# Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K Goebel und Dr. 1

und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

#### Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark. Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen au Herrn Prof. Dr. Rosenthal. Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

## XXIV. Bd. 1. September 1904.

JE 17.

Inhalt: Klebs, Über Probleme der Entwickelung (Fortsetzung). — Östergren, Über die Funktion der Füssehen bei den Schlangensternen. — Hoernes, Über Koprolithen und Enterolithen.

### Über Probleme der Entwickelung. Von Georg Klebs.

III.

(Fortsetzung.)

#### 4. Die äufseren Bedingungen der Blütenbildung.

Das vorliegende Problem der Fortpflanzungsbedingungen erscheint bei den Phanerogamen noch sehr viel verwickelter als bei den Thallophyten, da die äußeren Einflüsse noch viel weniger direkt wirken, vielmehr in sehr viel höherem Maße erst durch ihre Wirkungen auf die anderen Organe, Stengel, Blätter, Wurzeln, den blütenbildenden Teilen übermittelt werden. Obwohl vortreffliche Arbeiten über den Einfluss einzelner Bedingungen z. B. der Temperatur (Sachs, Krasan), des Lichtes (Sachs, Vöchting, Curtel), der Feuchtigkeit (Gain, Möbius) vorliegen, ist das ganze Problem noch sehr wenig geklärt, wie auch aus der neuesten kritischen Darstellung von Jost (1904 Kap. 28) hervorgeht. Mir kommt es hier nur darauf an, das Problem etwas bestimmter zu fassen und seinen engen Zusammenhang mit den gleichen Fragen bei Thallophyten noch klarer nachzuweisen als in meinem ersten Versuch dieser Art (1901).

Bei allen bisherigen Beobachtungen und Versuchen über Blütenbildung ging man von Pflanzen aus, die im Begriff waren zu blühen. Man untersuchte den Einfluss äußerer Faktoren auf die Entstehung XXIV. und Entfaltung der Organe bei blühreifen Exemplaren. Klarer wird aber das ganze Problem dann hervortreten, wenn man eine Phanerogame ebenso wie eine Alge oder einen Pilz in fortdauerndem Wachstum erhalten kann und nun prüft, unter welchen Umständen Blütenbildung hervorzurufen ist. Eine Pflanze wie Glechoma hederacca wächst seit 3½ Jahren nur in Form vegetativer kriechender Ausläufer; man kann andererseits diese zur Bildung orthotroper Blütentriebe bringen, und es fragt sich, wodurch das möglich ist. Die gleiche Frage gilt für Sempervivum Funkii (vgl. Abschnitt I S. 295).

Das Hauptresultat der bis jetzt geführten Untersuchungen an diesen Pflanzen stimmt mit den Ergebnissen bei niederen Pflanzen überein. Die Pflanze geht aus dem vegetativen Wachstum zur Blütenbildung über, wenn gewisse quantitative Änderungen der

äußeren Bedingungen eintreten.

Für die Annahme irgend welcher spezifisch wirksamer, formativer Reize liegt bisher kein Grund vor. Wie bei den Algen und Pilzen lässt sich die Hypothese aufstellen, dass eine wesentliche innere Veränderung in einer Ansammlung organischer Substanzen besteht, wobei die Mitwirkung noch anderer Faktoren gar nicht ausgeschlossen ist. Nur muss betont werden, um Missverständnisse zu vermeiden, dass es nicht auf die absolute Menge der etwa aufgespeicherten Nahrung ankommt. Denn bei der gleichen Spezies z. B. Semnervirum Funkii können kleine, relativ ärmlich ernährte wie große und reichlich ernährte Pflanzen Blüten bilden. Aber darauf kommt es an, dass für die Blütenbildung das Verhältnis der aufund abbauenden Stoffwechselprozesse ein anderes ist als für das vegetative Wachstum und zwar in dem Sinne, dass die Konzentration der organischen Stoffe für die Fortpflanzung gesteigert sein muss. Alle anderen Bedingungen können bald mehr bald weniger mitwirken, um das nötige Verhältnis herbeizuführen. Auch hier soll damit keine Erklärung gegeben werden, sondern nur ein leitender Gesichtspunkt, um sich vorläufig in den bis jetzt bekannten Tatsachen zu orientieren.

Für die nähere Betrachtung gehe ich von Semperrirum Funkii aus, dessen Rosetten, gleich ob sie eben entstanden oder bereits mehrere Jahre alt sind, bei günstigen Ernährungsbedingungen fortwachsen (s. I S. 258). Die einzelnen Bedingungen wie Licht, Temperatur, Feuchtigkeit können innerhalb gewisser Grenzen schwanken und dadurch die Intensität des Wachstums beeinflussen — aber es geht in typischer Weise fort, und es fehlt jeder Grund für eine wesentliche Änderung der Entwickelung.

Um Blütenbildung hervorzurufen, müssen stärkere Änderungen der Außenwelt eingreifen, die teils auf Verminderung teils auf Steigerung gewisser Bedingungen beruhen. Aus der Praxis ist es längst bekannt, dass helles Licht und Verminderung des Wassergehaltes

das Blühen fördern; vgl. Möbius (1897 S. 93). Kräftige Rosetten. die vom Frühjahr ab direktem Sonnenlicht ausgesetzt werden und zugleich in einem nährstoffarmen, relativ trockenem Boden stehen, werden dadurch befähigt, im folgenden Jahre zu blühen; aber es gelingt unter Umständen, bereits im gleichen Jahre das Blühen zu beobachten. Der wesentliche Einfluss der Lichtintensität geht deutlich aus den Versuchen Vöchting's (1893) hervor, die durch Curtel (1898) bestätigt worden sind. Ebenso wie bei einer Alge, z. B. Vaucheria (s. S. 465) darf auch bei einer Blütenpflanze die Lichtintensität nicht unter ein gewisses, in Einzelfällen verschiedenes Minimum sinken. Im anderen Falle vermag die Pflanze nicht zu blühen, sondern nur zu wachsen, und Vöchting hat z. B. Mimulus Tillingii auf diesem Wege Jahre hindurch in vegetativem Zustande erhalten. In schwachem Licht kann nach meinen Anschauungen die Blütenbildung nicht eintreten, weil dabei die notwendige Konzentration der organischen Stoffe nicht erreichbar ist. Eine wesentliche Stütze liefern dafür die sehr wichtigen Versuche von Sachs (1864), nach denen bei einer Reihe von Pffanzen die Blütenbildung im Dunkeln erfolgt, sobald nur die Ernährungsorgane, die Blätter, genügend hell beleuchtet werden.

Allerdings zieht Sachs ganz andere Folgerungen aus seinen Beobachtungen. Im Dunkeln fahren belaubte Pflanzen fort, vegetative Organe zu bilden, "sie produzieren etiolierte Stammteile und Blätter, deren Masse gewiss hinreichen würde, einige neue Blüten hervorzubringen, wenn es eben nur auf die Masse der Bildungssubstanz und nicht auch auf ihre besondere Qualität ankäme. Es fehlt derartigen Pflanzen nicht an organisierbarem Stoff, sondern speziell an den Substanzen, welche zur Blütenbildung spezifisch geeignet sind" (l. c. S. 230). Aber dieser Schluss ist jedenfalls nicht zwingend, da zwar nicht die absolute Menge, wohl aber die Konzentration der Stoffe entscheidend sein kann. Später stützte Sachs seine Hypothese von den blütenbildenden Stoffen auf Beobachtungen, nach denen die ultravioletten Strahlen eine spezifische Bedeutung für die Blütenbildung haben - Versuche, die von C. de Candolle (1892) bestätigt wurden. Eigene Versuche in den Jahren 1900 und 1901, über die ich bisher nur kurz berichtet habe (1901 S. 203), zeigten mir, dass Blütenbildung ohne ultraviolette Strahlen stattfinden kann. Montemartini (1903) hat für verschiedene Pflanzen den gleichen Nachweis geführt.

Im letzten Jahre machte ich zahlreiche Kulturversuche in hellbeleuchteten Glashäuschen, die aus weißem, rotem und blauem Glase bestanden. Das blaue Glas erscheint für unser Auge hellblaugrün, absorbiert hauptsächlich Gelborange und den größten Teil des Rot. Das rote Glas absorbiert Blauviolett und einen größeren Teil des Grün, lässt Gelb, Orange und Rot hindurch. Das blaue Glas lässt einen Teil der ultravioletten Strahlen hindurch, das rote absorbiert sie fast vollständig. Alle solche Pflanzen wie Lobelia Erinus, Mimulus luteus, Linaria grandiflora, Veronica chamacdrys, die keine Reservestoffe zur Verfügung haben, sondern nur auf die Assimilationstätigkeit ihrer Blätter angewiesen sind, kommen hinter dem blauen Licht nicht zur Blüte und verhungern bald. Die gleichen Pflanzen können im roten Licht Blüten bilden, wenn auch deren Menge im Vergleiche zu den Pflanzen im farblosen Glashaus gering ist. Dagegen blühen Pflanzen mit Reservestoffen wie Sempervirum-Arten im blauen Licht, aber im roten Licht sehr viel reichlicher. Aus allem entnehme ich, dass der Grad der Ernährung die größte Bedeutung für die Blütenbildung besitzt. Die Frage, ob und in welchem Grade die blauvioletten und ultravioletten Strahlen fördernd auf die Blütenbildung wirken, bleibt noch unentschieden.

Bei den Betrachtungen über die Fruchtbildung von Algen und Pilzen haben wir die große Bedeutung anderer äußerer Faktoren kennen gelernt, vor allem die Verringerung des Nährstoffgehaltes im Außenmedium bei den Algen, die Einwirkung des Luftlebens bei den Pilzen. Für die meisten Blütenpflanzen kommen beide

Faktoren in Betracht.

Wie bei den höheren Pilzen vermögen auch die meisten Phanerogamen ihre Fortpflanzungsorgane, die Blüten, nur in der Luft und nicht im Wasser auszubilden, auch dann, wenn die vegetativen Teile sehr wohl im Wasser wachsen können. Das ist sehr auffallend bei Wasserpflanzen (vergl. Schenk 1886 Kap. 3. Goebel 1893 S. 370). Goebel legt zur Erklärung dieser Tatsachen besonders Gewicht auf das Licht und die Korrelationserscheinungen. Unzweifelhaft wird bei Pflanzen, die in tieferen Wasserschichten wachsen, das Licht nicht die für die Blütenbildung notwendige Intensität besitzen, namentlich da das Rot vor allem absorbiert wird (vgl. Hüfner 1891). Aber die Pflanzen bilden auch in ganz hellem Licht keine Blüten unter Wasser, wie man sich leicht bei Myriophullum spicatum, Isnardia Ludwigii, Jussieuu repens überzengen kann. Ich kultivierte auch Mentha aquatica, Myosotis palustris in einem der direkten Sonne ausgesetzten Bassin unter Wasser nahe den obersten Schichten und beobachtete nur vegetatives Wachstum. Was die von Goebel hervorgehobene Beziehung zum Wachstum anbetrifft, so muss man dabei zweierlei unterscheiden. Die untergetaucht lebenden Gewächse könnten in der Tat, wie Goebel meint, so günstige Ernährungsbedingungen haben, dass die für die Blütenbildung notwendige Änderung nicht eintreten kann; sie verhielten sich ebenso wie Glechoma hederacea unter den für diese so' günstigen Verhältnissen. Bei den Versuchen mit Pflanzen wie Mentha, Muosotis, ebenso auch Jussiena, Isnardia war das aber sicher nicht der Fall; sie hätten blühen sollen, vermochten es aber nicht wegen

der flüssigen Umgebung; die zu große Feuchtigkeit verhindert das Blühen vielleicht, weil das Wasser nicht die nötige Konzentration der Substanzen in den Zellen gestattet oder der Gaswechsel zu eingeschränkt ist.

Das Problem, welche Veränderungen mit dem Übergange aus Luft in Wasser verbunden sind, ist aber, wie schon für die Pilze hervorgehoben wurde, sehr verwickelter Natur. Die Transpiration wird unter allen Umständen eine Rolle dabei spielen und zwar nach verschiedenen Richtungen (s. S. 463). Sie vermindert den Wassergehalt und befördert andererseits den Gaswechsel. Eine Hemmung nach beiden Richtungen wirkt zusammen bei dem Versuch, bei welchem eine Pflanze wie Myosotis palustris in einem ganz feuchten, relativ beschränkten Raum trotz genügenden Lichtes nicht zur Blüte kommt (1901 S. 204). Bei Mangel an Transpiration in einer ganz ruhigen, gleichmäßig feuchten Luft muss die Aufnahme von Kohlensäure, Sauerstoff, überhaupt der Gasaustausch beschränkt sein; die Ernährung ist zu sehr behindert. Auch bei den untergetanchten Pflanzen wie Mentha, Muosotis n. s. w. wirkt die Verlangsamung des Gaswechsels verzögernd auf die Intensität der Ernährung ein, wie aus der relativ schwachen Stärkebildung hervorgeht. Aber auch eine Ansammlung von Kohlensäure infolge überwiegender Atmung kann eventuell die Blütenbildung beschränken. Nach interessanten Versuchen von Brown und Escombe (1902) bewirkt eine Steigerung des Kohlensäuregehaltes (z. B. 11 l CO<sub>2</sub> auf 10000 l Luft) eine völlige Unterdrückung der Blütenbildung bei Cucurbita, Impatiens etc. Allerdings wird die CO,-Zersetzung durch einen solchen Gehalt gesteigert; merkwürdigerweise verringert sich aber das Trockengewicht, so dass also in Wirklichkeit iener für den Prozess nötige Überschuss an organischen Stoffen nicht eintritt.

Die Bedeutung der Transpiration als eines die Blütenbildung fördernden Faktors ist seit lange aus der Praxis bekannt (vergl. darüber Möbius 1897 S. 113). Die eingehenden Untersuchungen von Gain (1895) zeigen, dass für das Blühen ein Optimum der Transpiration existiert bei relativ feuchtem Boden, relativ trockener Luft. Auch die Versuche von Möbius (l. c. S. 128) sprechen für den günstigen Einfluss einer relativen Trockenheit, wenn auch bei den Versuchen in kleinen Tropfen noch ein anderer Faktor wesentlich mitwirkt, die Beschränkung der Nährsalzaufnahme.

Wie bei den grünen Algen so auch bei vielen Blütenpflanzen befördert eine Verminderung der Nährstoffaufnahme aus dem Boden die Blütenbildung, vorausgesetzt, dass die Pflanze sich vorher genügend damit versehen hat. Die Unterdrückung oder Einschränkung des Prozesses bei Pflanzen in sehr gut gedüngtem Boden ist ebenfalls schon lange von den Gärtnern beobachtet worden. Die Methoden, das Blühen bei Obstbäumen zu fördern durch den Ringelschnitt, durch Beschneiden der Wurzeln laufen auf dasselbe Ziel hinaus, die Nährstoffaufnahme zu vermindern (Möbius l. c. S. 126). Durch alle solche Mittel wird das vegetative Wachstum eingeschränkt; dadurch, sowie durch die Transpiration und die fortdauernde Synthese organischer Substanz wird die nötige Konzentrierung der Stoffe erreicht, die für die Blütenbildung erforderlich ist.

Aber noch auf anderem Wege mit Hilfe anderer äußerer Faktoren können die inneren Bedingungen der Blütenbildung herbeigeführt werden. Die Ausläuferpflanze von Glechoma kann stets zum Blühen gebracht werden, wenn Stücke von ihr in kleine Töpfe etwa im August oder September gesetzt werden und dann kalt überwintern. Die Pflanzen können zeitweilig dem Frost ausgesetzt sein oder in einem Kalthaus bleiben. Stets treten im folgenden Frühjahr die blühenden Triebe hervor. Die niedere Temperatur bewirkt teils direkt, teils indirekt durch Einschränkung der Wasserund Nährsalzaufnahme eine Verminderung des Wachstums. Nach den Erfahrungen Müller-Thurgau's (1882 und 1885) behindert außerdem eine niedere Temperatur die Umwandlung von Stärke in Zucker viel weniger als die entgegengesetzte Reaktion, die Stärke-Regeneration. Es findet daher eine allmähliche Anhäufung von Zucker statt, die dann im ersten Frühjahr durch die Wirkung der Sonne auf die assimilierenden Blätter noch gesteigert wird.

Schon von verschiedenen Beobachtern ist der günstige Einfluss der niederen Temperatur auf die Blütenbildung mancher Pflanzen betont worden. In einer wichtigen, wenig beachteten Arbeit hat Krasan (1870) die periodischen Lebenserscheinungen von Pflanzen in der Umgebung von Görz erforscht und sich besonders mit den im Herbst und Winter zum zweiten Male blühenden Gewächsen beschäftigt. Nach Krasan (1870 S. 350) können die Blüten von Centaurea jacea, Scabiosa, Geranium etc. nicht nur die Kälte besser vertragen als Stengel und Blätter, sondern sie sind auch befähigt, sich bei einer niederen Temperatur zu entwickeln. Auch die Entfaltung der bereits im Sommer angelegten Knospen von Corylus, Erica im ersten Frühjahr führt Krasan (l. c. S. 336) darauf zurück, dass der Stoffwechsel, auf welchem die Anlage und Fortbildung der Blüten beruht, bei niederer Temperatur erfolgt, bei höherer unterbleibt. In noch allgemeinerer Weise spricht sich Schimper (1898 S. 54) dahin aus, dass die Kardinalpunkte der Temperatur tiefer für die Blütenbildung als für das vegetative Wachstum liegen. Das trifft wohl für das Maximum zu, vielleicht auch in vielen Fällen für das Optimum, aber höchstwahrscheinlich nicht für das Minimum. Die Beobachtungen Krasan's sind dafür doch nicht entscheidend. Der günstige Einfluss einer niederen Temperatur für die Blütenbildung beweist jedenfalls nicht, dass die Blüten sich bei tieferen Graden entwickeln können, als die

vegetativen Teile; er erklärt sich durch seine indirekten Wirkungen auf den Stoffwechsel. Das geht ohne weiteres aus der Tatsache hervor, Blütenbildung von typischen Frühjahrspflanzen auch ohne niedere Temperaturen zu erreichen. Es gelang mir, 1902 und 1903 Ausläufer von Glechoma, die vom Mai ab sonnig und relativ trocken kultiviert wurden, Ende Juli, also im Hochsommer, zur Bildung von Blüten zu bringen, wenn auch die Versuche nicht bei allen Töpfen gleichmäßige Resultate hatten. Ohne Schwierigkeit konnte ich die bekannte Frühjahrspflanze Cardanine pratensis im Juli zur Blüte veranlassen. Wie Glechoma so wurde auch Cardanine seit Anfang März durch sehr günstige Ernährungsbedingungen in lebhaftem vegetativem Wachstum erhalten; junge kräftige Rosetten wurden dann in kleine Töpfe verpflanzt und von April. Mai, Juni ab somig und relativ trocken kultiviert. Sie kamen im Laufe des Sommers zur Blüte, während dagegen die im Juli eingesetzten Pflanzen nicht mehr im gleichen Jahre blühten. Lebhafte Transpiration, Einschränkung der Nährsalzaufnahme, helles Licht wirken demgemäß im gleichen Sinne wie die niedere Temperatur im Winter und die weniger intensive Sonne des ersten Frühjahrs.

Eine höhere Temperatur kann in Verbindung mit anderen Faktoren entgegengesetzt wie eine niedere wirken. Nach Fritz Müller (1882 S. 392) wachsen in Brasilien eingeführte, zweijährige Gewächse wie Carum carri, Kohl, Petersilie, ohne zu blühen; es fehlt ihnen, wie er sagt, die Winterruhe. Älmliches ist bekannt für die Getreidearten in wärmeren Ländern (vergl. Möbius 1897 S. 109), und Wettstein (1902 S. 10) hat auch für Symphytum officinale in Brasilien festgestellt, dass es nicht zum Blühen kommt. Man kann die gleiche Erscheinung auch bei uns beobachten, wenn man Pflanzen wie die Zuckerrübe, Cochlearia, Digitalis purpurca, im Winter warm und feucht kultiviert, wie ich es seit einer Reihe von Jahren durchgeführt habe. Diese zweijährigen Gewächse kommen weder im 2, noch 3., sogar nicht im 4. Jahre zur Blüte. Ich oflege die Pflanzen im Gewächshaus bis etwa im Juni zu kultivieren und dann bis zum Herbst im freien Lande zu lassen. Die höhere Temperatur in Verbindung mit feuchter Luft hält das vegetative Wachstum in beständigem Gange, es fehlen jene Änderungen der Außenwelt, durch die nach Einschränkung des Wachstums die notwendige Ansammlung organischer Substanzen erfolgt, selbst bei ursprünglich so nahrungsreichen Pflanzen wie die Zuckerrübe.

Wie bei den niederen Pflanzen, so muss auch bei den höheren ein gewisser Nahrungsvorrat vorhanden sein, um das Blühen zu ermöglichen. Je kräftiger vorher die Pflanze ernährt war, um so intensiver wird das Blühen erfolgen unter den dafür charakteristischen, äußeren Bedingungen. Aber schließlich, wenn es nicht auf eine solche intensive Blütenbildung ankommt, braucht das Nahrungs-

minimum bei schr vielen Pflanzen keine sehr hohen Werte zu betragen. Es erklärt jedenfalls nicht die häufig zu beobachtende Tatsache. dass die Blütenbildung erst nach längerem Wachstum eintritt. Andererseits berechtigt diese Tatsache nicht zu der Auffassung, nach der "jede Pflanzenart die durch Vererbung fixierte Eigentümlichkeit besitzt, in einer bestimmten Phase ihrer Entwickelung Blüten zu produzieren" (Möbius 1897 S. 91). Spezifische Eigenschaften sind gewiss für die Zeit des Blühens von großer Wichtigkeit. Da aber die methodischen Untersuchungen über künstliches Hervorrufen von Blüten so gut wie völlig fehlen, so weiß man gar nicht, in welchem Maße das Blühen vom Alter abhängt. Von meiner Auffassung aus müsste man folgern, dass bei vielen Pflanzen das Blühen in einem sehr frühen Entwickelungsstadium stattfinden müsste, sobald es gelänge, nach Überschreitung des Nahrungsminimums das für den Prozess notwendige Verhältnis von Stoffsynthese und Stoffverbrauch durch bestimmte äußere Bedingungen herbeizuführen. Nun fehlen bisher eingehende Untersuchungen. und ich kann mich nur auf gelegentliche Beobachtungen berufen, die die Auffassung stützen. So ist es bekannt, dass selbst Bäume wie die Eiche, wie Ailanthus im 1.—3. Lebensjahr blühen, während die Eiche sonst erst nach 60 Jahren dazu gelangt; vergl. Möbius 1897 S. 89; ferner andere Beispiele bei Jost 1904 S. 444. Ein sehr interessantes Beispiel erwähnt Irmisch (1860 S. 85). berühmte Agare americana (die 100 jährige Aloe) kommt zum Blühen nach 20, 30, angeblich 100 Jahren. Aber unter Umständen blühen bereits die im ersten Jahre entstehenden Seitenknospen. Auch bei Sempervirum-Arten können die eben entstandenen jungen Rosetten gleich Blüten erzeugen (s. S. 265).

In diesen Fällen sind die jungen blühenden Rosetten an bereits blühenden älteren Exemplaren entstanden. Die innere Beschaffenheit dieser z. B. die Menge und Konzentration der organischen Stoffe neben anderem wird auf die neuen Seitensprosse übertragen unter steter Mitwirkung der äußeren Bedingungen. In die gleiche Reihe von Erscheinungen gehören auch die Beobachtungen von Sachs (1892) an Begonia-Blättern. Im Mai abgepflückte Blätter lieferten Adventivsprosse, die im November blühten, dagegen Blätter blühreifer Exemplare (Ende Juli abgepflückt) solche. die bereits im September blühten. Blätter der gleichen Pflanze von Achimenes Haageana verhalten sich nach den Untersuchungen Goebel's (1898 S. 39) verschieden. Blätter aus der Blütenregion bilden früher blühende Adventivsprosse als solche, die der basalen Region des Stengels entnommen sind. Sachs meint, dass die Blätter blühreifer Pflanzen mehr von den spezifischen blütenbildenden Stoffen enthalten, Goebel dagegen nimmt an, dass diese Blätter überhaupt ärmer an Baumaterial seien, und diese Schwä-

chung die Blütenbildung gegenüber dem vegetativen Wachstum begünstige. Nach meiner Auffassung besitzen die Blätter blühreifer Pflanzen oder die der Blütenregion jene Konzentration und Zusammensetzung der gewöhnlichen Nährstoffe, die für die Erzeugung der Blüten am Hauptspross selbst wesentlich ist. Nach dem Abschneiden bedingt diese nahrungsreiche Beschaffenheit das Blühen der Adventivsprosse, vorausgesetzt, dass die äußeren Bedingungen dafür günstig sind. Es würde gar keine Schwierigkeit haben, die Sprosse auch solcher Blätter rein vegetativ wachsen zu lassen, wenn man optimale Wachstumsbedingungen schaffen würde. Schwieriger würde es wohl sein, die Sprosse junger (Begonia) oder basaler (Achimenes) Blätter zur Blütenbildung zu bringen, weil die Ernährungstätigkeit abgeschnittener Blätter nicht leicht zu steigern sein wird. Indessen müsste es doch möglich sein, namentlich wenn man die äußeren Bedingungen der Blütenbildung in optimalem Grade einwirken ließe.

Nach Winkler (1903 S. 100) bilden abgeschnittene Blätter von Torenia asiatica, gleich an welchem Orte sie gestanden haben, sogar Keimblätter, Adventivsprosse, die sehr leicht blühen. Winkler hält es für sehr zweifelhaft, dass das frühzeitige Blühen der regenerierten Sprosse mit dem blühbaren Zustande der Mutterpflanze in direktem Zusammenhange stehe. Das kann aber doch der Fall sein ebenso wie der Zusammenhang mit den gerade zur Versuchszeit waltenden Bedingungen. Denn Stengelstecklinge von Torenia blühen im Spätherbst und Winter nicht. Torenia verhält sich ebenso wie Glechoma; ich habe Pflanzen in dem warmen feuchten Viktoriahaus den ganzen Sommer hindurch, ebenso Herbst und Winter in fortdauerndem Wachstum erhalten, während die sehr hell und relativ trockener kultivierten Pflanzen im Sommer reichlich blühten.

Die zusammenfassende Darstellung soll zeigen, dass die Blütenbildung von Phanerogamen im Prinzip die gleichen Probleme darbietet wie die geschlechtliche Fortpflanzung der Algen oder die Fruchtbildung höherer Pilze. In den bisher genauer untersuchten Fällen entscheidet die Außenwelt, ob überhaupt und zu welcher Zeit und in welchem Grade die Fortpflanzung an Stelle des vegetativen Wachstums tritt. Es sind quantitative Änderungen der gleichen äußeren Bedingungen, welche diese Entscheidung herbeiführen. Für die Blütenbildung etc. muss in den Zellen ein anderes Verhältnis der inneren chemisch-physikalischen Bedingungen herrschen als für das Wachstum. Ich nehme an, dass eine quantitative Steigerung der Konzentration organischer Stoffe mit allen ihren physikalischen und chemischen Folgen eine wesentliche Rolle bei dem Übergang vom Wachstum zur Fortpflanzung spielt. Alle äußeren Bedingungen können nun je nach ihrer Intensität, je nach ihrem Zusammen-

wirken, je nach der spezifischen Natur der Pflanze bald mehr hemmend, bald mehr fördernd die Blütenbildung beeinflussen, indem sie das für diese charakteristische Verhältnis der inneren Bedingungen herbeiführen.

In dieser Weise habe ich versucht, gewisse allgemeine Gesichtspunkte aufzustellen, die neuen Untersuchungen als Leitfäden dienen können. Das bis jetzt Errungene an tatsächlicher Einsicht ist verschwindend gering im Vergleich zu dem Unerforschten, das die Aufgabe umschließt. Aber es gibt wenigstens offene Wege, sie in Angriff zu nehmen.

#### Literatur.

Brown, H. and Escombe, F.: On the influence of varying amounts of carbon dioxide on the photosynthetic processes etc. Roy. Soc. Proc. vol. 70, 1903.

Candolle, C. De l'étude sur l'action des rayons ultraviolets sur la formation des fleurs. Ann. d. sc. nat. Genève 1892.

Curtel, G. Recherches physiologiques sur la fleur. Ann. d. sc. nat., 8. Ser., T. 6, 1898.

Gain, E. Recherches sur le rôle physiologique de l'eau dans la végétation. Ann. d. sc. nat., 7. Ser., T. 20, 1895.

Goebel, R. Pflanzenbiologische Schilderungen II. Marburg 1893.

— Organographie der Pflanzen I. Jena 1898.

Hüfner, G. Über die Farbe des Wassers. Arch. f. Anat. u. Phys. 1891.

Irmisch, Th. Über einige Crassulaceen. Bot. Zeitg. 1860. Jost, L. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904.

Klebs, G. Einige Ergebnisse der Fortpflanzungsphysiologie. Ber. d. bot. Gesellsch. XVIII, 1900.

— Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

Krasan, Fr. Studien über die periodischen Lebenserscheinungen der Pflanzen im Anschluss an die Flora von Görz. 1870.

Möbius, M. Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung. Jena 1897.

Montemartini, L. Intorno all' influenza dei raggi ultraviolette sullo sviluppo degli organi di riproduzione della pianta. Ist. bot. Pavia IX, 1903.

Müller, Fritz. Bemerkungen zu Hildebrand's Abhandlung über die Lebensdauer. Engler's bot. Jahrb. II, 1882.

Müller-Thurgau, H. Über Zuckeranhäufung in Pflanzenteilen infolge niederer Temperatur. Landwirtsch. Jahrb. 1882.

— Beitrag zur Erklärung der Ruheperioden der Pflanzen. Ebenda 1885.

Sachs, J. Wirkung des Lichtes auf die Blütenbildung unter Vermittlung der Laubblätter 1864. Gesammelte Abh. I.

Über die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blütenbildung 1887.
Ges. Abh. I.

— Notiz über *Begonia*-Steeklinge 1892. Ges. Abh. H. S. 1170 Anmerkg. Schenck, H. Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.

Schimper, A. F. W. Pflanzengeographic auf physiol. Grundlage. Jena 1898.

Vöchting, H. Über den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXV, 1893.

Wettstein, R. von. Über direkte Anpassung. Wien 1902.

Winkler, H. Über regenerative Sprossbildung auf den Blättern von *Torcnia* asiatica. Ber. d. bot. Gesellsch. XXI, 1903.

#### 5. Über die Frage nach der Qualität von Gestaltungsvorgängen.

Nach der Darstellung in den vorhergehenden Abschnitten bewirken quantitative Änderungen der äußeren Bedingungen die vielfach als qualitativ verschieden bezeichneten Gestaltungsprozesse bei niederen und höheren Pflanzen. Ich habe die Ansicht verteidigt, dass die äußeren Einflüsse auch zunächst quantitative Änderungen der inneren Bedingungen veranlassen, durch die dann die Stoffwechselprozesse in die für jeden Vorgang charakteristische Richtung gelenkt werden. Es handelt sich hierbei um eine der schwierigsten und wichtigsten Fragen, die von anderer Seite in entgegengesetztem Sinne beantwortet wird. Driesch hat mehrfach die Frage behandelt (z. B. 1901 S. 118; 1902 S. 915) und kommt zu einem anderen Resultat. Sobald Gestaltungsprozesse auch nur im geringsten qualitative Kennzeichen haben, dürfe man nach Driesch auch nicht bei Pflanzen an die Zulassung quantitativer Veränderung des Saftstromes als eines formativen Reizes denken. Driesch geht dabei von der Voraussetzung aus, dass die äußerlich verschiedenen Formbildungen qualitativ verschieden sein müssen. Aber gerade diese Voraussetzung ist unbewiesen und angreifbar.

Die Frage, wie weit die spezifischen Unterschiede der Arten auf verschiedener chemischer Beschaffenheit beruhen, will ich hier ganz bei Seite lassen. Ich beschränke mich auf die Gestaltungsvorgänge einer Spezies, die in allen wachstumsfähigen Zellen die gleiche spezifische Struktur besitzt. Es lag sehr nahe, die Unterschiede in der Form der Blätter, Stengel, Wurzeln, Blüten in chemischen Verschiedenheiten zu suchen, und nach dem Vorgange von Sachs haben sich zahlreiche andere Forscher, wie Herbst, Driesch, Goebel, ich selbst in gleichem Sinne ausgesprochen. Auf der anderen Seite hat Reinke (1899 und 1901) gegenüber den stofflichen Verschiedenheiten ein viel größeres Gewicht auf innere dynamische Kräfte, die Dominanten gelegt, die, aus der Konfiguration des Protoplasmas sich ergebend, die Energien lenken und richten. Jeder besonderen Form entspricht eine besondere Gestaltungsdominante; sie ist ein Ausdruck für völlig Unbekanntes und gewährt keinen Anhaltspunkt dem Problem überhaupt näher zu treten. An diese Lehre Reinke's sich anschließend, sucht Noll (1903) dem Begriff der Dominante einen bestimmteren physikalischen Charakter zu verleihen; ich werde weiter unten ausführlicher auf die Arbeit Noll's eingehen. Auch er berücksichtigt nicht das, worauf ich hier Gewicht legen möchte, den notwendigen Zusammenhang jeder Formbildung mit bestimmten äußeren und inneren Bedingungen.

Entscheidende Anhaltspunkte die Frage nach der Qualität bei Formbildungen zu beantworten, liefern uns die nicht lebenden Substanzen, die bei gleicher qualitativer Beschaffenheit eine große Mannigfaltigkeit von Formen darbieten. Schon in meinem letzten Werk betonte ich (1903 S. 17), dass das Problem der Form ein ganz allgemeines Problem der Naturwissenschaft ist, das nicht einseitig von der Biologie behandelt werden kann. Im letzten Grunde ist das Problem erkenntnistheoretischer Art und für uns unlösbar. Aber die eine Seite des Problems gehört der Naturwissenschaft an: die funktionelle Abhängigkeit aller Formbildungen von bestimmten erkennbaren Bedingungen, seien es nun die Formen eines einzelnen Elementes, oder einer komplexen Verbindung, seien es die Formen eines hochkomplizierten Systemes verschiedenartiger

Körper, wie sie in den Organismen vorliegen.

Der Begriff der Form schließt jede für uns bemerkbare Erscheinungsweise eines Körpers in sich, umfasst alle Aggregatzustände des gleichen Körpers, die man mit Ostwald (1902 S. 200) besser als "Formarten" bezeichnen könnte. Ein einfaches Element wie Schwefel erscheint fest, flüssig, gasförmig, der feste Schwefel in verschiedenen amorphen und kristallinischen Formen. Jede dieser Formen ist die notwendige Folge der Beziehungen der qualitativ gleichen Substanz zu bestimmten Quantitäten äußerer Bedingungen, Temperatur, Druck u. s. w. Die Berechtigung, die Formbildungen einer Spezies in entsprechender Weise aufzufassen, liegt in dem positiven Nachweis, dass auch sie notwendig von bestimmten Bedingungen abhängen. Bei den Pflanzen ist aber die Erforschung des Problems so ausserordentlich erschwert, weil jede Form zunächst der Ausdruck der herrschenden inneren Bedingungen ist, die noch so wenig bekannt sind. Die Möglichkeit der Erforschung liegt aber in der Abhängigkeit dieser inneren Bedingungen von bekannten äußeren. Außerdem fehlt bisher jeder positive Anhaltspunkt für den Nachweis wirklich spezifisch-qualitativer Unterschiede für die verschiedenen Formen der gleichen Spezies. Was wir von der Chemie der Pflanzen bisher wissen, zeigt uns wesentlich in allen Organen die gleichen Substanzen, nur in wechselnden Mengenverhältnissen.

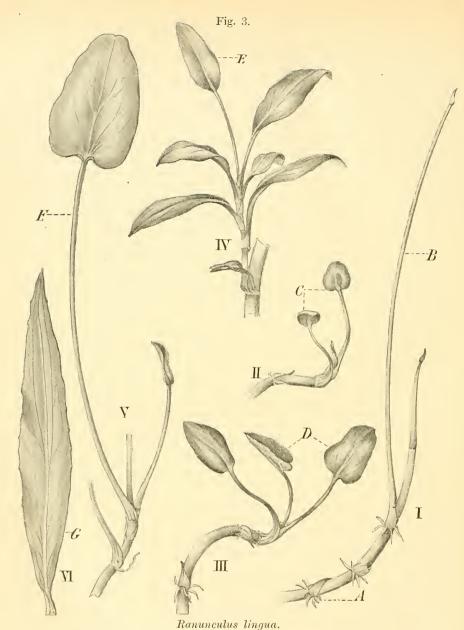
Gegenüber polymorphen, nicht lebenden Substanzen zeichnen sich die Organismen durch eine sehr viel größere Formenmannigfaltigkeit aus. Die ersten Keime eines Verständnisses dafür finden sich in den neueren Forschungen über die Formart der die Zelle zusammensetzenden wesentlichen Substanzen, Forschungen, die in der Botanik zuerst durch Berthold (1886) begonnen, die in der Tierphysiologie durch Bütschli (1892), Rhumbler (1898), Bernstein (1900 und 1904) u. s. w, nach verschiedenen Seiten gefördert worden sind. Aus der Voraussetzung des mehr oder weniger flüssigen Zustandes des Protoplasmas und aus den für flüssige Substanzen geltenden Gesetzen der Oberflächenspannung lassen sich

einfache Formveränderungen (Berthold 1886, Bütschli 1892) kompliziertere Änderungen bei amoeboider Bewegung (Bütschli; Rhumbler 1898), selbst die Muskelkontraktionen (Bernstein 1901) dem Verständnis näher bringen. Für die Frage der Formbildung liegt der entscheidende Charakter der wesentlichen Zellsubstanzen in ihrer kolloidalen Beschaffenheit, durch die die Möglichkeit eines sehr wechselnden Wassergehaltes, damit mannigfacher Übergänge zwischen fest und flüssig gegeben ist, so dass zugleich die Formen dieser kolloidalen Substanzen nach außen relativ scharf begrenzt sein können. Die Formbildungen der aus solchen Substanzen zusammengesetzten Pflanzen hängen zum Teil direkt von dem Verhältnis ihrer Oberflächenspannungen zum Außenmedium ab. aber noch viel entscheidender sind die inneren Stoffwechselprozesse, durch die dieses Verhältnis reguliert wird. Wir können diese Verhältnisse willkürlich mit Hülfe äußerer Einflüsse verändern, damit die Formbildungen der Pflanzen beherrschen; wir können sie in mannigfachster Weise umgestalten, sogar neue in der freien Natur nicht oder selten vorkommende Formen herstellen, soweit es die in der spezifischen Struktur vorhandenen Potenzen gestatten.

Diese Bemerkungen sollen nur dazu dienen die Berechtigung der Ansicht zu stützen, dass die Formbildungen einer Spezies bei wesentlich gleicher Qualität der sie zusammensetzenden Substanzen durch quantitative Änderungen äußerer Faktoren zustande kommen. Selbstverständlich kann es sich nur um einen Versuch handeln von einem solchen Standpunkt aus die Formbildung zu betrachten.

Ich will als Beispiel die verschiedenen Blattformen einer Spezies nehmen. Die Vielgestaltigkeit der Blätter ist seit lange bei Wasserund Sumpfpflanzen bekannt, und die Arbeiten von Askenasy. Goebel, Costantin u. a. haben unsere Kenntnisse sehr erweitert; ich verweise auf die zusammenfassende Darstellung von Goebel (1893), andererseits von Henslow (1895). Besonders spielt die Änderung des Mediums die Hauptrolle, und Pflanzen wie Polugonum amphibium reagieren mit großer Präzision auf den Wechsel, wie die neueste Darstellung bei Massart (1902) zeigt. Für die folgenden Betrachtungen will ich von einem Beispiel ausgehen, das sehr deutlich den Satz illustriert: "jede Formbildung ist das notwendige Resultat des Zusammenwirkens der Fähigkeiten der spezifischen Struktur mit den inneren Bedingungen, die selbst wieder von äußeren abhängen." (Klebs 1903 S. 63.) Es handelt sich um die Sumpfpflanze Ranunculus lingua. Die Stengel erscheinen in zwei Formen, als aufrechte Laubtriebe und als in der Erde kriechende Rhizomtriebe.

Das ausläuferartige Rhizom entwickelt drei Blattformen, die man als Grenzformen bezeichnen kann und die sich durch verschiedene Ausbildung der drei Teile, Blattscheide, Blattstiel und Spreite



I Ein Rhizomstück dunkel und feucht kultiviert. A ein Niederblatt, B ein junges Niederblatt mit sehr langem Stiel und kleiner Spreite.

II Ein Rhizomstück im blauen Gewächshaus vom 8. August bis 9. September 1903.
C die kurz gestielten Blätter mit rundlicher Spreite.
III Ein Rhizomstück im roten Gewächshaus vom 8. August bis 9. September 1903.

D die gestielten Blätter mit mehr länglich ovaler Spreite.

IV Ein Laubtrieb im roten Gewächshaus seit Juni bis 9. September entstanden. Die ersten Blätter noch wenig gestielt, ähnlich den typischen Laubblättern; allmähliche Zunahme des Stieles mit schärfer hervortretender ovaler Spreite in E.

V Ein Rhizomtrieb unter Wasser gewachsen, gez. Dez. 1903. F typisches Wasserblatt. VI Ein typisches Laubblatt des orthotropen Triebes. Alle Figuren um  $^4/_5$  verkleinert.

unterscheiden. Die eine Grenzform stellt das Niederblatt (Fig. 1 A) vor, eine kleine weißliche Scheide; es entsteht an dem Rhizom, wenn es in direkter Verbindung mit dem beleuchteten Laubtrieb. selbst aber im Dunkeln in feuchter Erde lebt. Die zweite Grenzform besteht aus einer kurzen Scheide, einem sehr langen dünnen Stiel und einer ganz kleinen Spreite (Fig. 1B). Sie entsteht, wenn man das Rhizom für sich im Dunkeln in ganz feuchter Luft wachsen lässt. Die dritte Grenzform (Fig. V F) besteht aus einer kurzen Scheide, einem längeren dünnen Stiel und einer breitovalen, am Grunde herzförmigen Spreite. Es sind die seit lange bekannten Wasserblätter der Pflanze, die bei Kultur des Rhizoms unter Wasser entstehen und bei mäßigem Licht besonders in Winterkulturen am größesten werden. Die wesentlichen Faktoren, die darüber entscheiden, welche von diesen Grenzformen sich aus den jungen Blattanlagen am Scheitel des Rhizoms entwickeln, sind die verschiedenen Intensitätsgrade von Licht und Feuchtigkeit. Ebenso wie man sich alle möglichen Zwischenstufen dieser Grenzformen ausdenken kann, ebenso vermag man sie praktisch zu verwirklichen. ie nach der Intensität und Kombination dieser Faktoren, die teils direkt auf das Rhizom, teils indirekt durch Beeinflussung des Laubtriebes wirken. Nur ein paar Beispiele will ich in den Figuren II und III geben. Die Blätter C bei Fig. II sind an einem Rhizomstück entstanden, das seit August in blauem Licht (s. S. 547) bei schwacher Ernährung und mäßig feuchter Luft bis September gewachsen ist. Die Pflanze in Fig. III mit der Blattform D ist in der gleichen Zeit im roten Gewächshaus entstanden.

Nun kann ich eine neue Serie von Zwischenformen erhalten, wenn ich die jungen Blattanlagen des Rhizoms unter gewissen Bedingungen z. B. im Dunkeln etwas entwickeln lasse und dann verschiedenen Kombinationen von Licht und Feuchtigkeit aussetze. Die sehr lang gestielten Dunkelblätter können dann wieder verschiedene Spreitenformen erhalten und neue Gesamtformen darstellen. (Schluss folgt.)

## Über die Funktion der Füsschen bei den Schlangensternen.

Von Hj. Östergren, Upsala.

Nach den einstimmigen Aussagen verschiedener Verfasser sollen die Füßchen der Schlangensterne ohne, oder beinahe ohne jede Bedeutung für die Ortsveränderung sein und besonders soll ihnen die Ansaugungsfähigkeit vollständig abgehen. Zuweilen will man ihnen sogar nicht den Namen Füßchen beilegen, sondern sie als Tentakel bezeichnen.

## **ZOBODAT - www.zobodat.at**

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: 24

Autor(en)/Author(s): Klebs Georg Albrecht

Artikel/Article: Über Probleme der Entwickelung. 545-559