

Biologisches Centralblatt.

unter Mitwirkung von

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

Prof. in Erlangen

Prof. in München

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.

XVIII. Band.

15. April 1898.

Nr. 8.

Inhalt: **Giesenhagen**, Ueber die Forschungsrichtungen auf dem Gebiete der Pflanzenmorphologie. — **Ballowitz**, Ueber Ringkerne, ihre Entstehung und Vermehrung. — **Bachmann**, Forschungsberichte aus der biologischen Station zu Plön. — **Mitteilungen aus der biologischen Station zu Christiania:** 1. **Wille**, Beschreibung einiger Planktonalgen aus norwegischen Süßwasserseen; 2. **Johannessen**, Physiologische Ernährung der Säuglinge. — **Bauer**, Ueber das Doppelei des Haushuhnes. — Handbuch der Anatomie.

Ueber die Forschungsrichtungen auf dem Gebiete der Pflanzenmorphologie.

Von **Dr. K. Giesenhagen** in München.

In den letzten Wochen sind in der botanischen Litteratur zwei hochbedeutsame Werke erschienen, Pfeffer's¹⁾ Pflanzenphysiologie und Goebel's Organographie der Pflanzen. Beide Werke, von denen zunächst je ein erster Band vorliegt, rühren von Männern her, welche auf der Höhe stehend, wohl berufen sind, der Wissenschaft den Spiegel vorzuhalten und auf den von ihnen bearbeiteten Wissensgebieten der Forschung neue Richtungen und Bahnen zu weisen. Pfeffer's Physiologie stellt den weiteren Ausbau eines Wissensgebietes dar, dessen Grundlinien der Verfasser schon in der 1881 erschienenen ersten Auflage desselben Werkes abgesteckt und festgelegt hatte. Die Organographie Goebel's dagegen bringt zum ersten Mal eine Zusammenstellung der Resultate einer Forschungsrichtung, welche wohl seit Jahrzehnten von einer Anzahl von Botanikern verfolgt wurde, deren Ergebnisse aber bisher noch niemals in ganzem Umfange zu einer auf gesicherter Grundlage aufgebauten Theorie vereinigt worden sind. Das Werk, dessen vorliegender erster Band die allgemeine Organographie

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoff- und Kraftwechsel in der Pflanze. II. Aufl. Band I: Stoffwechsel. Leipzig. W. Engelmann. 1897.

2) Goebel, Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. I. Teil: Allgemeine Organographie. Jena. G. Fischer. 1898.

behandelt, ist also in gewissem Sinne eine reformatorische That und seine Erscheinung giebt uns erwünschte Gelegenheit, den Lesern dieser Zeitschrift die verschiedenen Richtungen in der wissenschaftlichen Pflanzenmorphologie, welche gegenwärtig noch Vertreter finden, vergleichend darzustellen.

Ursprünglich ist wohl die Pflanzenmorphologie nichts mehr gewesen als eine bloße Terminologie, eine Hilfswissenschaft für die Systematik, die in exakt definierten Kunstaussdrücken ein Verständigungsmittel für die Beschreibung der Formen der Gewächse liefern sollte. Diese Morphologie ist eine deduktive Wissenschaft, welche von Ideen ausgehend die morphologische Natur des einzelnen Gebildes nach logischen Formeln ableitet. Die Ideen im Sinne Platos sind das Primäre, denen sich die realen, in der Natur vorliegenden Einzelfälle unterordnen lassen müssen. Wenn nun auch die einseitige Auffassung der Pflanzenmorphologie als einer Hilfswissenschaft der Systematik in neuerer Zeit, besonders seit Göthe mit seiner naturphilosophischen Metamorphosenlehre allgemeinere Ideen in diese Disziplin hineingetragen hatte, unter den Botanikern kaum noch einen ernstzunehmenden Vertreter gefunden hat, so ist doch die Pflanzenmorphologie bis in unsere Tage vielfach als eine rein idealistische Wissenschaft behandelt worden, welche lediglich mit Begriffskonstruktionen operiert. In diesem Sinne ist z. B. auch die allgemeine Morphologie der Pflanzen von Pax¹⁾ abgefasst, das letzte größere Lehrbuch der Disziplin; und nicht viel anders wird in dem Lehrbuch der Botanik von Frank²⁾ die Morphologie behandelt.

Da das letztgenannte Werk eine Darstellung der Botanik „nach dem gegenwärtigen Stande der Wissenschaft“ sein will, so kann ich die Prinzipien der idealistischen Morphologie nach den von seinem Verfasser vertretenen Anschauungen schildern, ohne auf die historische Entwicklung der einzelnen vorgetragenen Ideen besondere Rücksicht nehmen zu müssen.

Frank geht von der Ansicht aus, dass bei der Betrachtung der Pflanzenteile zum Zweck des morphologischen Verständnisses von der Funktion derselben gänzlich abzusehen sei. Zunächst sei nur die Frage zu stellen, wo und wie die Pflanzenteile sich bilden und in welchen räumlichen Beziehungen sie zu einander stehen. Diese Betrachtungsweise soll zu dem Ergebnis führen, dass die mannigfaltigen Pflanzenteile sich auf einige wenige Grundformen zurückführen lassen. Mit der Unterscheidung dieser Grundformen, welche einzig durch ihre räumlichen Beziehungen zu einander definiert sind, gewinnt Frank die rein morphologischen Begriffe, die für ihn der Gegenstand der

1) Pax, Allgemeine Morphologie der Pflanzen. Stuttgart 1890.

2) Frank, Lehrbuch der Botanik, 2 Bände, Leipzig 1892/93.

Pflanzenmorphologie sind. Er schreibt weiter¹⁾: „Bei dieser Betrachtungsweise erkennen wir dann wirklich, dass morphologisch gleichnamige Glieder zu sehr verschiedenen Organen im physiologischen Sinne ausgebildet werden. So kann z. B. die Grundform, welche wir als Blatt bezeichnen, in dem einen Falle als grünes Laubblatt, in einem andern als schalenartiges Gebilde wie bei den Schalen der Zwiebeln, in einem dritten Falle als Ranke oder als Dorn, wieder an anderer Stelle, nämlich in der Blüte als Kelch oder Blumenkrone oder sogar als Staubgefäß oder endlich Carpell erscheinen. Und ähnliches lässt sich auch von den anderen morphologischen Grundformen sagen. Nimmt man also den Begriff Blatt in diesem abstrakten verallgemeinerten Sinne, so kann man die verschiedenen soeben aufgezählten Gebilde, soweit sie morphologisch unter den Begriff des Blattes fallen, metamorphosierte oder besser modifizierte Blätter nennen“.

Der abstrakte Begriff „Blatt“ ist also das Primäre, die Einzelfälle, welche die Natur darbietet, müssen sich ihm unterordnen.

Als die beiden einzigen, begrifflich scharf unterschiedenen selbständigen Grundformen der polaren Pflanzen bezeichnet Frank das Rhizom (Wurzeln und wurzelartige Organe) und das Caulom (Sprosse und sprossähnliche Organe). Mit dem Hinzutreten des Phylloms, d. h. des Blattbegriffes und des Trichoms (d. i. der Haarbildungen), welche letztere beide von geringerer Selbständigkeit Anhangsgebilde des Cauloms (resp. des Rhizoms) sind. Damit ist dann ein Ideenschema gegeben, in welches sich die Pflanzennatur hineinzwängen lassen muss. Selbst die Fortpflanzungs- und Geschlechtsorgane müssen sich in diese Kategorien einordnen lassen.

Besonders deutlich tritt auch die idealistische Natur der Morphologie im Sinne Frank's hervor in der von diesem Autor vertretenen Auffassung von der Metamorphose der Pflanzen. Nachdem er die Metamorphosenlehre Goethe'scher Richtung als naturphilosophische Verirrung verurteilt hat, verweist er auf C. F. Wolff's auf die (ontogenetische) Entwicklungsgeschichte gestützte Ansicht, die er mit folgenden Worten charakterisiert: „Die verschiedenen Blätter, die am Stengel aufeinander folgen, sind hiernach nur modifizierte Blätter, wobei Blatt einen vom Verstande konstruierten verallgemeinerten Begriff bedeutet, es ist also unter Metamorphose keine reale Umwandlung einer bestimmten Blattform in eine bestimmte andere verstanden, die Metamorphose ist also eine bloße Idee“. Nach einem Hinweis darauf, dass Goethe neben einer solchen ideellen Metamorphose ohne Zweifel in einzelnen Fällen eine reale Umwandlung z. B. der Laubblätter in Kelch- und Blumenblätter angenommen habe, fährt dann Frank fort: „Seitdem die empirische entwicklungsgeschichtliche Forschung in

1) a. a. O., II, S. 3.

der Morphologie herrschend wurde, also besonders seit Schleiden, Mohl, Nägeli, Unger, A. Braun u. a. ist die Metamorphosenlehre vorwiegend in dem von Wolff angebahnten Sinne verstanden worden. Je klarer die neuere Morphologie über die Entwicklungsvorgänge geworden ist, um so befremdlicher muss es erscheinen, dass der bedeutendste gegenwärtige Morphologe Goebel jetzt wieder ausdrücklich von einer realen Metamorphose des Blattes redet etc.“. Wir sehen aus dem letzten zitierten Satz, dass Frank sich mit vollem Bewusstsein auf den Standpunkt der rein idealistischen Morphologie stellt, obwohl ihm eine schon zu jener Zeit entwickelte abweichende Ansicht bekannt war, als deren hervorragendsten Vertreter wir Goebel kennen lernen. Nach Frank's Darstellung entstehen am Vegetationspunkt der Sprosse nur indifferente Anlagen, die sich je nach der Beeinflussung der Entwicklung durch innere und äußere Umstände zu einem Laubblatt, Hochblatt, Niederblatt, zu einem Dorn, einer Ranke entwickeln.

Es ist nötig, hier den Ausdruck „indifferente Anlage“ etwas näher zu prüfen, da demselben von verschiedenen Autoren, wie wir sehen werden, nicht immer die gleiche Bedeutung untergelegt worden ist. Frank versteht unter einer indifferenten Anlage offenbar ein embryonales Zelhöckerchen, in welchem seiner sichtbaren und unsichtbaren Organisation nach noch keinerlei Entwicklungsrichtung induziert ist, dem also erst durch den Entwicklungsgang, den es unter dem Einfluss der innern und äußern Umstände einschlägt, sein morphologischer Charakter nachträglich aufgeprägt wird. Blattanlagen im Sinne der von Frank vertretenen Richtung sind also Zelhöckerchen, welche allein dadurch charakterisiert werden, dass die Gebilde, welche dereinst aus ihnen hervorgehen werden, unter den vom Verstande konstruierten Blattbegriff fallen.

Ganz ebenso kann der Ausdruck „indifferent“ auch wohl bei Vöchting nur verstanden werden, wenn er sagt¹⁾: „Wie schon Vielen vor ihm, so war auch Knight bekannt, dass die ersten Knospenanlagen indifferenter Natur sind und dass aus ihnen sehr verschiedene Produkte hervorgehen können“ und an derselben Stelle der zitierten Arbeit: „Der wirkliche Beweis, dass der Modus der Ausbildung ursprünglich indifferenter Spross- und Wurzelanlagen durch innere Ursachen bedingt wird, wurde erst durch meine Untersuchungen über Organbildung geliefert, nicht aber von Knight“. In einer Polemik, welche sich über diese Angaben zwischen Vöchting und Goebel entspann, legt dann Vöchting²⁾ selber allerdings dem Ausdruck „indifferent“ eine

1) Vöchting, Ueber die Bildung der Knollen. *Bibl. botan.*, Heft 4, p. 21 Anm.

2) Derselbe, Zu Th. Knight's Versuchen über Knollenbildung. *Bot. Zeitung*, 1895, S. 82.

andere Bedeutung unter, er setzt ihn gleichbedeutend mit gleichwertig oder gleichartig, womit dann allerdings gesagt wäre, dass die Anlagen, die er als indifferent bezeichnet, schon bestimmt geartet sind, schon einen besonderen morphologischen Wert besitzen, was mit der gebräuchlichen Bedeutung des Wortes „indifferent“ wohl kaum vereinbar erscheint.

Bevor ich nun zu der Schilderung der mit der idealistischen Morphologie vielfach im direkten Gegensatz stehenden Anschauung Goebel's übergehe, habe ich kurz noch einer besonderen Richtung in der Pflanzenmorphologie zu gedenken, welche ich als die vergleichend-phylogenetische bezeichnen möchte. Sie ist von Strasburger in seinem Lehrbuch der Botanik¹⁾ zur Grundlage einer zusammenfassenden Darstellung der Pflanzenmorphologie gemacht worden. Die folgenden Sätze aus dem betreffenden Abschnitte des genannten Buches²⁾ werden diese Richtung am besten charakterisieren.

„Die botanische Morphologie strebt eine wissenschaftliche Erkenntnis der Pflanzenformen an. Sie erachtet es nicht als ihr Ziel, den Ursachen der Formbildung nachzuforschen, hält vielmehr ihre Aufgaben für gelöst, wenn es ihr gelungen ist, eine Form von einer andern abzuleiten. Die einzige reale Grundlage für die Morphologie giebt somit die Phylogenie“.

„Die Gestalt und Gliederung der Pflanzen weist große Verschiedenheiten auf. Die Morphologie sucht das Uebereinstimmende innerhalb dieser Mannigfaltigkeit zu erkennen. Sie erreicht das durch Aufdeckung der den verschiedenen ausgebildeten Formen gemeinsamen Ausgangspunkte“.

„Sind wir auf Grund phylogenetischer Erwägungen dahin gelangt, für eine Anzahl verschiedener Gebilde einen gemeinsamen Ursprung anzunehmen, so bezeichnen wir die hypothetische Ursprungsform, aus der wir jene Gebilde ableiten, als deren Grundform. Die verschiedenen Abänderungen, welche diese Grundform erfahren hat, sind ihre Metamorphose, dadurch ist die Lehre von der Metamorphose der Pflanzen, die einst nur eine ideale Abstraktion war, auf reale Grundlage gestellt“.

Die in diesen Sätzen charakterisierte Richtung, hat mit der vorher besprochenen idealistischen Morphologie offenbar mancherlei Berührungspunkte. Auch Strasburger überlässt die Aufgabe, den Ursachen der Formbildung nachzuforschen, der Physiologie, auch er betont ausdrücklich, dass bei der morphologischen Wertbestimmung von der Funktion gänzlich abzusehen sei. Wie steht es aber mit der realen Grundlage, welche angeblich für die Metamorphosenlehre ge-

1) Strasburger, Noll, Schenk, Schimper, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Jena.

2) a. a. O. p. 6 u. 7.

wonnen sein soll? Wir werden darüber am besten ein Urteil gewinnen, wenn wir uns an ein konkretes Beispiel wenden. Strasburger schildert an drei typischen Beispielen die bei den Lebermoosen auftretenden verschiedenen Stufen der Gliederung des Vegetationskörpers. Nachdem er in *Bicia fluitans*, ein rein thalloses Lebermoos, in *Blasia pusilla*, eine thallose Form mit blattartigen Lappen dargestellt hat, führt er *Plagiochila asplenioides* als eine Form an, bei welcher die volle Gliederung in Stamm und Blatt sich vollzogen hat. Diese Beispiele sollen den Gang der Differenzierung des Thallus zum Cormus veranschaulichen. Strasburger will also hier offenbar die „hypothetische Ursprungsform“ für Stamm und Blatt gewinnen, die „Grundform“, als deren Metamorphose wir alle Blätter bei den Moosen und in den höheren Pflanzengruppen anzusehen haben. Wenn wir zunächst bei dem Gedanken verweilen, dass diese Beispielreihe uns zu der Erkenntnis der Grundform des Moosblattes verhelfen soll, so müssen wir einwenden, dass die Bildungen, welche man als Blätter der foliosen Lebermoose bezeichnet, durchaus keine homologen Organe sind, dass in der Gruppe der Lebermoose die phylogenetische Entwicklung mehrmals und auf verschiedenen Wegen von thallosen Ausgangsformen zur Ausgliederung von Stamm und Blatt fortgeschritten ist. Eine wirkliche einheitliche Ursprungsform für das Blatt der Lebermoose kann also nicht existiert haben. Noch misslicher wird die Sache, wenn die bei den Lebermoosen erreichte Blattbildung zugleich die Grundform für die Blätter der höheren Pflanzen abgeben soll, und anders kann es doch wohl nicht verstanden werden, wenn Strasburger, nachdem er noch das erste Auftreten der typischen Wurzeln bei den Pteridophyten besprochen hat, fortfährt: „Mit der Differenzierung in Stamm und Blatt und mit dem Auftreten der Wurzeln war die Gliederung vollzogen, die den höheren Cormophyten zukommt. Es handelt sich weiterhin nur noch um mehr oder weniger tiefgreifende Veränderungen jener Grundformen oder Grundglieder des cormophyten Pflanzenkörpers, somit um deren Metamorphose“. Strasburger hat die Schwierigkeit, die seine Definition der Grundformen als phylogenetischer Ausgangsformen ihm hier bereitet, auch nicht verkannt, er schreibt: „Ob freilich diejenigen Gebilde, die wir mit gleichen Namen in allen Abteilungen der Cormophyten belegen, wirklich homolog sind, muss dahin gestellt bleiben. Vor Allem erscheint es kaum möglich, die cormophyte Gliederung bei den Pteridophyten von derjenigen bei den Bryophyten abzuleiten“. Wenn wir nicht die Homologienlehre der Archegoniaten, um deren Sicherung sich auch Strasburger so große Verdienste erworben hat, gänzlich ignorieren wollen, so müssen wir erkennen, dass die „hypothetische Urform“ oder die „Grundform“ des Blattes, welche Strasburger annimmt, nichts anderes sein kann, als ein durch Abstraktion gewonnener Begriff, dem nichts Reales entspricht. Wir haben

also auch hier im Grunde genommen eine Uebereinstimmung mit der idealistischen Morphologie. Während aber die letztere die Definition ihres Blattbegriffes so umfänglich einrichtet, dass alle existierenden Blattformen und alle aus Blättern hervorgangenen Gebilde unter demselben subsummiert werden können, definiert Strasburger seine Grundform so einfach, [dass alle existierenden Blattformen und alle Blattmetamorphosen aus ihr phylogenetisch sich entwickelt haben können. Weder im einen noch im andern Falle kommt dem Begriffe eine Realität zu. Die Metamorphosenlehre ist also auch bei Strasburger im wesentlichen ideale Abstraktion.

Ich komme nun zur Darstellung der Anschauungen, welche der Organographie Goebel's zu Grunde liegen. Historisch betrachtet sind diese Anschauungen heute nicht als etwas völlig Neues zu betrachten. Wir begegnen ihnen, wenn auch nicht immer klar ausgesprochen, schon in den Arbeiten Hofmeister's¹⁾; vom philosophischen Standpunkt aus hat ihnen aufgrund scharfsinniger Naturbeobachtungen schon Herbert Spencer²⁾ in den 60er Jahren das Wort geredet; auch Sachs³⁾ hat dieselben als Prinzipien der Pflanzenmorphologie anerkannt. Goebel hat sie an verschiedenen Stellen seiner Werke besonders ausführlich, soweit sie sich auf die Metamorphosenlehre beziehen, in der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane⁴⁾ dargelegt und im Widerstreit der Meinungen oft mit Nachdruck verteidigt⁵⁾. Da es sich hier nicht um eine Darstellung der historischen Entwicklung der Forschungsrichtung handelt, so will ich mich im Folgenden nur auf die in der Organographie Goebel's zum Ausdruck gebrachten Anschauungen beziehen.

Zunächst haben wir zu konstatieren, dass Goebel die Aufgabe der Morphologie viel weiter fasst, als die Vertreter der vorher besprochenen Richtungen. Ihm ist die Kenntnis der verschiedenen Erscheinungsformen der Gliederung des Pflanzenkörpers nur Mittel zum Zwecke. Der eigentliche Gegenstand der Morphologie ist derjenige Teil der Lebenserscheinungen, welcher in den äußern Gestaltungsverhältnissen des Pflanzenkörpers seinen Ausdruck findet. Er betrachtet die Teile des Pflanzenkörpers nicht bloß als Glieder, sondern als Organe, als Werkzeuge, welche für ganz bestimmte Verrichtungen besonders ausgebildet sind. Die Morphologie darf nicht von der Funktion der Organe absehen, sondern gerade die Aufdeckung der Beziehungen zwischen Form und Funktion hat sie als eine ihrer Hauptaufgaben zu

1) Hofmeister, Handbuch der physiol. Botanik, Bd. I, 2 1868. Allgemeine Morphologie.

2) Spencer, Principles of biology, 1864/67.

3) Sachs gesammelte Abhandlungen, II. Bd., 9. Abteilung. Ueber die kausalen Beziehungen vegetabilischer Gestaltung.

4) Schenk's Handbuch der Botanik, Bd. III, 1.

5) Vergl. z. B. Erwiderung. Bot. Zeitung, 1880, S. 414.

betrachten. „Sie hat nachzuweisen, inwieweit die Organbildung eine Anpassung an äußere Verhältnisse darstellt und von diesen oder von inneren Beziehungen abhängig ist“¹⁾.

Zur Bezeichnung der verschiedenen Pflanzenorgane sind selbstverständlich gewisse Namen nötig, denen ein definierbarer Begriff zu grunde liegt. Da aber die fruchtlosen Versuche der idealistischen Morphologie gezeigt haben, dass es nicht möglich ist, einfach definierte Grundbegriffe zu finden, welche für alle die verschiedenen Verwandtschaftskreise Geltung haben, so verzichtet Goebel auf die Anwendung so allgemeiner Bezeichnungen, wie sie das Caulom und das Phylloin der alten Morphologie sind. Er zieht es vor, allgemeinverständliche Bezeichnungen zu verwenden, welchen innerhalb der einzelnen Gruppen eine bestimmte Bedeutung eigen ist, und hält es Licht für seine Aufgabe, nunmehr nach der einfachsten möglichen Definition für die gewählte Bezeichnung zu suchen oder ein einzelnes durchgreifendes Merkmal für die einzelne Organkategorie aufzustellen; vielmehr kommt es ihm darauf an, die Modifikationen der Organbildung innerhalb der einzelnen Gruppen durch Vergleichung aller Charaktere festzustellen.

Unter besonderer Berücksichtigung der Funktion unterscheidet Goebel bei den höheren Pflanzen die folgenden Organkategorien:

1. Die Vegetationsorgane und zwar Wurzel und Spross mit ihren Anhangsgebilden, die man als „Haare“ resp. Emergenzen zusammenfassen mag.

2. Die Fortpflanzungsorgane: Sporangien und Sexualorgane.

Bei den höhern Pflanzen ist der Spross meistens in Sprossaxe und Blatt gegliedert. Wobei indess der Ausdruck Blatt nicht nur für homologe, sondern auch für analoge Glieder gebraucht wird. Die flachen Kurztriebe der Floridee *Polyzonia jungermannoides*, die Quirläste der Charen, die verschiedenartigen an einer Axe ausgegliederten Assimilationsflächen der Lebermoose, die Assimilationsorgane der Laubmoose, der Farne und der höhern Pflanzen werden übereinstimmend als Blätter bezeichnet, unter der ausdrücklichen Bemerkung, dass mit diesem Namen über den morphologischen Wert der betreffenden Organe noch nichts ausgesagt ist.

Die idealistische Morphologie bestimmte den morphologischen Wert eines Gebildes, wie wir gesehen haben, durch Deduktion aus der Definition der Organbegriffe; z. B. Trichome sind diejenigen über die Oberfläche des Pflanzenkörpers hervorragenden Gebilde, welche an Stelle von Epidermiszellen entstanden sind. Die Sporangien der meisten Farne entstehen aus Epidermiszellen, folglich sind dieselben Trichome.

Für die Auffindung der Merkmale, welche dieser Wertbestimmung zu grunde liegen, genügt also die Untersuchung des fertigen Zustandes

1) a. a. O. p. III.

am Pflanzenkörper. Die vergleichend-phylogenetische Richtung leitet den morphologischen Wert der Organe einzig aus der Homologie derselben mit typischen Organen verwandter Arten ab. Auch sie begnügt sich mit der Betrachtung der erwachsenen Pflanze und kann ihre Untersuchung auch an totem Material im ganzen Umfang zu Ende führen. Goebel weist nun die Untersuchungsmethoden der beiden älteren Richtungen durchaus nicht zurück. Auch er sucht festzustellen, welche Stellung ein Organ, dessen morphologischer Wert erkannt werden soll, in der Gesamtentwicklung der Pflanze einnimmt und welchem Organ einer verwandten Pflanze es entspricht. Aber er begnügt sich mit den so gewonnenen Merkmalen nicht. Ausgehend von dem Satze, dass jede tiefer greifende Gestaltveränderung einer Funktionsänderung entspricht, erörtert er die Frage, durch welchen Umbildungsprozess das Organ, dessen morphologischer Wert zu bestimmen ist, zustande kam, oder mit andern Worten, welcher Funktionswechsel stattgefunden hat. Zu der Konstatierung der Stellungsverhältnisse an der erwachsenen Pflanze kommen also als wichtige Untersuchungsmethoden noch das Studium der Entwicklungsgeschichte und das Experiment an der lebenden Pflanze in Betracht.

Ich will, um den prinzipiellen Unterschied zwischen den verschiedenen Richtungen in der Pflanzenmorphologie nach Möglichkeit klar hervorzuheben, ein konkretes Beispiel anführen. Bei *Acer platanoides* sind, wie bei zahlreichen Laubbäumen, die Knospen, aus denen sich in der nächsten Vegetationsperiode die jungen Laubtriebe entwickeln sollen, durch braune Schuppen umhüllt. Diese Schuppen stehen in der gleichen Anordnung wie die Laubblätter am Grunde des jungen, in Winterruhe befindlichen Sprosses. Die idealistische Morphologie schließt aus dieser Stellung der Knospenschuppen, dass dieselben unter den durch die Stellung zur Axe definierten Begriff des Blattes fallen, also metamorphosierte Blätter sind. Die vergleichend-phylogenetische Morphologie konstatiert außerdem, dass bei manchen perennierenden Laubgewächsen, z. B. bei *Viburnum*, an Stelle der Knospenschuppen, wirkliche Laubblätter stehen, welche während der Winterruhe im Jugendzustande verharren und im Frühling sich normal entfalten. Sie folgert daraus, dass Knospenschuppen und Laubblätter homologe Organe sind, dass bei der gemeinsamen Stamm-pflanze der Bäume mit Knospenschuppen und derjenigen mit offenen Knospen am Grunde der Jahrestriebe nur Laubblätter vorhanden waren, aus denen in der einen Nachkommenreihe im Laufe der phylogenetischen Entwicklung Knospenschuppen geworden sind. Die Untersuchung der ontogenetischen Entwicklung und das Experiment ergeben dagegen das positive Resultat, dass jede Knospenschuppe bei *Acer platanoides* durch reale Umwandlung einer Laubblattanlage entsteht. Untersucht man das Organ, welches im ausgewachsenen Zustande eine Knospenschuppe darstellt,

im Jugendzustande, so unterscheidet es sich nicht von einer normalen Laubblattanlage, d. h. es hat alle Teile, die einem Laubblatt zukommen, auch diejenigen, welche an der Knospenschuppe nicht zur Entwicklung kommen, wie z. B. die Blattspreite, in normaler Weise angelegt. Dass dieses jugendliche Organ auch nach seiner innern Organisation die Fähigkeit, zum normalen Laubblatt zu werden, noch besitzt, lässt sich durch das Experiment erweisen. Entfernt man von einem jungen Trieb alle zur Entwicklung kommenden Laubblätter, so wachsen diejenigen Laubblattanlagen der Endknospe, welche im normalen Lauf der Entwicklung bestimmt sind, sich in Knospenschuppen zu verwandeln, zu normalen Laubblättern aus. Die Triebe von *Acer* tragen also im jugendlichen Stadium keineswegs indifferente Blattanlagen, sondern Laubblattanlagen, welche durch ihre Gestalt und ihre Fähigkeit zur Laubblattbildung deutlich charakterisiert sind. Wenn einige von ihnen zu Knospenschuppen werden, so handelt es sich um die wirkliche Umwandlung eines Laubblattes in eine Knospenschuppe, welche zu der Funktionsänderung in engster Beziehung steht.

Das angeführte Beispiel zeigt uns zugleich, in welchem Sinne Goebel von realer Metamorphose spricht. Er fasst den Metamorphosenbegriff zunächst im ontogenetischen Sinne. Wenn sich zeigen lässt, dass im Entwicklungsgange eines Individuums ein jugendliches Organ bestimmten morphologischen Wertes einen von der Norm abweichenden Entwicklungsgang einschlägt und entsprechend der veränderten Form eine andere Funktion übernimmt, so liegt eine reale Metamorphose vor. Die Abänderung des Entwicklungsganges kann an der Organanlage in verschiedenen Altersstufen auftreten. Die basalen Laubblattanlagen von *Lilium candidum* entwickeln sich zunächst zu normalen Laubblättern. Später geht die assimilierende Blattspreite zu grunde, während der scheidenförmige Blattgrund zur reservestoffhaltigen Zwiebel-schuppe anschwillt. In dem angeführten Beispiel von *Acer platanoides* beginnt die Metamorphose viel früher, immerhin aber lässt sich die Laubblattnatur der Organanlagen aus dem Vorhandensein einer Blattspreite und durch das Experiment noch sicher erkennen. In andern Fällen trifft die Abänderung des normalen Entwicklungsganges ein noch jüngeres Stadium der Anlage, so dass die eigentliche morphologische Natur der letzteren mit unseren Hilfsmitteln nicht mehr direkt erkannt, sondern nur durch Vergleichung erschlossen werden kann. Wir können aber offenbar auch in solchen Fällen nicht von indifferenten Anlagen sprechen, da zwischen diesen extremen Fällen und den oben angeführten alle Uebergänge existieren. Ja es giebt zahlreiche Fälle, in denen derartige Uebergänge an ein und demselben Pflanzenindividuum nebeneinander zur Beobachtung kommen. So stehen häufig an einzelnen Langtrieben der Berberitze unten Blätter mit dornigen Zähnen, an der Spitze typische fünf- oder dreizählige Dornen, zwischen

den beiden Extremen alle Mittelformen in sanfter Abstufung¹⁾. Diese Erscheinung erklärt sich einfach dadurch, dass die Metamorphose an den ersten Blattanlagen ziemlich spät, an den jüngeren allmählich immer früher eintritt. So lange überhaupt noch ein Stück der Blattspreite zur Entwicklung gelangt, ist kein Zweifel, dass die Anlagen, aus denen die Gebilde hervorgehen, wirkliche Laubblattanlagen sind; es wäre doch widersinnig, wenn man in dem extremen Falle, in welchem die Metamorphose der Anlage so früh einsetzt, dass unsere Untersuchungsmittel uns die Erkennung der Anlage als einer Laubblattanlage nicht mehr ermöglichen, von einer indifferenten Anlage sprechen wollte, oder das Gebilde von allem Anfang an als eine Dornanlage ansehen wollte, während noch das nächstvorhergehende Gebilde derselben Art eine typische Laubblattanlage war, die aber durch frühzeitige Metamorphose zu einem dem typischen Dorn sehr ähnlichen Gebilde erwuchs.

Die Frage, welcher Natur die Eigenschaften sind, welche ein äußerlich noch völlig ungegliedertes Zellhöckerchen zur Laubblattanlage machen, lässt sich vorerst nur durch eine Hypothese beantworten. Goebel schließt sich in dieser Beziehung der von Sachs²⁾ vertretenen Ansicht an, dass die formale Verschiedenheit der Pflanzenorgane die Folge einer stofflichen Verschiedenheit ist, dass es in der Pflanze besondere blütenbildende, laubblattbildende etc. Substanzen gebe, durch deren Vorhandensein auch den noch völlig unentwickelten Anlagen ein bestimmter Charakter gegeben wird. Er denkt sich dabei nicht die ganze lebende Substanz der jugendlichen Anlage oder des ausgewachsenen Organes aus dem charakteristischen Stoff bestehend, vielmehr nimmt er an, dass vom Protoplasma enzymähnliche Substanzen gebildet werden, durch deren innere Reizwirkung die Formbildung in den wachsenden Organen beherrscht wird. Durch die Konkurrenz verschiedenartiger Wachsenzyme³⁾ kommen die Metamorphosen und unter besondern Umständen auch Missbildungen zu stande.

Neben den von den angenommenen Wachsenzymen ausgehenden inneren formativen Reizen, welche den morphologischen Wert der Anlage bestimmen, kommen dann für die Formbildung der Pflanzenorgane noch zweierlei Faktoren in Betracht: einmal die Korrelationen d. h.

1) Vergl. A. Mann, Was bedeutet Metamorphose in der Botanik. Dissertation. München 1894.

2) Sachs gesammelte Abhandlungen, II Bd., S. 1159. Stoff und Form der Pflanzenorgane.

3) Der Ausdruck Wachsenzyme ist zuerst von Beyerinck (Bot. Zeitg., 1888, S. 20/21 u. 25) im obigen Sinne gebraucht worden, welcher bei der Untersuchung von Gallenbildungen zu ähnlichen Schlüssen gelangt, wie Sachs in seiner oben zitierten Arbeit über Stoff und Form.

die gegenseitige Beeinflussung der Organe untereinander und ferner die Beeinflussung durch äußere Umstände, die Gravitation, das Licht u. a. m. Die Einwirkung der äußern Agentien ist, soweit dieselbe nicht direkt mechanisch modellierend wirkt, nur als Reiz aufzufassen, d. h. sie bildet nur den Anstoß für eine Veränderung des Entwicklungsganges, welche zu der Gestaltveränderung führt. In vielen Fällen erscheinen die Gestaltänderungen, welche die Pflanzen unter dem Einfluss der äußern Umstände erfahren, als zweckmäßige Anpassungen an die veränderten Verhältnisse. Goebel sucht diese Thatsache durch Selektion zu erklären, indem er annimmt, dass nur diejenigen Abhängigkeitsverhältnisse zwischen der Pflanzenform und der Außenwelt sich erhalten haben, welche zweckmäßig waren. Für diese Auffassung spricht die durch Experimente erschlossene Beobachtung, dass in denjenigen Fällen, wo zwei äußere Faktoren wirken, oft die Anpassung an den einen derselben erreicht wird durch Formänderungen, welche der andere induziert. Die chemisch-wirksamsten Strahlen des Sonnenlichtes bewirken, dass die Sprosse durch heliotropische Bewegungen ihre Blätter in eine günstige Lichtlage bringen; für die Assimilation kommen aber diese Strahlen nicht in Betracht, sondern vielmehr die im Sonnenlicht mit ihnen verbundenen gelben Strahlen¹⁾, welche ihrerseits keine heliotropische Krümmung zu veranlassen vermögen. Die Stellung der Geschlechtsorgane auf der Unterseite der Formprothallien erscheint als eine Anpassung an die Feuchtigkeitsverhältnisse. Der äußere Reiz, der diese Stellung verursacht, geht aber vom Licht aus. Entgegen der exakt beweisbaren realen Metamorphose in dem oben dargelegten Sinne bleibt die Metamorphose im phylogenetischen Sinne stets hypothetischer Natur schon aus dem Grunde, weil anzunehmen ist, dass in den verschiedenen Entwicklungsreihen, welche sich von einer einfachen Stammform aus entwickelt haben, gleiche oder ähnliche Organdifferenzierung unabhängig von einander eingetreten sei. Goebel sucht das Auftreten solcher Parallelbildungen in verschiedenen phylogenetischen Entwicklungsreihen durch die Annahme erklärlich zu machen, dass allen Nachkommen von der Stammform her eine begrenzte Anzahl von übereinstimmenden Entwicklungsmöglichkeiten²⁾ vererbt wurde, deren Realisierung in den Gliedern der ver-

1) Die gegenteilige Behauptung von Macagno (Bot. Zeitg., 1874, S. 544) dürfte auf Beobachtungsfehlern beruhen. Ebenso sind die neuerdings von Kohl zum Beweise des Gegenteils unternommenen Experimente wenigstens nach ihrer Beschreibung in den Berichten der deutschen botan. Gesellschaft nicht ausreichend, um die übereinstimmenden Resultate zahlreicher anderer Forscher zu entkräften.

2) Eine ähnliche Ansicht wurde von mir in einer Arbeit über die Entwicklungsreihen der parasitischen Exoasceen ausgesprochen; vergl. Flora 1895 Ergänzungsband S. 323 ff.

schiedenen Nachkommenreihen zu verschiedenen Epochen und gänzlich unabhängig von einander erfolgen kann.

Trotz ihrer hypothetischen Natur behält aber auch die Annahme einer Metamorphose im phyletischen Sinne für die morphologische Betrachtung ihren Wert besonders als eine unserm Kausalitätsbedürfnis entsprechende Grundlage für die Homologienlehre und als Ausgangspunkt für eine wissenschaftliche Fragestellung.

Es ist wohl nicht zu verkennen, dass die von Goebel in seiner allgemeinen Organographie der Pflanzen vertretenen Anschauungen, deren theoretische und hypothetische Grundlagen ich im Vorstehenden in kurzen Zügen zu skizzieren versuchte, der wissenschaftlichen Pflanzenmorphologie einen neuen reicheren Inhalt gegeben und ein weites der induktiven Forschung zugängliches Arbeitsfeld erschlossen haben. Der umfangreiche Stoff ist in dem neuen Buche intensiv geistig verarbeitet und in anregender Darstellung dem Leser dargeboten. Der Natur des Werkes als einer ersten Zusammenfassung der Forschungsergebnisse auf einem noch verhältnismäßig wenig bearbeiteten weiten Gebiete entspricht es, dass die Behandlung der einzelnen Abschnitte keine gleichmäßige ist. Das Buch ist eben zum größten Teil aus der eigenen wissenschaftlichen Spezialarbeit des Verfassers hervorgewachsen; und gerade, indem es zeigt, wo unter der veränderten Fragestellung Lücken in dem Lehrgebäude der Pflanzenmorphologie sich aufthun, giebt es überall für neue Forschungen Anregung und Fingerzeige. Dem Erscheinen des zweiten Bandes, welcher die spezielle Organographie der Pflanzen behandeln soll, dürfen wir mit Interesse entgegensehen.

Eine Uebersicht über die in dem neuen Werke dargestellten speziellen Forschungsergebnisse zu geben, verbietet mir die Rücksicht auf den Raum. Ich halte das auch für überflüssig; jeder, der sich mit den einschläglichen Fragen beschäftigt, wird doch das Buch selber zur Hand nehmen müssen, schon weil es nicht bloß eine Zusammenstellung des bisher schon Bekannten ist, sondern über manche neue, bisher noch nicht publizierte Original-Untersuchungen des Verfassers berichtet. Auch auf die Behandlung entwicklungsgeschichtlicher Fragen von allgemeinen Gesichtspunkten aus dürfte Goebel's Werk bald einen Einfluss gewinnen; wenigstens wird es wohl verhindern, dass in Zukunft die gesicherten Resultate exakter Forschung auf dem Gebiete der Pflanzenmorphologie so gänzlich ignoriert werden, wie es in letzter Zeit selbst von seiten hervorragender Entwicklungstheoretiker mehr als einmal geschehen ist.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Giesenhagen Karl (Carl) Friedrich Georg

Artikel/Article: [Ueber die Forschungsrichtungen auf dem Gebiete der Pflanzenmorphologie. 273-285](#)