Standorte, die seltenen bei Pflanzen aus feuchter Atmosphäre“ (l. c. S. 130).

Mag dieses Raisonement auch vollkommen richtig sein, so liegt doch auf der Hand, dass damit eben nur die stärkere und schwächere Ausbildung der Zellwände erklärt wird, dass es dagegen zur Aufhellung jener Vorkommnisse nicht genügt, wo durch den Einfluss gesteigerter Transpiration die Bildung neuer Gewebe hervorgerufen wird, deren Bildung ohne diese Steigerung unterblieben wäre. Es wurde bereits oben ganz besonders darauf hingewiesen, dass die einfache Membranverdickung zur Erzeugung einer Sklerenchym- oder Bastfaser aus einer Parenchym- oder Cambiumzelle nicht genügt, sondern dass die Verdickung hierbei in einer ganz bestimmten gesetzmäßigen Weise vor sich gehen müsse, d. h. also dass dazu besondere Bildungsprozesse notwendig seien. Somit leistet die Kohl'sche Erklärung gerade für jene Wirkungen gesteigerter Transpiration nichts, welche allein als formative Reizwirkungen aufzufassen sind. Und bei

den Wasserpflanzen und amphibischen Gewächsen, wo durch die äußeren Agentien nicht nur die innere Struktur, sondern auch die äußere Form durchgreifend verändert wird, werden wir von vorstehender Erklärungsweise erst recht im Stich gelassen. So bleibt denn auch die Erforschung der Kette von Ursachen und Wirkungen, welche bei dem Einfluss gesteigerter Transpiration und eines Land- oder Wasseraufenthaltes zwischen äußerem Anstoß und Endeffekt liegen, zukünftigen Untersuchungen vorbehalten.

Eine Bedeutung für die künftigen Aufklärungsversuche der Mechanik der formativen Reizreaktionen dürften vielleicht die Vorstellungen gewinnen, welche sich Sachs [57] über die Ursachen pflanzlicher Organbildungen gebildet hat, obgleich betont sein muss, dass dieselben unsere Kenntnisse in thatsächlicher Beziehung zur Zeit ebenfalls um keinen Schritt weiter bringen, sondern uns nur zeigen, wie man sich den Einfluss von äußeren Faktoren speziell den von Licht und Schwerkraft eventuell plausibel machen könnte. Sachs nimmt bekanntlich für jedes Organ bestimmte „organbildende Substanzen“ an, deren Strömungsbahnen im Inneren der Pflanzen durch äußere und innere Faktoren bestimmt werden. „Solange eine grünblättrige Pflanze mit aufrechtem Stamm in Ernährung und Wachstum begriffen ist, fließen die spezifischen Bildungsstoffe der Wurzel von den assimilierenden Blättern aus dem unteren Ende des Stammes befindlichen Wurzelsystem zu, während die sprossbildenden Stoffe nach den Vegetationspunkten des Stammes und der Zweige hin aufwärts steigen“ [58. Bd. II. S. 1181]. Nach den Sachs'schen Vorstellungen ist es von äußeren Faktoren die Schwerkraft (und eventuell auch das Licht), welche die verschiedene Richtung der Strömungsbahnen von wurzel- und sprossbildenden Stoffen vorschreibt; doch kann letztere auch häufig durch innere Dispositionen bestimmt werden, wie dies z. B. bei den polar differenzierten Pflanzen, bei den Weidenzweigen, der Fall ist. Der Einfluss der Schwerkraft auf den Transport der wurzel- und sprossbildenden Stoffe macht sich aber auch hier in gewisser Weise geltend, indem nämlich an umgekehrt aufgehängten Weidenzweigen Sprosse weiter nach dem apicalen, nach unten gewendeten Ende entstehen. Das Streben aber polar differenzierter Sprosse, die wurzelbildenden Stoffe auch dann nach dem basalen Ende zu befördern, wenn letzteres nach oben gekehrt ist, könnte als eine inhärent gewordene Wirkung der Schwerkraft aufgefasst werden.

Nach diesen Erörterungen könnte man die im 2. Kapitel aufgeführten Fälle, in welchen sich der Einfluss der Schwerkraft zu erkennen gibt, derart auffassen, dass letztere einen größeren oder geringeren Einfluss auf die Verteilung der organbildenden Stoffe ausübt. Auch die Wirkung des Lichtes ließe sich in gleicher Weise beurteilen, ja selbst die Entstehung der Haftscheiben von *Ampelopsis hederacea*

durch Kontakt könnte man so deuten, dass durch die Berührung die Beförderung von haftscheibenbildenden Stoffen in die Rankenspitzen verursacht wird. Gerade in diesem Falle, der sich übrigens weit besser so auffassen ließe, dass durch den Kontakt die Bildung von haftscheibenbildenden Stoffen in den Ranken hervorgerufen wird, zeigt es sich aber deutlich, dass derartige Annahmen uns zur Zeit um keinen Schritt weiter bringen, sondern im Grunde zunächst weiter nichts als eine Umschreibung der Thatsachen sind, eine Umschreibung, die freilich durch spätere Untersuchungen verifiziert werden könnte. Die Frage würde dann lauten, welche Kette von Ursachen und Wirkungen zwischen der Verteilung und eventuellen Erzeugung der organbildenden Stoffe durch äußere Faktoren und dem Endeffekt liegt¹⁾.

Die Sachs'schen Ansichten über Organbildung sind von Loeb [36] auf zoologisches Gebiet übertragen worden und auch Driesch ist in seiner analytischen Theorie zu einer ähnlichen Hypothese geführt worden.

e) Ueber die verschiedene Wertigkeit der formativen (morphogenen) Reize.

Wir haben im Verlauf unsrer Darstellung bis jetzt den Begriff des formativen Reizes sehr weit gefasst, indem wir alle jene inneren und äußeren Faktoren dazu rechneten, welche qualitativ neue Bildungsprozesse zur Folge hatten. Ein reifliches Ueberdenken sämtlicher Fälle, welche wir in die Kategorie der morphogenen oder formativen Reize aufgenommen haben, belehrt uns nun aber, dass wir hierbei Erscheinungen zusammengebracht haben, welche ihrem Wesen nach sehr verschieden sind. Es soll deshalb in diesem Kapitel unsere Aufgabe sein, eine Sichtung der differenten morphogenen Reize vorzunehmen.

Aus praktischen Gründen wollen wir nun zunächst eine Einteilung in 2 größere Gruppen vornehmen; erstens nämlich in solche, welche normale Entwicklungsprozesse einleiten und deshalb als ontogenetische morphogene oder kurz als ontomorphogene Reize bezeichnet werden mögen, und zweitens in solche, welche abnorme Gestaltungen hervorrufen und pathologische morphogene oder pathomorphogene Reize heißen sollen. Im Großen und Ganzen sind die beiden Kategorien wohl charakterisiert, wenn es auch einige Erscheinungen gibt, bei denen man im Zweifel sein kann, ob sie zu den onto- oder pathomorphogenen Reizen gerechnet werden sollen. Dies wäre z. B. bei der Erzeugung von Bastfasern in den Blattstielen von *Helleborus niger* in Folge von Zugkräften der Fall. Eine lange Auseinandersetzung,

1) Wir werden in einem späteren Kapitel noch einmal auf die Sachs'sche Theorie zu sprechen kommen und werden dabei sehen, dass dieselbe in ihren allgemeinen Zügen ziemlich gesichert ist, obschon die speziellen Sachs'schen Erklärungsversuche der verschiedenen Arten von Beeinflussung der Gestaltung durch äußere und innere Faktoren wenig Befriedigendes an sich hat.

ob wir hier einen ontogenetischen oder pathologischen formativen Reiz vor uns haben, halte ich jedoch für vollkommen zwecklos, zumal die betreffende Einteilung nur aus praktischen Gründen — wie bereits gesagt — gewählt wurde und auf das eigentliche Wesen der verschiedenen gestaltenden Reize gar keinen Bezug hat, werden wir doch bei unserer Analyse in beiden Gruppen auf Fälle stoßen, welche ihrer kausalen Bedeutung nach identisch sind.

(Fortsetzung folgt.)

Einige Bemerkungen zu O. Hertwig's Entwicklungstheorie.

Von Dr. **Franz v. Wagner**,

Privatdozent an der Universität Straßburg i. E.

(Schluss.)

2.

Eine weitere Aufstellung O. Hertwig's, durch welche der ursprüngliche Wert der äußeren Bedingungen und damit die epigenetische Natur des Entwicklungsprozesses erwiesen werden soll, betrifft die Ernährungsvorgänge. Ich führe auch hier die eigenen Worte O. Hertwig's an¹⁾.

„Jeder organische Entwicklungsprozess beruht in erster Linie auf Stoffaufnahme und Stoffmetamorphose; unorganisierter Stoff wird fortwährend organisch gemacht und dient zum Wachstum und zur Entwicklung der Anlage. Daher ist, was auf einem vorausgehenden Stadium als unorganisierter Stoff oder als eine der äußeren Entwicklungsbedingungen der Anlage geboten wird, in dieselbe auf einem nächstfolgenden Stadium als Bestandteil mit eingegangen. Dottermaterial des Eies zum Beispiel, welches in Bezug auf die Anlagesubstanz ebenso wie der atmosphärische Sauerstoff als etwas von außen Gegebenes und als äußere Entwicklungsbedingung erscheint, geht so fortwährend in die Anlage selbst mit ein und verändert sie, auch für den Fall, dass die Veränderung nur eine rein quantitative ist. Mithin lehrt schon eine einfache Ueberlegung, dass während des organischen Entwicklungsprozesses stetig Aeußeres in Inneres verwandelt wird, oder dass die Anlage kontinuierlich auf Kosten der Bedingungen wächst und sich verändert.“

Ich kann nicht zugeben, dass diese Schlussfolge zutreffender wäre, als die vorher besprochene. Zunächst ist darauf hinzuweisen, dass die der Ernährung zu Grunde liegende Assimilation nichts Anderes bewirkt, als die von Außen aufgenommenen Nährstoffe in ein Material umzusetzen, welches der eigenen Substanz des sich entwickelnden Organismus entspricht. Dass diese Substanz — das Protoplasma — deshalb, weil wir sie fast überall mit demselben Namen belegen, auch stets dieselbe sei, dürfte kaum annehmbar sein. Und wenn eine jugendliche

1) Cf. Präf. o. Epig., pag. 82.

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 Vorgängen in der tierischen Ontogenese. 792-805](#)