

# 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. Dezember 1895.**

**Nr. 23.**

**Inhalt:** **Herbst**, Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese (Fortsetzung). — **Korotneff**, Zur Entwicklung der Salpen. — **Lindner**, Zur Kenntnis der Biologie gewisser Vorticellen. — **v. Zittel**, Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). — **Zacharias**, Ueber die Möglichkeit einer biologischen Bonitierung von Fischteichen.

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

Von **Curt Herbst**.

(Fortsetzung.)

Wir wollen mit den

## I. Ontomorphogenen Reizen

beginnen und in dieser Gruppe wieder zwei sekundäre Unterabteilungen unterscheiden, deren kausale Bedeutung grundverschieden ist. Diese beiden Unterabteilungen werden uns sofort klar werden, wenn wir uns einmal überlegen, worin eigentlich die Wirkung des Lichtes in folgenden zwei Beispielen besteht. Als oben S. 725 von den Photomorphosen die Rede war, sahen wir nämlich, dass bei *Lepismium radicans* die Wurzeln immer nur an der Schattenseite des abgeschnittenen Sprosses entstehen; das Licht hindert also an der beleuchteten Seite die Wurzelbildung und lokalisiert sie auf die beschattete, zur Wurzelbildung aber selbst ist es nicht nötig, da im Dunklen an allen Seiten Wurzeln hervorstechen. Im Gegensatz hierzu erfuhren wir in dem gleichen Kapitel, dass das Licht den sich aus Sporen entwickelnden Lebermoosembryonen nicht nur ihre Dorsoventralität aufprägt, sondern zur Einleitung der Keimung unentbehrlich war; im Dunklen blieben die Sporen unentwickelt.

Die zwei ihrer kausalen Bedeutung nach grundverschiedenen Unterabteilungen von ontomorphogenen Reizen liegen nach diesen Auseinandersetzungen auf der Hand. Wir können deshalb sofort mit den

1) lokalisierenden, aber zur Einleitung der Bildungsprozesse an und für sich unnötigen ontomorphogenen Reizen

beginnen. Von *Lepismium* abgesehen dürfte in diese Kategorie auch die Wurzelbildung des Ephens gehören, welche nach Sachs [56] bekanntlich nur an der Schattenseite stattfindet, da es wohl zumal wegen der leichten Umkehrbarkeit der Dorsoventralität in diesem Fall als ausgemacht gelten darf, dass sich die Wurzeln im Dunkeln auf allen Seiten des Sprosses gleichmäßig entwickeln würden. Eine gleiche lokalisierende Wirkung des Lichtes offenbart sich auch bei der Knollenbildung der Kartoffel, welche bekanntlich bei Verdunkelung auch an oberirdischen Organen hervorgerufen werden kann. Sehr deutlich tritt ferner die bloß lokalisierende Wirkung des äußeren Faktors bei den Barymorphosen hervor; so z. B. bei der Entwicklung des Embryo von *Marsilia* und bei der Wurzelbildung von *Thladiantha dubia* und *Heterocentron diversifolium*. Endlich dürfte es sich auch bei der Entstehung der Stolonen jener Hydroidpolypen, bei denen der Bildungsort der betreffenden Organe entweder durch die Schwerkraft (*Antennularia*) oder durch das Licht (*Sertularia polyzonias*) bestimmt wird, um eine rein beschränkende Wirkung der äußeren Agentien handeln.

Wollen wir uns diese nur hemmende Wirkung an Mechanismen klar machen, so könnten wir sagen: die äußeren Faktoren — sollte es nicht auch derartige innere geben? — bringen die Gestaltungsmechanismen an gewissen Stellen zum Stillstand, während sie dieselben an anderen weiter gehen lassen<sup>1)</sup>. In allen den Fällen, welche zu dieser Kategorie gerechnet werden müssen, ist demnach der Einfluss der Agentien ein negativer, und man könnte in Folge dessen in Zweifel sein, ob man derartige Erscheinungen überhaupt zu den morphogenen Reizwirkungen zählen darf. Ich glaube aber, dass dieser Zweifel verschwindet, wenn wir bedenken, dass auch durch rein lokalisierende Wirkungen typische z. B. dorsoventrale Bildungen zu Stande kommen können; und im übrigen ist die ganze Frage von sehr wenig Belang, wenn man nur das Wichtigste nicht übersieht, nämlich dass die im Vorstehenden aufgestellte Unterabteilung der ontomorphogenen Reize wegen ihres lokalisierenden Charakters in kausaler Hinsicht scharf von der folgenden Gruppe zu sondern ist.

2) Ueber die zur Einleitung der Bildungsprozesse unumgänglich notwendigen ontomorphogenen Reize.

a) Von der Notwendigkeit des Lichtes für die Keimung der Lebermoossporen haben wir bereits oben gesprochen; wir wollen deshalb hier nur noch hinzufügen, dass das Licht auch für die Entwicklung

1) Wir werden uns auch bei den übrigen Gruppen von morphogenen Reizen einer ähnlichen Ausdrucksweise bedienen, da sich die verschiedenen Erscheinungen hierdurch sehr klar und anschaulich machen lassen.

der Seitensprosse der Brutknospen nach Pfeffer [46] unentbehrlich ist, da dieselbe im Dunkeln gänzlich unterbleibt. Auch bei *Caulerpa* ist nach Noll's [41] Untersuchungen das Gleiche der Fall, wenigstens brachten 12 Blätter, welche im Dunkeln gehalten wurden, im Ganzen nur 3 Neubildungen<sup>1)</sup> hervor, welche noch dazu bald wieder zu Grunde gingen, während zwölf andere im Licht auf der beleuchteten Seite 196 Knospen erzeugten. Diese letztere Thatsache zeigt zugleich, dass es sich hier wie in den beiden ersten Beispielen nicht nur um die Einleitung von Entwicklungsprozessen durch das Licht, sondern auch um deren Lokalisierung wie in der ersten Unterabteilung handelt. Man kann also sagen, dass in diesen Fällen durch das Licht gewisse Bildungsmechanismen, welche in allen Teilen des Organismus resp. des Embryo latent vorhanden sind, nur an ganz bestimmten Stellen d. h. hier an der am stärksten beleuchteten Seite in Thätigkeit gesetzt werden.

Gehen wir nun die Reihe der formativen (morphogenen) Reize weiter durch, so sehen wir, dass auch alle gestaltenden Wirkungen des Kontaktes, des Zuges und der gesteigerten Transpiration hierher zu rechnen sind, da dieselben bekanntlich bei Wegfall der betreffenden Agentien ebenfalls unterbleiben. Letztere setzen also — ebenso wie das Licht in den drei zuerst genannten Beispielen — die in Ruhe befindlichen, aber vorbereiteten Entwicklungsmechanismen in Thätigkeit: sie öffnen das Ventil der Maschine, um mich zwar bildlich, aber klar und präzis auszudrücken.

β) Es gibt nun aber ferner Erscheinungen, wo durch den äusseren Faktor ebenfalls ein Entwicklungsmechanismus in Gang gesetzt wird, wo aber bei Wegfall dieses Anstoßes sofort an Stelle des einen ein anderer, oder vielmehr der andere Bildungsprozess — denn es handelt sich hier meist nur um zwei Möglichkeiten — in Thätigkeit gerät, während bei den unter α) angeführten Fällen dann überhaupt jede spezifische Bildung unterblieb. Denken wir uns ein Dampfrohr derartig mit zwei verschiedenen Maschinen verbunden, dass durch Drehung eines und desselben Ventils entweder die eine oder die andere in Aktion gesetzt wird, so haben wir im Prinzip die beste Vorstellung von dem Wesen dieser Gruppe von ontomorphogenen Reizen. Ein ausgezeichnetes Beispiel hierfür liefert das Verhalten jener Pflanzen, deren indifferente Blattanlagen an den Rhizomen entweder zu schuppenartigen Niederblättern oder zu echten Laubblättern werden können, je nachdem die Entwicklung in der Erde d. h. in der Dunkelheit oder im Lichte stattfindet<sup>2)</sup>. Prinzipiell dasselbe lernen wir auch bei der

1) Welcher Umstand die Entstehung dieser 3 Neubildungen hervorgerufen hat, ist schwer zu sagen. Sollte hier die Schwerkraft mitgewirkt haben oder das Licht doch nicht vollständig abgeschlossen gewesen sein?

2) Man vergl. hierzu oben S. 731.

Siphonée *Bryopsis* und bei den Aroideen *Yucca* und *Cordilene* kennen, bei welchen es von der Richtung der Schwerkraftswirkung abhängt, ob aus derselben Anlage ein blatt- oder wurzelartiges Gebilde (*Bryopsis*) resp. ein Rhizomspross mit ringförmigen Niederblättern oder ein echter Laubspross (*Yucca* und *Cordylene*) hervorgeht. Je nachdem die betreffende Organanlage also nach oben oder unten gekehrt ist, wird ein anderer Bildungsmechanismus, eine andere Reaktionskette — wie wir auch sagen können — in Thätigkeit gesetzt<sup>1)</sup>. Auch die Entwicklung der amphibischen Gewächse ist hierher zu rechnen, und zwar ist es hier die Beschaffenheit des umgebenden Mediums, welche den einen von den beiden möglichen Bildungsprozessen abstellt, den anderen aber dafür in Gang bringt. Bei jenen Formen, wo außerdem noch Schwimmblätter vorkommen können, liegen die Verhältnisse noch komplizierter.

In allen vorstehenden Beispielen handelte es sich stets um äußere formative Reize, es dürfte aber auf der Hand liegen, dass sich auch unter den zahlreichen, zur Zeit noch unbekannten inneren Auslösungsursachen viele finden werden, welche diesen „Umschaltungscharakter“ — wie wir kurz sagen können — aufweisen. Sollte es sich z. B. in Zukunft herausstellen, dass das Geschlecht häufig oder auch meist durch einen inneren formativen Reiz bestimmt wird, so würden wir es in derartigen Fällen mit inneren „Umschaltungsreizen“ zu thun haben<sup>2)</sup>.

γ) Bei den im vorigen Paragraphen analysierten Erscheinungen handelte es sich um eine Veränderung der Reaktionsfähigkeit von Grund aus d. h. also um die „Einschaltung“ einer ganz anderen Reaktionskette. Es ist nun aber auch eine Veränderung möglich, bei welcher kein vollkommen anderer Gestaltungsmechanismus in Thätigkeit gesetzt wird, sondern der bereits existierende Abänderungen erfährt, mögen dieselben nun in der Umordnung schon vorhandener oder in der Einfügung neuer Glieder in die alte Reaktionskette bestehen. An der Hand eines technischen Beispieles ist es leicht, sich diese Art von Veränderung der Reaktionskette klar zu machen. Stellen wir uns nämlich vor, dass in einer chemischen Fabrik, in welcher bestimmte Stoffe dargestellt werden, in die Retorten ein oder auch mehrere Stoffe gebracht werden, die eigentlich nicht zu dem Ablauf der chemischen Prozesse gehören, so würde der Endeffekt ganz anders als vorher ausfallen, und zwar würde derselbe zwei Momenten seinen spezifischen Charakter verdanken, einmal nämlich den bereits vorhanden gewesenen Stoffen und zweitens den neu hinzugefügten. Die Qualität

1) Cf. oben S. 734.

2) Das in diesem Paragraphen Gesagte widerspricht nicht etwa den Erörterungen am Ende des ersten Kapitels im allgemeinen Teil; wir sind vielmehr hier nur in unsrer Analyse weiter vorgedrungen, was durch den nachfolgenden Paragraphen γ) übrigens noch deutlicher hervortreten dürfte.

der Faktoren, welche den ursprünglichen Prozess abändern, ist also zugleich mitbestimmend für die Natur des Resultates.

In einer gewissen Kategorie von ontomorphogenen Reizen haben wir nun meiner Meinung nach prinzipiell gleiche Erscheinungen vor uns: die Ausbildung der Frucht nach erfolgter Befruchtung ist es, woran ich hier z. B. denke. Dass der Anstoß, welcher von der befruchteten Eizelle resp. von den in Entwicklung begriffenen Embryonen ausgeht, hier in einigen, wenn auch nicht allen Fällen einen direkten Einfluss auf das Endresultat ausüben kann, scheint mir daraus hervorzugehen, dass nach den Angaben Focke's<sup>1)</sup> über die „Henien“ die Bastardbefruchtung bisweilen bereits auf die Ausbildung der Frucht einen Einfluss ausübt. Einige der von Focke zitierten Fälle scheinen mir der Kritik sicher Stand zu halten.

Eine große Anzahl von Beispielen, welche hierher zu rechnen sind, werden wir unter den pathomorphogenen Reizen kennen lernen; es darf jedoch als ausgemacht gelten, dass sich auch noch viele andere Fälle unter den ontomorphogenen Reizwirkungen finden werden, in denen es sich um eine gleiche Veränderung der Reaktionskette handelt, und zwar sind dieselben unter den formativen Reizen chemischer Natur zu suchen, womit freilich nicht gesagt sein soll, dass alle Chemomorphosen diesen Charakter haben müssen, denn die Erzeugung resp. Ausbildung der Samenknospen bei den Orchideen in Folge eines vom Pollen ausgehenden Reizes dürfte z. B. unter die Kategorie *a*) zu rechnen sein d. h. der chemische Reiz des Pollens dürfte nur das „Ventil öffnen“, sonst aber ohne Einfluss auf den Ablauf des Gestaltungsmechanismus sein. Letzteres ist aber — um dies noch einmal zu betonen — die Hauptsache. Ob das Ventilöffnen dabei von demselben Faktor oder auch von einem anderen besorgt wird, ist vollkommen nebensächlich, es kommt nur darauf an, dass ein Entwicklungsmechanismus überhaupt vorhanden ist, auf den das Agens verändernd einwirken kann. Dieser notwendig vorausgesetzte Mechanismus ist aber das Wachstum, welches demnach entweder noch in voller Thätigkeit oder wenigstens noch anfachungsfähig sein muss, sofern der die Reaktionskette verändernde Faktor überhaupt einen Erfolg haben soll.

Dem aufmerksamen Leser wird es nicht entgangen sein, dass nach der Driesch'schen Auffassung die Lithiumwirkung im Prinzip auch zu den in diesem Paragraphen charakterisierten morphogenen Prozessen gehört, da bei ihr das Endresultat, welches in einer andersartigen Urdarmbildung besteht, ebenfalls durch Abänderung der normalen Reaktionskette zu Stande gekommen zu denken ist. Obwohl wir in diesem Abschnitt nur von ontomorphogenen Reizen reden wollten, habe ich es doch für gut befunden auf diese Ähnlichkeit

1) Focke W. O., Die Pflanzenschlinge. Berlin 1881. S. 512—518.

hinzuweisen, da wir durch dieselbe berechtigt werden, alle in die Kategorie  $\gamma$ ) gehörigen morphogenen Faktoren mit dem Namen „strukturelle Reize“ zu belegen. Dieses Wort soll nämlich aussagen, dass durch die betreffenden Agentien die Struktur der Reaktionskette d. h. die bestimmte Ordnung von Ursachen und Wirkungen, welche vom Reizanstoß zum normalen Reizerfolg führt, abgeändert wird.

### 3) Zusammenstellung der verschiedenen Kategorien der ontomorphogenen Reize.

Nachdem wir in den beiden vorstehenden Abschnitten 1 und 2 die verschiedenen Arten von ontomorphogenen Reizen analysiert haben, wollen wir dieselben der Deutlichkeit wegen hier noch einmal zusammenstellen:

1) Lokalisierende Reize: Sie stellen die Entwicklungsprozesse an gewissen Stellen ab, an anderen resp. an einer anderen lassen sie dieselben weiter gehen. Entbehrliche Reize.

2) Notwendige Reize:

$\alpha$ ) Die Reize „öffnen nur das Ventil“. Auslösungsreize s. str.

$\beta$ ) Sie setzen einen der an Zahl beschränkten (meist zwei) Entwicklungsmechanismen in Thätigkeit und stellen damit zugleich die übrigen (meist ist es einer) ab.

Umschaltungsreize. Dichogenie (de Vries).

$\gamma$ ) Sie verändern die Zusammensetzung (Struktur) der Reaktionskette d. h. der geordneten Folge von Ursachen und Wirkungen, welche zwischen Reizanstoß und Endeffekt liegen. Strukturelle Reize. Diese Gruppe steht insofern mit allen vorangehenden im scharfen Gegensatz, als nur hier das Agens einen direkten Einfluss auf die Beschaffenheit des Endeffektes ausübt, indem eben das Ursachengetriebe nicht nur in Thätigkeit gesetzt resp. angehalten, sondern in seiner Zusammensetzung affiziert wird.

Auf die Wichtigkeit der scharfen Trennung der verschiedenen formativen Reize nach ihrer kausalen Wertigkeit braucht wohl nicht erst noch einmal hingewiesen zu werden. Dieselbe tritt meiner Meinung nach gerade in Folge der von uns gewählten Darstellungsweise deutlich genug hervor. Ich will jedoch nicht unterlassen das eine besonders zu betonen, dass ich mir nämlich sehr wohl bewusst bin, mit vorstehender Analyse der ontomorphogenen Agentien nichts Definitives geleistet zu haben, da ja dieser erste Versuch notgedrungen nicht nur deswegen unvollkommen ausfallen musste, weil man das erste Mal nie das Gebiet ganz klar zu überschauen vermag, sondern weil ein solches Uberschauen zur Zeit wegen unserer mangelhaften Einsicht in die betreffenden Organbildungsprozesse überhaupt unmöglich ist. Es dürfte deshalb durch künftige Forschungen eine viel weiter gehende Analyse ermöglicht werden, welche sich wahrschein-

lich namentlich auf die Kategorie 2  $\gamma$  erstrecken würde. Uebrigens glaube ich, dass die vier oben aufgestellten Kategorien auch in Zukunft erhalten bleiben werden, wenn sich auch ihre Zahl vermehren sollte; und ich glaube dies auch dann noch, falls man sich genötigt sehen sollte, manche Beispiele anders aufzufassen, als wir es oben gethan haben. Sollte man z. B. annehmen müssen, dass bei der Entwicklung von Laubblättern an Rhizomen, welche dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt sind, kein ganz anderes Ursachengetriebe als bei der Bildung von Niederblättern in Thätigkeit gesetzt wird, sondern dass nur an die Reaktionskette, welche zu letzteren Organen führt, eine fest bestimmte Reihe anderer Ursachen und Wirkungen durch das Licht angeschlossen wird, so bliebe die Sachlage im Prinzip doch dieselbe. Wollte man sich eines technischen Gleichnisses bedienen, so müsste man dann zwar sagen, dass durch die von äußeren Faktoren besorgte Umdrehung des Ventils an die bereits im Gange befindliche Maschine die andere angeschlossen wird, welche das Produkt der ersten übernimmt und weiter verarbeitet, so dass das Endresultat schließlich ein ganz anderes als bei Wegfall des äußeren Agens wird, der Umschaltungscharakter dieses letzteren wäre aber damit doch nicht beseitigt, da ja die angefügte Maschinerie eine ganz bestimmte ist und bei der Abstellung derselben die andere in ihrer Weise weitergeht und das ihr allein eigene Endprodukt liefert.

Bei der Aufzählung der Beispiele für die verschiedenen Kategorien ontomorphogener Reize habe ich mich darauf beschränkt, nur solche zu wählen, deren Stellung schon jetzt wenigstens mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit zu beurteilen ist. Sämtliche Fälle von formativen Reizwirkungen, welche wir im speziellen Teil kennen gelernt haben, genau zu klassifizieren, wäre zur Zeit nicht nur nutzlos, sondern zum Teil sogar ganz unmöglich gewesen, da wir in vielen Fällen bis jetzt noch nicht im Stande sind, das Wesen der Reizwirkung mit einem gewissen Grad von Sicherheit zu analysieren. Erneute Untersuchungen müssen uns erst hierzu eine Stütze liefern. So wäre es z. B. wichtig zu wissen, ob das Licht für die Entwicklung der Farnprothallien unentbehrlich ist oder nicht, und wie die Struktur derselben beschaffen sein würde, falls alle beide Seiten vollkommen gleichmäßig beleuchtet werden. Dieses letztere Experiment sollte auch mit den Zweigen von *Thuja occidentalis*, denen die Dorsoventralität — wie wiederholt bemerkt — durch das Licht induziert wird, angestellt werden. Pfeffer [46] ist bis jetzt wohl der einzige gewesen, welcher in seinen „Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen“ (1871) auf diese Frage geachtet hat, indem er festzustellen suchte, welchen Einfluss gleichmäßige allseitige Beleuchtung auf die Ausbildung der Seitensprosse von *Marchantia*-Brutknospen ausübt. Seine Untersuchungen führten freilich zu keinem definitiven Resultate.

Schließlich mag noch mit kurzen Worten darauf hingewiesen werden, dass mir für die kausale Auffassung der Ontogenese die erste und die letzte der vier Reizkategorien am wichtigsten zu sein scheinen. Die letzte nämlich deswegen, weil sie die einzige ist, wo die Natur des Agens jene des Endeffektes teilweise mitbestimmt, und die erste gerade wegen ihres reinen negativen, lokalisierenden Charakters. Da wir nämlich bekanntlich durch zahlreiche Thatsachen dazu gezwungen sind, eine qualitative Sonderung der Anlagesubstanz vermittels der Furchung zu verwerfen, so geben uns diese lokalisierenden Reizwirkungen einen Fingerzeig, wie doch örtlich beschränkte Differenzierungen zu Stande kommen können, wenn auch sämtliche Elemente dieselben Entwicklungsmöglichkeiten besitzen. Wir haben bereits oben angedeutet, dass vielleicht nicht nur äußere, sondern auch innere Faktoren derartig lokalisierend wirken dürften.

Soviel über die ontogenetischen organbildenden Faktoren; wenden wir uns nunmehr zu den

## II. Pathomorphogenen Reizen.

Auch in dieser zweiten Hauptgruppe von formativen Reizen haben wir es mit verschiedenen Kategorien zu thun, welche in kausaler Hinsicht wohl von einander unterschieden sind. Die erste dieser Unterabteilungen wird durch die

### 1) allotopen morphogenen Reize

repräsentiert. Das Charakteristikum derselben besteht darin, dass sie die Entstehung normaler Organe an Stellen hervorrufen, wo sonst überhaupt keine Organbildung stattfindet. Ein ausgezeichnetes Beispiel hierfür liefert die eigenartige Galle, welche von *Cecidomyia Poae* an *Poa nemoralis* erzeugt wird. Nach den Angaben Beyerinck's [5] besteht dieselbe aus einer länglichen Geschwulst, welche in der Wachstumszone des Stengels zwischen diesem und der Blattscheide entsteht und mit zahlreichen, endogen entstandenen Wurzeln besetzt ist. Letztere unterscheiden sich nur wenig von normalen Wurzeln — und zwar nach der Meinung Beyerinck's wahrscheinlich nur wegen des Aufenthaltes in einem abnormen Medium —, ja, in die Erde gepflanzt, wachsen sie sogar zu langen und nunmehr vollkommen normalen Wurzeln aus.

Von der größten Wichtigkeit ist nun für uns der Umstand, dass die erwähnten Gallenwurzeln von dem formativ wirkenden Stoffwechselprodukt der Gallmückenlarve<sup>1)</sup> an Stengelpartien hervorge-

1) Die chemische Natur des formativen Reizes geht in diesem Falle daraus deutlich hervor, dass sich die Wucherung auf beiden Seiten in einiger Entfernung von der in der Wachstumszone festgeklebten Larve zu entwickeln beginnt. Hiernach ist nämlich eine rein mechanische Wirkung ausgeschlossen;

rufen werden, welche normalerweise zur Adventivwurzelbildung nicht befähigt sind, da letztere bekanntlich auf die Grasknoten beschränkt ist. Man ersieht hieraus, dass unser Beispiel genau der Definition entspricht, welche wir oben von den allotopen Reizen gegeben haben.

## 2) Die metamorphogenen Reize.

Handelte es sich im vorigen Paragraphen um normale Organbildung an Orten, wo sonst keine stattfindet, so haben wir es hier mit jenen Bildungsabweichungen zu thun, wo an Stelle eines Organes ein anderes entsteht. Die Organanlage wird also durch den äußeren oder auch inneren Faktor metamorphosiert, und wir können deshalb in derartigen Fällen von metamorphosierenden formativen oder kurz und besser von metamorphogenen<sup>1)</sup> Reizen reden. Die Vergrünung und Füllung von Blüten, welche durch Milben, Pflanzenläuse oder parasitische Pilze — wie wir oben S. 754 sahen — veranlasst werden können, sind hierher zu rechnen, denn es handelt sich in diesen Fällen stets um die Erzeugung eines Organes an Stelle eines anderen: an Stelle von Staubgefäßen entstehen Blumenblätter und an Stelle dieser beiden können mehr oder weniger deformierte grüne Laubblätter entstehen. Vergrünung von Blüten kann übrigens auch durch innere metamorphogene Reize hervorgerufen werden, wie dies das Vorkommen der betreffenden Umwandlungen bei Bastarden beweist (Kerner [32]). Die von Leitgeb beschriebene Entstehung von Brutknospen an Stelle von Archegonien an den weiblichen Hüten von *Marchantia polymorpha*<sup>2)</sup> dürfte ebenfalls durch einen inneren Faktor herorgeufen worden sein. Eine größere Anzahl von Beispielen aufzuzählen, halte ich für überflüssig; die wenigen angedeuteten Fälle scheinen mir zur Illustrierung dieser zweiten Unterabteilung der pathomorphogenen Reize vollkommen zu genügen. Wir wollen infolgedessen sofort zur dritten und letzten Kategorie, den

## 3) neomorphogenen Reizen

übergehen. Dieselben sind dadurch charakterisiert, dass sie die Entwicklung eines neuen, dem Organismus sonst fremden Gebildes veranlassen. Die höher differenzierten Gallenbildungen sind als typische Repräsentanten dieser Kategorie aufzufassen.

Es liegt auf der Hand, dass den drei vorstehenden Kategorien von pathomorphogenen Reizen eine sehr verschiedene

es kann nur ein Stoff sein, welcher sich auf eine größere Entfernung auszubreiten vermag.

1) Das von Loeb [36] eingeführte Wort „Heteromorphose“ können wir nicht ohne weiteres an Stelle von Metamorphose verwenden, da mit dem ersteren Ausdruck die Regeneration eines Organes an Stelle eines anderen gemeint ist.

2) Man vergl. Sachs [58. Bd. II. S. 1174].

## 4) Wertigkeit in kausaler Hinsicht

zukommt, wenn gleich es zur Zeit eine Unmöglichkeit ist, den speziellen Charakter dieser Wertigkeit in den einzelnen Fällen mit Sicherheit zu bestimmen. Schon bei der oben erwähnten eigenartigen Wurzelgalle stoßen wir auf große Schwierigkeiten, wenn wir in das Wesen ihres Bildungsprozesses einzudringen versuchen. Auf der einen Seite könnte man hier nämlich annehmen, dass in der Wachstumszone der Stengelglieder von *Poa nemoralis* das Ursachengetriebe, welches zur Bildung von Wurzeln führt, fix und fertig ist, dass aber die Auslösungsursache normalerweise hier fehlt, welche dasselbe in Gang setzt, und dass dieses „Ventilöffnen“ in unserem Falle von dem Stoffwechselprodukt der Gallenmückenlarve besorgt wird. Bei der Richtigkeit dieser einen Alternative hätten wir also einen Auslösungsreiz s. str. also die weiter oben charakterisierte Kategorie 2  $\alpha$  vor uns.

Auf der anderen Seite wäre es nun aber auch möglich, das durch den Reiz des Gallentieres das zur Wurzelbildung notwendige Ursachengetriebe erst hergestellt und an die bereits im Gange befindliche Maschine, d. h. an das Wachstum, welches der betreffenden Stelle für gewöhnlich eigen ist, angeschlossen wird. Wir würden es in diesem Falle — wie leicht ersichtlich — mit einer anderen Reizkategorie, nämlich mit 2  $\gamma$  d. h. mit einem strukturellen Reize zu thun haben: das Wachstum der betreffenden Stelle des *Poa*-Stengels würde also durch den Reiz der Gallenmückenlarve in jene Bahnen gelenkt, welche zur Wurzelbildung führen.

Auch bei Beurteilung der kausalen Wertigkeit der metamorphogenen Reize sind zur Zeit noch verschiedene Auffassungen möglich, doch dürfte man vielleicht mit der Annahme das Richtige treffen, dass die gleiche Anlage sämtliche Reaktionsketten, welche zu Laub-, Kelch-, Kronen-, Staub- und Fruchtblättern führen, enthalten und dass zum Ingangsetzen einer jeder derselben eine besondere Auslösungsursache notwendig ist. Der metamorphogene Faktor würde dann derartig wirken, dass er den Beginn und Ablauf jenes Ursachengetriebes, welches der betreffenden Stelle normalerweise eigen ist, verhindert und dafür ein anderes in Thätigkeit setzt. Hiernach wären also die metamorphogenen Reize nicht mit der oben aufgestellten Kategorie 2  $\beta$  d. h. mit den Umschaltungsreizen zu parallelisieren; und ich glaube, dass man dieses auch dann nicht thun dürfte, wenn sich unsere vorgetragene Auffassung als verfehlt herausstellen sollte.

Was endlich noch die neomorphogenen Reize anbetrifft, so scheint es mir wahrscheinlich zu sein, dass dieselben der Kategorie 2  $\gamma$ , also den strukturellen Reizen, an die Seite zu stellen sind. Es liegt nämlich auf der Hand, dass in dieser Gruppe die Natur des morphogenen Faktors jene des Endeffektes zum Teil mitbestimmt, was sich deutlich aus der Thatsache zu erkennen gibt, dass an den Blättern

derselben Eichenart zahlreiche verschiedene Gallen erzeugt werden können.

Ich will nicht unterlassen, hier noch einmal darauf hinzuweisen, dass wir auch für diese strukturellen Reize eine gewisse Vorbereitung annehmen müssen, wenn wir auch ihren Auslösungscharakter im engeren Sinne (= Ventilöffnen) d. h. also ihre Stellung zur Kategorie 2 *a* verwerfen: ohne Reaktionsfähigkeit keine Reaktion — dies ist ein Satz, an dem sich nicht rütteln lässt. Man stelle sich einmal die formative Wirkung des „Giftstoffes“ eines Gallentieres etwas realer vor und man wird die Giltigkeit dieses Satzes ohne weiteres einsehen. Nehmen wir z. B. einmal an, dass das gallenerzeugende Sekret die geregelte, zur normalen Entwicklung notwendige Folge chemischer Prozesse in der affizierten Zellengruppe auf diese Weise abändert, dass es mit einem oder mehreren Stoffen dieser Reaktionskette Verbindungen eingeht, so ist doch die Voraussetzung selbstverständlich die, dass in der betreffenden Zellengruppe überhaupt Stoffe vorhanden sein müssen, welche sich mit dem eingepfchten verbinden können. Diese Sachlage bliebe im Prinzip ganz dieselbe, wollte man sich den Gallenbildungsprozess so vorstellen, dass der eingepfchte Stoff nach Art eines Katalysators wirkt d. h. dass er, ohne sich selbst direkt daran zu beteiligen, die Entstehung neuer Verbindungen in Szene setzt, denn es müsste dann eben die Existenz von Stoffen vorausgesetzt werden, welche die Fähigkeit haben, durch einen anderen katalytisch wirkenden Stoff zur Vereinigung gebracht werden zu können.

f) Ueber die Bedeutung der pathomorphogenen für die kausale Auffassung der ontomorphogenen Reize.

### 1.

Die große Bedeutung, welche die pathomorphogenen Reize und ihre Wirkungen für die kausale Auffassung ontogenetischer Prozesse bei den Pflanzen haben, springt am besten in die Augen, wenn wir uns noch einmal an jene eigenartige, mit Wurzeln besetzte Galle erinnern, welche von *Cecidomyia Poae* an *Poa nemoralis* herorgerufen wird und von uns oben als Beispiel für die allotopen morphogenen Reize angeführt wurde. Die Wurzeln dieser Galle unterscheiden sich nur wenig von normalen, ja können — wie wir bereits erwänten — in solche übergehen, wenn sie in Erde eingepflanzt werden. Ihre Bildung wird nun aber in diesem Falle durch einen Stoff, welchen die Gallmückenlarve ausscheidet, in Erscheinung gerufen; so wäre also der Schluss berechtigt, dass auch in der normalen Entwicklung ein Stoff die Wurzelbildung auslöst?

Die Frage wäre mit „Ja“ zu beantworten und müsste sogar noch dahin erweitert werden, dass es derselbe Stoff sowohl in der normalen Entwicklung wie bei der Gallenbildung sein muss, falls es vollkommen

feststände, dass in der Entwicklungsgeschichte des Individuums dieselbe Veränderung stets nur durch dieselbe Reizursache ausgelöst werden könnte. Entspräche der Reiz des Gallentieres dem „Ventilöffnen“, so wäre also in technischer Sprache die Voraussetzung der Berechtigung unsres Schlusses die, dass das Ventil nur durch einen ganz bestimmten Stoff — etwa durch Explosion — geöffnet werden könnte; hätte der Reiz dagegen die Erzeugung der Reaktionskette zu besorgen, so bestünde die Bedingung für die Richtigkeit des Schlusses darin, dass der Wurzelbildungsmechanismus nur auf eine genau bestimmte Weise hergestellt werden könnte. Beide Voraussetzungen stehen nun aber leider keineswegs fest, denn ebenso wie ich ein Ventil, das zum Aufdrehen mit der Hand eingerichtet ist, mit Pulver aufsprengen und Wasser aus H und O darstellen kann, indem ich entweder einen elektrischen Funken durch das Knallgas schlagen oder letzteres gegen einen Platinschwamm anströmen lasse, so wäre auch in demselben Organismus das Zustandekommen der gleichen Reaktion durch verschiedene Reize sehr wohl denkbar. Für die Entwicklungsgeschichte zweier differenten Formen gilt jedenfalls der Satz: „Gleiche Wirkungen, gleiche Auslösungsursachen“ absolut nicht immer, wie wir oben bei Besprechung der Haftscheibenbildung von *Ampelopsis hederaea* und *A. Veitchii* gesehen haben, und in der Entwicklung einer und derselben Form ist seine Giltigkeit zum mindesten nicht bewiesen.

Unser obiger Schluss ist somit nicht ohne weiteres berechtigt: wir vermögen aus dem von der Gallmücke angestellten Experiment nur zu lernen, dass die Hervorrufung von Wurzelbildung mittels eines bestimmten Stoffes möglich ist und dass die Natur bei der Erzeugung der Wurzeln an der betreffenden Grasart ebenso verfahren könnte, dass sie es aber vielleicht nicht unbedingt braucht.

Prinzipiell gleiche Erörterungen ließen sich über die Bedeutung der metamorphogenen Reize anstellen. Ist es nämlich wirklich ein von den Phytopten ausgeschiedener Stoff, welcher bei Valerianaceen und Cruciferen die Entstehung von Blumenblättern an Stelle von Staubgefäßen hervorruft, so geht daraus hervor, dass auch normalerweise ein Blumenblatt auf die gleiche Weise entstehen könnte. Wir erlangen also auch durch diese Kategorie der pathomorphogenen Reize zwar keine Sicherheit, wohl aber ein Verständnis für die möglichen Ursachen normaler Organbildung.

Von nicht so großer Bedeutung für die kausale Auffassung ontogenetischer Prozesse erweisen sich die Wirkungen der neomorphogenen Reize, da durch dieselben nicht die Entstehung normaler Organe, sondern neuer, dem Organismus sonst fremder Gebilde veranlasst wird. Wir können in Folge dessen aus der Kenntnis der Bildungsursachen der letzteren für die kausale Auffassung der normalen Organogenese nur Prinzipielles, aber nichts Spezielles lernen.

Immerhin ist auch dieser Fingerzeig sehr wertvoll, und schon von vielen Forschern ist seine Bedeutung für die kausale Morphogenese richtig erkannt worden, so namentlich von M. W. Beyerinck selbst, welcher in seinen verschiedenen Werken über Gallen [4—6] den kausalen Gesichtspunkt nie aus den Augen verloren hat. Ich kann deshalb nicht umhin, einen Passus dieses Forschers aus seiner Arbeit: „Ueber das Cecidium von *Nematus capreae* auf *Salix capreae*“ (1888) hier wörtlich wiederzugeben: „die sehr große physiologische und anatomische Analogie, welche zwischen den Cecidien und den normalen Organen existiert, zwingt uns, diese augenscheinlich so verschiedenen Produkte des Lebens als durch ähnliche Kräfte erzeugt aufzufassen. Das Verhältnis zwischen einem Vegetationspunkte und einem dadurch produzierten Blatte ist kein anderes als dasjenige zwischen dem jugendlichen Blatte und einem daraus entstehenden Cecidium. Wenn, wie oben erwiesen, Wachsenzyme das cecidiogene Protoplasma affizieren, so muss das nämliche der Fall sein, wenn eine Blattanlage aus einem Meristeme entsteht, allein in diesem letzteren Falle ist das Wachsenzym natürlich ein Produkt des pflanzlichen Protoplasmas selbst, während es im ersteren durch ein Tier in das Protoplasma der Pflanze gebracht wird.“ Wenn wir in diese Sätze an Stelle der zuversichtlichen Worte „zwingt“ und „muss“ bescheidenere einsetzen, so sind sie ohne weiteres zu unterschreiben.

Mit dieser Unterschrift haben wir aber zugleich auch unsere Zustimmung zu der Hypothese gegeben, welche Julius Sachs vor bereits 13 Jahren in seiner bekannten Untersuchung „Ueber Stoff und Form der Pflanzenorgane“ aufgestellt hat. In neuerer Zeit (1893) ist Sachs in einer ebenfalls sehr beachtenswerten Arbeit: „Ueber Wachstumsperioden und Bildungsreize“ [59] wieder auf seine Theorie und auf die Bedeutung der Gallenbildungen für dieselbe zu sprechen gekommen. „... Ebenso wie wir die Form einer Galle als das Resultat des von dem Tier ausgeübten Reizes betrachten müssen, der je nach der Entwicklungsphase des Pflanzenorgans in verschiedener Weise gestaltend wirkt, so werden wir auch annehmen dürfen, dass die in den Blättern erzeugten organbildenden Stoffe, indem sie in die jüngsten Organanlagen am Vegetationspunkt einwandern, daselbst als Bildungsreize wirken und dass die Qualität der Organe wesentlich durch diese Reizmittel bestimmt wird“, so lautet seine Schlussfolgerung, die also mit der von Beyerinck vollständig übereinstimmt. Da wir oben gesehen haben, dass Wurzeln in der That durch einen bestimmten Stoff erzeugt werden können, so ist man einfach gezwungen die Sachs'sche Theorie in ihren allgemeinen Zügen als ziemlich gesichertes Gut der Wissenschaft zu betrachten. Vollkommen gesichert ist sie freilich trotz alledem noch nicht, denn wir erfahren aus den von den Gallentieren angestellten Experimenten nur, dass die

Auslösung von Organbildung durch bestimmte Stoffe bewirkt werden kann, nicht aber, dass sie auf demselben Wege innerhalb des Organismus zu Stande kommen muss, um dies noch einmal besonders zu betonen. Immerhin, meine ich, haben wir schon sehr viel durch die Erkenntnis gewonnen, dass die Organbildung in einigen Fällen in der That durch spezifische Stoffe ausgelöst wird. Die Sachs'sche Theorie ist nämlich in diesen Fällen einfach bewiesen, und es handelt sich bei künftigen Untersuchungen nur darum, ob sie in der Ontogenese eine allgemeine Giltigkeit besitzt.

Nachdem wir so die Berechtigung der Theorie der organbildenden Stoffe anerkannt haben, müssen wir jedoch noch einmal besonders darauf hinweisen, dass wir sie nur in ihren allgemeinen Zügen — wie bereits oben angedeutet — billigen können. Einmal lassen uns nämlich die speziellen Erklärungen von Sachs, welche derselbe z. B. für die metamorphogenen Reizwirkungen<sup>1)</sup> für die Entstehung von Blumenblättern an Stelle von Staubgefäßen etc. gibt, z. Z. noch unbefriedigt, und sodann ist zuzugeben, dass wir über die Natur und die Wirkungsweise der organbildenden Stoffe noch herzlich wenig wissen. Aus den Experimenten der Gallentiere geht zwar hervor, dass die organogenen Stoffe als Reize wirken und wahrscheinlich fermentartige Substanzen sind, und sodann hat es den Anschein, als ob man diese letzteren im Chromatin der Zellkerne — wie Sachs [57] bereits vor 13 Jahren richtig erkannt hat<sup>2)</sup> — zu suchen hat, aber auch dieses sind ja nur — wenn auch sehr wichtige — allgemeine Daten; die spezielle Erforschung der Natur und Wirkungsweise der organbildenden oder besser morphogenen Stoffe bleibt also der Zukunft überlassen.

Nur auf einen Punkt von allgemeiner Wichtigkeit wollen wir hier noch aufmerksam machen, es ist dies nämlich die Frage, welche causale Wertigkeit den morphogenen Reizen der Sachs'schen organbildenden Stoffe zukommt d. h. ob sie reine Auslösungsreize s. str. sind, also nur das „Ventil öffnen“, ob sie den sogen. Umschaltungsreizen entsprechen oder ob sie direkt die Gestaltungsmaschinerie und somit die Natur des Endeffektes beeinflussen d. h. zu den „strukturellen“ Reizen zu rechnen sind. Es ist möglich, dass die organbildenden Stoffe auf alle drei Weisen wirken können; sollen dieselben aber einen direkten Einfluss auf die Qualität der Organbildung ausüben, so müssen sie die Gestaltungsmechanismen selbst affizieren. Stellen wir uns diese Mechanismen als bestimmt geregelte chemische Prozesse vor, so be-

---

1) Die verschiedenen Metamorphosen in den Blüten ließen sich nach Sachs [62] so auffassen, dass „in der mikroskopisch kleinen jungen Blütenknospe einige Merkmale organbildender Substanz einen unrichtigen Weg genommen oder zu spät oder zu früh eingewandert sind u. s. w.“.

2) Dass das Chromatin der Träger der Vererbung ist, wurde von Sachs bereits 1882 [57 S. 713 ff.] klar und deutlich ausgesprochen.

stünde die Wirkung der organbildenden Stoffe darin, dass sie in den Prozess neue Verbindungen einfügen, welche selbstverständlich dann den Endeffekt zum Teil mit beeinflussen.

(Schluss folgt.)

## Zur Entwicklung der Salpen.

Von Prof. A. Korotneff aus Villa - Franca.

Die neuerdings veröffentlichten Beobachtungen von Prof. Heider<sup>1)</sup> über die Entwicklung der Salpen geben mir Anlass einige Postulate über denselben Gegenstand zu publizieren, obsehon meine eigenen Untersuchungen in mehreren Hinsichten noch unvollständig erscheinen.

Unter anderen Fragen ist die Kiemenentwicklung von Heider ungenügend erklärt worden; dieser Frage etwas neues zu geben, werde ich jetzt versuchen.

Seit Leuckart ist es bekannt, dass die Cloaken- und Pharynxhöhlen unabhängig im Salpenkörper entstehen und von einander mittels eines queren Septums abgetrennt sind. Nach Heider und teilweise nach Salensky entstehen auf diesem Septum besondere Wulste (Kiemenwulste) und bald nach dem erscheint dieses Septum in seinen seitlichen Partien durchbrochen; in dieser Weise entstehen zwei seitliche Oeffnungen, zwei große Kiemenspalten, die von einander durch ein enges Band (Kiemenband) getrennt bleiben. In derselben Weise versteht die Entstehung der Kieme auch Brooks.

Nach einem anderen Typus lässt Salensky die Bildung der Kieme bei *Salpa maxima* [Nr. 31 p. 163, Taf. 17, Fig. 11a u. 13af] und bei *Salpa fusiformis* [Nr. 31, p. 354, Taf. 24, Fig. 7fsf u. 8fsf]<sup>2)</sup> vor sich gehen, indem nämlich zwei seitliche Falten der entodermalen Wand der primären Darmhöhle gegeneinander wachsen, sich erreichen und mit einander verschmelzen. Eine so verschiedene Entstehung eines so eigenartigen und für alle Salpen gleichen Organes, wie die Kieme, scheint wenig wahrscheinlich zu sein und deswegen entsteht unwillkürlich der Gedanke, dass sich dabei ein Missverständnis hineingeschoben hat.

Eine Untersuchung dieses Vorganges bei *Salpa zonaria* und *punctata* hat mir diese Erscheinung unter einem ganz anderen Lichte vorgestellt und gezeigt, dass die früheren Autoren die späteren Stufen der Salpenentwicklung ungenügend untersucht haben, da das Rätsel der Kiemenentwicklung gerade in diesen liegt.

1) K. Heider, Beiträge zur Embryologie von *Salpa fusiformis* Cuv. (Separatabdruck aus den Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft, Bd. XVIII, 1895).

2) Salensky, Neue Untersuchungen über die Embryonen-Entwicklung der Salpen. Mitteilungen der zool. Station Neapel, 4. Bd.

# 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. 817-831](#)