

Will man durchaus an dem kaum zutreffenden Worte „Neovitalismus“ festhalten, so bezeichnet dasselbe eine moderne Richtung in der Biologie, die im Gegensatz zu den älteren dogmatischen Richtungen als eine kritische und fragende zu bezeichnen ist. Der Neovitalismus sucht sich von den dogmatischen Vorurteilen der älteren Richtungen frei zu halten, weil er in solchen Vorurteilen eine Gefahr für den Fortschritt und die ungehemmte Entwicklung der Wissenschaft erblickt. Klar ungeschriebene, auf Erfahrung gegründete Voraussetzungen, nicht aber blindes Vorurteil können der Wissenschaft Nutzen gewähren.

Der alte Vitalismus war dogmatisch, nach seiner Auffassung sollte eine unklare Lebenskraft alles verrichten innerhalb der Organismen. Der sogenannte „Mechanismus“ war nicht minder dogmatisch; nach ihm sollten mechanische (physiko-chemische) Kräfte ausreichen zur Erklärung, d. h. zur Beschreibung der Lebensvorgänge. Der Neovitalismus formuliert das Problem nicht: entweder Vitalismus oder Mechanismus, sondern er sagt: sowohl Mechanismus als auch Vitalismus; d. h. die mechanischen, kausalen Vorgänge in den Organismen werden zusammengehalten, um nicht zu sagen beherrscht von final wirkenden Kräften, die bis zu einem gewissen Grade den geistigen Kräften des Menschen vergleichbar sind. Aber auch in dieser Stellungnahme will der Neovitalismus nicht dogmatisch auftreten. Ihm sind in Anlehnung an Kant mechanische oder ätiologische, vitale und teleologische Erklärung nur gleichberechtigte Forschungs-Maximen, von denen wir keins bei unserer Analyse der Lebensvorgänge entbehren können; nichtsdestoweniger hoffen wir, dass wenigstens der Zukunft eine befriedigende Synthese beider Erklärungsarten gelingen möge.

Niemals wird man unter Erklärung etwas anderes als Beschreibung verstehen dürfen, und jede Beschreibung ist mehr oder weniger anthropomorph. Die Aufgabe der Biologie kann nur darin bestehen, in unseren Vorstellungen annähernd zutreffende Nachbilder der Lebensvorgänge zu gewinnen. Auch in der biologischen Wissenschaft wird die uralte Weisheit Gültigkeit behaupten, dass der Mensch das Maß aller Dinge ist. Eine andere Wissenschaft als eine mit den Gebrechen menschlicher Vorstellungen behaftete ist Utopie.

Über Probleme der Entwicklung.

Von Georg Klebs.

III.

(Schluss.)

Bis jetzt bin ich von dem Rhizom ausgegangen. Aber ebenso kann ich den Laubtrieb als Ausgangspunkt benutzen. Die Blätter

(Fig. VI) besitzen eine kurze Scheide, keinen Stiel, eine längliche, derbe, etwas am Rande gezackte Spreite. Die jungen Blattanlagen lassen sich durch Dunkelheit oder schwaches Licht und Feuchtigkeit zu einer Reihe von Formen umgestalten, die verschiedenartige Übergangsstadien zu den Grenzformen des Rhizoms darbieten. Die Blätter (Fig. IV), die aus einem Laubtrieb im roten Licht im Sommer entstanden sind, zeigen verschiedene Kombinationen von langer Spreite und deutlichem Stiel.

Wie früher (1903 S. 85) von mir angedeutet wurde, kann man die Spitze eines Laubtriebes im Herbst in ein Rhizom umwandeln. Die gleiche Metamorphose kann man an einer Seitenknospe oder einem bereits in Entwicklung begriffenen Spross erreichen, wenn man ihn im Sommer mit Wasser umgiebt. Daraus ergeben sich wieder neue Reihen von Blattformen, Übergangsformen zu den Wasserblättern oder Niederblättern. Die Menge der denkbaren und jedenfalls realisierbaren Formen ist damit noch lange nicht erschöpft. Aber es wird genügen, um zu zeigen, in welchem Maße eine junge Blattanlage ein plastisches Gebilde ist, dessen Form durch die Außenwelt bestimmt wird bei der einmal gegebenen spezifischen Struktur.

Jede der zahlreichen, nach Größe und Form wechselnden Blätter erreicht einen Gleichgewichtszustand durch Abschluss des Wachstums. Aber auch dieser Abschluss wird notwendig durch die Außenwelt mitbestimmt, ist niemals das alleinige Werk der sogen. Gestaltungsdominanten. Die Blattanlage eines Rhizoms kann ebenso in der Ausbildung des winzigen Scheidenblattes (Fig. I A) wie in der des Wasser- (Fig. V F) oder Dunkelblattes (Fig. I B) sein Ende erreichen. Dabei darf man gar nicht behaupten, dass diese Formen wirklich die Grenzen bedeuten — es werden schließlich Grenzen existieren, aber wir kennen sie noch nicht. Diese Betrachtungen und Erfahrungen lehren noch deutlicher wie meine früheren (1903 S. 145) Bemerkungen, dass für die Frage nach den Ursachen der Formbildung die Quetelet'schen Regeln keine Bedeutung haben, nach denen die Variation eines Organs aus inneren Gründen um einen Durchschnittswert schwanken soll. Man frage sich nun, ob irgend ein Anhaltspunkt vorliege für jede der zahlreichen Blattformen von *Ranunculus lingua* qualitativ verschiedene Stoffe anzunehmen, wie man in Konsequenz der Anschauungen von Sachs annehmen müsste. Man kann nicht sagen, es ist unmöglich, wohl aber betonen, es ist unbewiesen, und sehr unwahrscheinlich. Alle diese Blattformen bestehen auch anatomisch aus den gleichen Gewebeelementen, sie unterscheiden sich nur in quantitativer Beziehung, d. h. der Zahl, Anordnung der Zellen, dem Ausbildungsgrade ihrer Bestandteile. Diese quantitativen Unterschiede sind das Resultat der quantitativ verschie-

denen Einwirkungen der äußeren Lebensbedingungen. Wie diese wirken, welcher Zusammenhang zwischen ihnen und den inneren Bedingungen besteht, ist völlig unbekannt. Aber im Grunde ist auch das Problem bei polymorphen, nicht lebenden Substanzen ebenso ungelöst. Wir können nur die tatsächlichen Beziehungen jeder Form, z. B. des Schwefels, zur Außenwelt feststellen ohne jede Einsicht, warum es so sein muss.

Die Überlegungen betreffend die verschiedenen Blattformen einer Spezies lassen sich mit gleichem Recht auf die verschiedenen Sprossformen übertragen. Die Laubtriebe und Rhizome von *Ranunculus lingua* sind nicht qualitativ verschieden; sie unterscheiden sich in ihren Beziehungen zu den Quantitäten äußerer Bedingungen, durch ein verschiedenes Verhältnis zu Licht und Feuchtigkeit. Sie lassen sich ohne Schwierigkeit ineinander umwandeln. Ich erinnere auch an die wichtigen Untersuchungen Vöchting's (1902), bei welchen nur durch die Höhe der Temperatur bestimmt wird, ob aus den gleichen Knospen der Kartoffelknollen Stolonen oder Laubtriebe entwickelt werden. Diese Umwandlungsfähigkeit der Sprossform kommt zahlreichen Pflanzen zu, wie eigene Untersuchungen an *Epilobium*, *Lysimachia* (1903 S. 81), an *Mentha*, *Sagittaria* u. s. w. beweisen.

Dagegen sind wir bisher auf bloße Vermutungen angewiesen, wenn wir die Unterschiede von Organen bezeichnen wollen, die ganz verschiedenen Kategorien angehören, wie Stengel und Blätter, Stengel und Wurzeln u. dergl. Es fehlen hier die grundlegenden Untersuchungen, wenn man sich auch berufen kann auf die teratologischen Fälle gegenseitiger Umwandlung, ferner auf die Tatsache, dass aus Blättern wie Wurzeln die ganze Pflanze hervorgehen kann. Ich will auf die Frage, wie weit es möglich ist, die Differenzen solcher Organe auf quantitative Unterschiede bei gleicher chemischer Grundbeschaffenheit zurückzuführen, an dieser Stelle nicht weiter eingehen.

Meine Anschauungen werden vielleicht noch klarer hervortreten, wenn ich sie mit denen Noll's vergleiche, die er in seiner interessanten und anregenden Arbeit in dieser Zeitschrift (1903) veröffentlicht hat. In gewissen Beziehungen stehen wir auf gemeinsamem Boden, in anderen vertreten wir entgegengesetzte Standpunkte.

Noll geht von ähnlichen Voraussetzungen aus, wie sie Reinke in seiner Lehre von den Dominanten vertreten hat. Noll (l. c. S. 296) weist mit Recht auf die große Überschätzung hin, die in der Annahme stofflicher Verschiedenheiten für die Erklärung formaler Lebensvorgänge liegt. Bei großer Verschiedenheit der stofflichen Grundlage können gleiche Formen entstehen, ebenso bei gleicher stofflicher Beschaffenheit große morphologische und physiologische

Verschiedenheiten. Lässt man auch hier die Verschiedenheit der Spezies bei Seite, so fragt es sich, worauf bei der gleichen Spezies die tatsächlichen Unterschiede der Formen beruhen. Nach Reinke, dem Noll hierin folgt, liegt der Unterschied in den verschiedenen „Dominanten“, Kräfte zweiter Hand, die nicht Energien im physikalischen Sinne sind, sondern Einrichtungen, welche die entwickelte oder von außen aufgenommene Energie in gewisse Bahnen lenken und so zu bestimmten Leistungen zwingen.

Für denjenigen, welcher, solange es angeht, das Leben auf chemisch-physikalischer Grundlage zu verstehen strebt, gibt es bei Anerkennung gleicher stofflicher Zusammensetzung der Formen nur die andere Alternative, dass die Unterschiede quantitativer Natur sind. Befreien wir die Dominanten von ihrem teleologischen Gewande, das bei Reinke eine Hauptrolle spielt, so bedeutet Dominante in der üblichen Sprache nichts anderes als die physikalische Beschaffenheit und Anordnung der die Zelle zusammensetzenden Substanzen. Wenn ich Substanzgemische habe, die ein reversibles dynamisches Gleichgewicht vorstellen, so wird die Richtung der stattfindenden Prozesse durch die Konzentrationsverhältnisse, durch Temperatur u. s. w. bestimmt; das wären dann die Dominanten solcher Systeme. Der Ausdruck Dominante gibt uns über die die Richtung irgend welcher Vorgänge bestimmenden physikalischen Verhältnisse doch keinen Aufschluss, sondern verdeckt nur die prinzipiell wichtige Auffassung. Es hätte nun ebensowenig Berechtigung zu sagen, dass das Leben auf den Eigenschaften der Eiweißstoffe, Kohlehydrate u. s. w. beruhe, wie dass das Leben sich aus der besonderen physikalischen Struktur ergebe. Denn beides muss überall notwendig zusammenwirken. Wenn ich daher auf die Bedeutung der quantitativen Verteilung der Stoffe, auf ihren kolloidalen Charakter etc. hingewiesen habe, so möchte ich durchaus nicht diese Bedeutung einseitig übertreiben, wie es die Dominantenlehre tut. Ich meine nur, dass die quantitativen Änderungen der Außenwelt gewisse Verhältnisse in den Zellen quantitativ verändern, so dass die verschiedenen chemischen Prozesse in anderer Intensität oder anderen Richtungen verlaufen und dadurch das bestimmte Resultat herbeiführen.

Bei den weiteren Betrachtungen (S. 328 u. s. f.) geht Noll von der These aus, dass die peripherische Schicht des Protoplasmas der eigentliche und ausschließliche Sitz der „Gestaltungsdominanten“ sei. Er beruft sich auf die direkten Beobachtungen an Siphoneen, bei denen die Hautschicht in Ruhe ist, während das übrige Plasma sich in langsamer ständiger Bewegung befindet. Noll nimmt an, dass auch bei den Zellen der Phanerogamen das gleiche Verhältnis besteht. Für unsere Fragen wesentlicher ist der Versuch Noll's, die Gestaltungsdominanten physikalisch begreiflicher zu machen,

indem er sie im Hinblick auf die neueren Untersuchungen von Berthold, Bütschli u. s. w. auf Oberflächenspannungen der Hautschicht zurückführt.

Die Oberflächenkräfte variieren, wie Noll (1903 S. 403) sagt, nicht nur mit der jeweiligen Gestalt, sondern bei gleicher Form auch mit der absoluten Größe, so dass alle Form- und Größenverhältnisse eines solchen Organismus in bestimmten Oberflächenspannungen zum Ausdruck kommen müssen, die man als morphostatische Oberflächenspannungen oder kurz als Formspannungen bezeichnen kann. Die Hautschicht „empfindet“ die vorhandenen Oberflächenspannungen. Diese Formempfindung, die Morphoästhesie, wirkt als Formreiz, und dieser kann verschiedenartige Auslösungen herbeiführen. So empfindet eine gekrümmte Wurzel, dass sie eine andere Form angenommen hat, und die Hautschicht reagiert so, dass die neu entstehenden Seitenwurzeln nur auf der konvexen Seite hervortreten.

Gehen wir von diesem Beispiel aus, so könnte man sich denken, dass durch die mechanische Krümmung die Konkavseite eine andere Oberflächenspannung erhält als die Konvexseite. Es würde sich nun fragen, ob diese Differenz den Grund für das verschiedene Verhalten der beiden Seiten abgäbe, ob die Zugspannung auf der Konvexseite den Reiz für die Neubildung lieferte. Das wäre eine bestimmte Frage — es würde darauf ankommen, sie experimentell zu prüfen. Irgendeine logische Notwendigkeit, ohne Prüfung die Annahme einfach als die einzig mögliche anzuerkennen, liegt nicht im geringsten vor, da ein weites Reich anderer Möglichkeiten denkbar ist. Mit dem gleichen Recht könnte man doch annehmen, dass durch die Dehnung der Zellen auf der Konvexseite eine Steigerung des Wasserzuflusses gegenüber den gedrückten Zellen der Konkavseite eintritt, infolgedessen dann die Neubildungen eher auf der Konvexseite erscheinen.

Neubildungen, die auf einer Seite eines zylindrischen Organs entstehen, entsprechend wie bei der gekrümmten Wurzel, lassen sich bei anderen Pflanzen ohne mechanische Krümmung erhalten. So hat Sachs (1887 S. 53-4) die einseitige Entstehung von Seitenzweigen an Moosprotonema durch einseitig wirkendes Licht beobachtet; ich (1896 S. 402) habe auf die gleiche Weise die einseitige Zweigbildung aus jeder Zelle eines *Stigeoclonium*-Fadens festgestellt. *Mucor*-Fäden, die einseitig ernährt werden, verzweigen sich sehr viel lebhafter an der betreffenden Seite. In allen diesen Fällen ist es nicht bloß möglich, sondern sehr wahrscheinlich, dass die einseitige Ernährung die einseitigen Neubildungen veranlasst hat. Die damit verbundenen Änderungen der Oberflächenspannungen sind dann sekundär durch die inneren Prozesse bewirkt. Ein solcher Moos- oder Algenfaden kann doch nicht primär eine Form

empfinden, die noch gar nicht da ist und nur von den zufällig vorhandenen äußeren Bedingungen abhängt.

In der Tat scheint aber Noll eine solche Annahme zu machen, indem er alle Möglichkeiten der Formbildungen als Formempfindungen schon stets als vorhanden voraussetzt. Da er der Hautschicht neben Formempfindung und Formreizen noch eine Selbstregulation zuschreibt, durch die die Erreichung der endgültigen Form erstrebt wird, kommt er (l. c. S. 409) zu dem nach seiner Meinung „methodisch außerordentlich wichtigen“ Schritte, die definitive Gestalt des fertigen Organismus oder Organs (bezw. die dabei herrschenden speziellen Spannungszustände) gewissermaßen als Faktor in die Entwicklungsvorgänge in dem Sinne einzuführen, wie etwa die Richtung der Schwerkraft und des Lichtes in die heliotropischen und geotropischen Bewegungsvorgänge.

Nehme ich ein junges Rhizomblatt von *Ranunculus lingua*, so soll also in der Hautschicht etwas vorhanden sein, das die künftige Endform voraus empfindet und bei ihrer Erreichung mitwirkt. Hier haben wir doch nichts anderes als das alte teleologische Prinzip des Aristoteles, nach welchem das zukünftige Ganze von Anfang an vorhanden und das Werden bis zum Endziele beherrscht. Nun lehren doch unzweifelhaft die Tatsachen, dass in dem jungen undifferenzierten Blatt nicht ein zukünftiges Ganzes existieren kann; es ergeben sich aus der inneren Struktur die Möglichkeiten von einer Unmenge verschiedener Ganze. Selbst wenn man die Morphoästhesie als leitendes Prinzip annehmen wollte, so würde es dem jungen Blatt für sein endgültiges Schicksal nichts helfen, weil dieses wesentlich mitbestimmt wird durch die zufällig vorhandenen, für die Blattanlage äußeren Bedingungen.

Schon bei dem Lesen der früheren Arbeiten Noll's, in denen von Oberflächenkräften noch keine Rede war, drängte sich mir die Überzeugung auf, dass die Morphoästhesie nur ein anderer Ausdruck für ein teleologisches Prinzip sei. Noll (l. c. S. 426) wirft mir vor ihm missverstanden zu haben, er polemisiert sogar direkt gegen die Anschauungen von Driesch. Dann ist die Ausdrucksweise von Noll schuld daran, dass die Annahme eines inneren Widerspruches gerechtfertigt erscheint. Denn Driesch selbst (1903 S. 732) hat in dieser Zeitschrift deutlich gezeigt, dass Noll im wesentlichen die Anschauungen von Driesch vertritt, nur mit anderen Worten.

Hält man sich an den nicht missverständlichen, physikalischen Teil der Ausführungen von Noll, so wird man ihm zustimmen, dass mit jeder Formveränderung auch irgendeine Änderung in dem Zustand der äußersten Schicht des Protoplasmas verbunden ist: Aber daraus ergibt sich noch nicht, von welcher Stelle aus und mit welchen Mitteln die Formbildung herbeigeführt wird. Ände-

rungen der Imbibition, des kolloiden Protoplasmas, des osmotischen Druckes des Zellsaftes, der mannigfaltigen chemischen Prozesse könnten die ersten Schritte für die Formbildung einleiten und dann sekundär auch die äußerste Schicht des Protoplasmas in Mitleidenschaft ziehen. Auf der anderen Seite schränkt Noll die Mitwirkung der Oberflächenspannungen zu sehr ein, wenn er sie nur für die Gestaltungsprozesse in Anspruch nimmt, dagegen nicht für die durch Licht und Schwerkraft bedingten Richtungsbewegungen. Bei jeder heliotropischen etc. Krümmung müssen wie bei einer komplizierteren Formveränderung die Oberflächenkräfte verändert werden. Wenn hier indirekt durch innere Änderungen infolge des Lichtreizes die mit der Krümmung verbundenen Änderungen der Oberflächenspannungen eintreten können, so kann das ebenso für zahlreiche Fälle von Formneubildungen gelten. Entscheiden lässt sich überhaupt in diesen Fragen nichts, ebensowenig wie in solchen, die die morphogenen Prozesse im Zellinnern betreffen, und die von Noll nicht berücksichtigt werden. Jede Bildung eines Stärkekorns am Chlorphyllkörper ist ein morphogener Vorgang, eine Fülle von Formänderungen tritt uns bei der Teilung des Zellkernes entgegen. Auch hier müssen Oberflächenkräfte und zwar unabhängig von der Hautschicht, eine Rolle spielen, aber wir wissen nicht, in welchem Zusammenhange mit anderen chemischen und physikalischen Änderungen.

Ein Hauptbedenken gegen die Einführung des Noll'schen Begriffes der Morphoästhesie liegt in seiner großen Unbestimmtheit. Früher (z. B. 1900 S. 408) hat Noll ganz heterogene Formbildungen, wie die Stellung der Neubildungen an gekrümmten Organen, die Exotrophie, die Regenerationserscheinungen u. s. w. unter den Begriff der Morphoästhesie zusammengefasst. Gemeinsam ist allen diesen Vorgängen, dass ein engerer Zusammenhang mit äußeren Reizen bisher nicht bekannt ist. Jetzt in der neuesten allgemeinen Fassung des Begriffes fallen alle Vorgänge unter den allgemeinen Begriff der Formbildung überhaupt; ein näheres Kennzeichen für die Morphoästhesie fehlt nach den vorhergehenden Darlegungen, da Änderungen von Oberflächenspannungen überallvorkommen.

Jede Formbildung ist das Resultat innerer Vorgänge in den Zellen, und die verschiedenartigsten chemischen und physikalischen Veränderungen können dabei wirksam sein. Es ist berechtigt bald diesen bald jenen Faktor vermutungsweise herauszugreifen, um zu versuchen, wie weit man mit ihm für die Erklärung auskommen kann. Die sicherste Methode, um später wirkliche Einsichten zu gewinnen, wird immer darin bestehen, die inneren Vorgänge in ihrer Abhängigkeit von bekannten äußeren Bedingungen zu erkennen und damit die Formbildungen der Pflanzen trotz der ungemein komplizierten Beschaffenheit schließlich doch so beherrschen zu

lernen, wie es bei den einfachen Formbildungen lebloser Körper möglich ist.

Literatur.

- Bernstein, J. Chemotropische Bewegung eines Quecksilbertropfens. Arch. f. Phys. Bd. 80, 1900.
- Die Kräfte der Bewegung in der lebenden Substanz. Naturw. Wochenschrift 1901.
- Berthold, G. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.
- Bütschli, O. Untersuchungen über mikroskopische Schäume. Leipzig 1892.
- Driesch, H. Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.
- Neue Antworten und neue Fragen der Entwicklungsphysiologie. Ergebn. Anat. u. Entw. Bd. XI, 1901.
- Kritisches und Polemisches IV, Biolog. Centralbl. XXIII, 1903.
- Goebel, K. Pflanzenbiologische Schilderungen II, Marburg 1893.
- Henslow, G. The origin of plant-structures by self-adaptation to the environment, London 1895.
- Klebs, G. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
- Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
- Massart, L'accomodation individuelle chez *Polygonum amphibium*. Bull. Jard. bot., Bruxelles 1902.
- Noll, F. Über den bestimmenden Einfluss von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landw. Jahrb. 1900.
- Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biol. Centralbl. XXIII, 1903.
- Ostwald, W. Vorlesungen über Naturphilosophie. Leipzig 1902.
- Reinke, J. Über *Caulerpa*. Ein Beitrag zur Biologie der Meeresorganismen. Kiel 1899.
- Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin 1901.
- Rhumbler, L. Physikalische Analyse der Lebenserscheinungen der Zelle, I. Arch. f. Entwickelungsmech. VII, 1898.
- Sachs, J. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. Leipzig 1887.
- Vöchting, H. Über die Keimung der Kartoffelknolle. Bot. Zeitg. 1902.

6. Über den Entstehungsort von Gestaltungsprozessen.

In den vorhergehenden Betrachtungen ist die wichtige Frage nicht näher berührt worden, welche Bedingungen den Ort eines Gestaltungsprozesses bestimmen. Diese Frage ist in ihrer großen Bedeutung für die Tierphysiologie von Driesch erkannt und von ihm wiederholt (1899, 1901) behandelt worden; sie ist sogar der Ausgangspunkt für seine Ansicht von der Autonomie des Lebens geworden. Bei denjenigen Pflanzen, bei denen es überhaupt heute möglich ist experimentell einzugreifen, liegt nach meiner Meinung ein zwingender Grund für die Anschauungen von Driesch nicht vor.

Bei den Blütenpflanzen ist der Vegetationspunkt die Stelle, an der Blätter, Sprosse, Blüten entstehen, während andererseits auch die Basis des Hauptstengels fähig ist, Wurzeln oder besondere Sprossformen zu bilden. Die Ursachen sind, wie man zu sagen pflegt, „innere“, d. h. zunächst völlig unbekannt. Aber für gewisse Fälle besteht auch heute schon die Möglichkeit der Frage

nachzugehen, dann nämlich, wenn infolge von Abtrennungen oder Verletzungen die Entfaltung schlummernder Anlagen oder die Neubildung von Organen beobachtet werden kann. Durch die bekannten Untersuchungen Vöchting's (1878) ist eine innere Bedingung festgestellt worden, die sogen. Polarität, die als eine „erblich fixierte“ Eigenschaft bewirkt, dass an irgend einem Stengelstück das apikale Ende zur Bildung von Sprossen, das basale Ende zu der von Wurzeln geneigt ist. Das viel besprochene Problem interessiert hier besonders durch die Frage, welche Bedeutung der Polarität tatsächlich für den Entstehungsort in bestimmten Fällen zukomme (1901 S. 187).

Pfeffer hob hervor, dass an dem Vegetationspunkt keine inhärente Polarität bestehen könne, sondern dass mit der Differenzierung unter dem Einfluss des schon Bestehenden eine gewisse Polarität fixiert werde. Ich stimme mit Pfeffer im wesentlichen überein, nur möchte ich es anders formulieren. In der spezifischen Struktur liegt an und für sich irgendeine Polarität nicht begründet. Sie entsteht infolge der Entwicklung der Pflanze, die vom ersten Moment ab stets unter dem Einfluss einseitig wirkender Kräfte vor sich geht. Schon die befruchtete Eizelle im Embryosack wird durch die von der Mutterpflanze ausgehenden Ernährungsverhältnisse polarisiert. Wenn Fitting (1903 S. 363) neuerdings die Polarität sogar als eine „Grundeigenschaft der lebenden Substanz“ allerdings nur bei höheren Pflanzen bezeichnet, so steht diese Bezeichnung mit der Tatsache in Widerspruch, dass der Einfluss der Polarität in bestimmten Fällen so sicher und leicht zu beseitigen ist.

Bei den niedersten Pflanzen, den einzelligen Algen, selbst mehrzelligen Formen wie *Spirogyra*, *Hormidium* fehlt jede Spur einer Polarität. Wir wissen nicht, aus welchen Gründen bei höher differenzierten Algen die Polarität ausgebildet worden ist. Aber es ist berechtigt anzunehmen, dass die in bestimmten Richtungen wirkenden äußeren Kräfte dafür wesentlich gewesen sind. Sehr anschaulich tritt die tatsächliche Abhängigkeit der Polarität von äußeren Einflüssen bei gewissen Algen hervor. In einer Basler Arbeit hat Borge (1894) nachgewiesen, dass gewisse *Spirogyra*-Arten (besonders *fluriatilis*) im stande sind, an den zufällig vorhandenen Endzellen Rhizoiden zu bilden, mit denen sich die Alge an Steinen im fließenden Wasser festsetzen kann. Jede Zelle ist befähigt zu einer solchen Basis des Fadens zu werden, sofern sie eine Endzelle wird und mit einem festen Körper in mechanischem Kontakt kommt. Aber das physiologisch sehr Merkwürdige liegt darin, dass der Einfluss des Kontaktes ersetzt werden kann durch Lösungen gewisser Substanzen wie Rohrzucker, Harnstoff, Albumin, dagegen nicht durch Salzlösungen. Vielleicht übt hier, wie ich annehme, die innere Reibung zäher Flüssigkeiten die Rolle des Reizes.

Bei diesen Algen existiert nur eine Basis, keine ausgesprochene Spitze. Eine höhere Form zeigt sich in den Fäden der *Vaucheria clarata*, die bei völlig ungestörter Entwicklung eine durch Rhizoidbildung ausgezeichnete Basis und eine fortwachsende Spitze hat. Geht man von Zoosporenkeimlingen aus, so hängt diese Polarität ganz von äußeren Bedingungen ab. Die Zoosporenkugel treibt nach entgegengesetzten Seiten je einen Keimschlauch; derjenige, welcher mit dem Substrat in Berührung kommt, wird ähnlich wie bei der *Spirogyra*-Art zur Rhizoidbildung angeregt (Borge l. c. S. 47), der andere wird zur Spitze. Bei Kontakt beider Keimschläuche mit festen Körpern können zunächst beide zur Basis werden.

Bei noch höher differenzierten Siphoneen ist die Basis, der Wurzelpol und die Spitze, der Stengelpol, noch schärfer ausgebildet. Aber wie Noll (1888) zuerst gezeigt und Winkler (1900) bestätigt hat, lässt sich die Umwandlung des Sprosspoles in einen Wurzelpol durch Schwächung der Lichtintensität herbeiführen, ebenso umgekehrt durch Steigerung des Lichtes die Umwandlung des Wurzelpoles in den Sprosspol. Bei den höheren Pflanzen muss man die durch die vorhergehende Entwicklung bedingte Polarität als gegeben annehmen; es ist noch eine ungelöste Frage, welche physiologischen Vorgänge durch die bestimmt gerichtete anatomische Struktur betroffen sind. Aber es handelt sich doch nur um quantitative Unterschiede, d. h. um mehr fördernde oder mehr hemmende Einwirkungen. Deshalb habe ich (1903 S. 112) die Folgerung gezogen, dass der Einfluss der Polarität stets irgendwie zu beseitigen sein müsste, indem man diesen inneren Förderungen oder Hemmungen durch äußere Faktoren entgegenwirkt.

Die Beobachtungen an abgeschnittenen Pflanzenteilen sind für die Frage nach den mit der Polarität verbundenen Unterschieden gewisser Lebensvorgänge sehr wichtig, betreffen aber nur die eine Seite des Problems. Auch an unverletzten Pflanzen zeigt sich ein Einfluss der Polarität, insofern z. B. an einem Stengel die Laubsprosse vorzugsweise am apikalen, die unterirdischen Ausläufer an den basalen Enden entstehen. Vöchting (1887 S. 22), der diese Beziehungen festgestellt hat, bezeichnet diese Eigenschaft der Stengel mit einem Ausdruck von Pfeffer als Verticibasalität.

Nun existiert kein wirklicher Gegensatz zwischen dem Verhalten abgeschnittener und unverletzter Pflanzen. Nach meiner Auffassung (1903 S. 109) stellen die auf Grund von Verletzungen veranlassten Entfaltungen oder Neubildungen von Organen keine spezifische Reaktion der Pflanze vor. Durch die Abtrennung in Verbindung mit der weiteren Kulturmethode werden gerade diejenigen Bedingungen geschaffen, die an und für sich unter allen Umständen den betreffenden Bildungsprozess herbeiführen. Es hängt nur von dem Stande unserer Kenntnis ab, ob es möglich ist, in diesem oder

jenem Falle die inneren Bedingungen mit Hilfe der äußeren so zu verändern, dass die Organbildung an den verschiedenen Orten eines Stengels hervorgerufen wird. So lässt sich bei Weidenästen die Entfaltung und Neubildung von Wurzeln an allen Orten des Stengels veranlassen unabhängig von jeder Verletzung und dem Einfluss der Polarität.

Goebel hat in seiner neuesten Arbeit (1904 S. 115) über Regeneration meiner Auffassung entgegengehalten, dass sie einerseits zu viel, andererseits zu wenig ausdrücke. Sie soll nicht betonen, „dass die Bedingungen sind: einerseits die Aufhebung einer durch den Verband mit anderen Organen erfolgenden Hemmung, andererseits das Vorhandensein bestimmter äußerer Faktoren. Die letzteren sind bei einer *Utricularia exoleta*, die alle ihre Vegetationspunkte noch hat, dieselben wie bei einer anderen, welcher die Vegetationspunkte genommen wurden. Die erstere hat keine blattbürtigen Adventivsprosse, die letztere bringt sie hervor“. Dieser Einwurf trifft aber gar nicht meinen Satz, weil ein prinzipieller Gegensatz zwischen direkten äußeren Einflüssen und durch andere Organe vermittelten, korrelativen Wirkungen für ihn nicht existiert; mein Satz schließt eben beides ein und kann daher gar nicht zu wenig sagen.

Ich gehe davon aus, dass jede Neubildung auf einem bestimmten Komplex innerer Bedingungen beruht. Nun kommt es darauf an, die vorhandenen Bedingungen in einem Blatt so durch irgend welche Einflüsse zu verändern, dass die Neubildung erfolgt. Wenn bisher bei der von Goebel untersuchten *Utricularia* dies nur dadurch geschieht, dass die Vegetationsspitzen abgeschnitten werden, so beweist das nicht, dass man nicht durch besondere Kombinationen äußerer Einflüsse das Gleiche ohne Verletzung erreichen könnte. Nehmen wir einmal willkürlich an, dass die Blätter von *Utricularia* erst dann Adventivknospen treiben, wenn eine gewisse Ansammlung organischer Substanzen in ihnen stattfände, so würde durch Entfernung der Vegetationspunkte der von den Blättern ausgehende Nahrungsstrom eingeschränkt werden; die Stoffe bleiben in größerer Menge in den Blättern und regen zur Knospenbildung an. Nun wäre es sehr denkbar, dass die gleiche Ansammlung auch ohne Verletzung erreicht werden könnte, z. B. durch lokalisierte Steigerung der Ernährung oder durch Einschränkung des Stengelwachstums u. s. w. Ob es nun möglich ist, in diesem speziellen Falle oder in anderen sofort ein positives Resultat zu erlangen, kann man nicht vorher sagen; negative Resultate lassen zum mindesten die Frage unentschieden, beweisen aber gegen die theoretische Richtigkeit des Satzes wenig. Gewiss sagt in dieser Beziehung der Satz zu viel; er soll vor allem dazu anregen, die Regenerationserscheinungen, die man auch heute gern als zweck-

mäßig wirkende Ergänzungen eines gestörten oder verletzten Ganzen auffasst, von einem ganz anderen Standpunkt aus zu untersuchen.

Aus meinen theoretischen Darlegungen ergibt sich aber noch ein anderer wichtiger Gesichtspunkt, der bei den bisherigen Untersuchungen über Regeneration nicht berücksichtigt worden ist. Für solche Versuche nimmt man z. B. Blätter einer Pflanze und sieht nach, ob sie in feuchter Luft u. s. f. Sprosse bilden. Das Resultat wird bestimmt einmal durch die spezifische Struktur, zweitens durch die äußeren Bedingungen des Versuchs, drittens durch den jeweiligen Zustand des Blattes, d. h. dem gerade vorhandenen Komplex innerer Bedingungen. Diese sind nach meiner Auffassung variabel, sie sind verschieden je nach der vorhergehenden Kulturmethode. Daher müsste man versuchen, die Pflanze samt ihren Blättern verschiedenen, aber für jeden Versuch konstanten Kombinationen äußerer Bedingungen auszusetzen. Dadurch würden die Blätter andere innere Bedingungen erhalten und könnten nach dem Abschneiden auch anders reagieren.

Der von mir aufgestellte Satz, dass die Regeneration in Form von Ersatzbildungen keine spezifische Reaktion darstellt, stützt sich nicht bloß auf die erfolgreichen Versuche mit Weiden etc., sondern nicht minder auf meine Erfahrungen über die Metamorphose von Organen, bei welcher die gleichen Fragen uns entgegen treten. Der Gebrauch abgeschnittener Teile, der Stecklinge, ist unzweifelhaft für solche Versuche oft die bequemste Methode, aber, wie ich hervorhob, z. B. für die Metamorphose der Infloreszenzen von *Veronica chamaedrys* nicht notwendig. Selbst die viel schwieriger herbeizuführende Metamorphose von Blütenständen der *Ajuga reptans* konnte ich in letzter Zeit ohne jede Verletzung erhalten. Die verschiedenen Metamorphosen bei *Sempervivum*-Arten wurden fast sämtlich ohne Verwundungen gewonnen.

Bei den unverletzten Pflanzen hängt, wie vorhin bemerkt, der Ort der Neubildung in einem gewissen Grade von der polaren Differenzierung ab. Nach meinen Darlegungen bedingt die Polarität nur Hemmungen bzw. Förderungen gewisser physiologischer Prozesse, und ihr Einfluss müsste zu beseitigen sein. Da überhaupt jede Zelle oder jede Gruppe teilungsfähiger Zellen alle Möglichkeiten für die Entwicklung der verschiedenen Organe einer Spezies umschließt, so müsste theoretischer Betrachtung nach jedes Organ an jedem Ort entstehen können. Es käme darauf an, den Bedingungskomplex für jedes Organ so genau zu kennen, um ihn nach Belieben verwirklichen zu können. Bisher ist es aber nur in einzelnen Fällen möglich, den Entstehungsort sehr stark zu variieren, aber diese Fälle beweisen zunächst die prinzipielle Berechtigung der Auffassung.

Nach den Versuchen Knight's und besonders von Vöchting

(1887) können an jeder Stelle eines Kartoffellaubsprosses knollenbildende Ausläufer entstehen, die für gewöhnlich nur an der Basis entstehen. Aus den interessanten Versuchen von Mattiolo (1900 S. 21) mit *Vicia Faba* geht hervor, dass nach Wegnahme der Blüten die neu entstehenden am ganzen Stengel hervortreten, selbst an der Basis, wo sie sonst nie vorkommen. Bei *Ajuga reptans* entstehen Rosetten aus allen Vegetationspunkten der plagiotropen wie orthotropen Sprosse, ebenso an den Wurzeln, nach meinen neuesten Beobachtungen auch an Blättern. Bei *Sempervivum*-Arten können Rosetten an den alten Rosetten, an Ausläufern, an allen Teilen des Blütenstandes gebildet werden (s. S. 266). Der Haupt spross von *Ranunculus lingua* kann an allen Stellen mit Vegetationspunkten Rhizome bilden. Als letztes Beispiel erwähne ich das berühmte *Bryophyllum calycinum*. Sowohl Wacker (1885 S. 40) wie Goebel (1902 S. 418) haben bemerkt, dass an unverletzten Blättern Adventivknospen auftreten. Hier interessiert uns aber vor allem die Wurzelbildung. Ich stellte eine kräftige junge Pflanze im Februar 1902 in ein feuchtes Gewächshäuschen, das in meinem Versuchshaus stand. Auch hier traten wie bei den Pflanzen Goebels einzelne Adventivbildungen an den älteren Blättern auf zugleich mit einigen Wurzeln. Alle anderen Blätter zeigten nichts davon. Die Pflanze wuchs unter Bildung neuer Blätter im Frühjahr und Sommer normal weiter. Als nach dem kühlen September im Oktober stark geheizt wurde, zeigte die Pflanze sich gegen früher sehr verändert. Aus allen Kerben der älteren wie der mittleren Blätter, aber auch aus einzelnen Kerben der jungen Blätter brachen dichte Büschel von Wurzeln hervor; sie zeigten sich sogar an solchen Blättern, die nachher noch etwas in die Länge und Breite wuchsen. Solche Wurzeln traten ferner an der Mehrzahl der Knoten des Stengels hervor, sie bildeten sich sogar an den Internodien, und was das Auffallendste war, sie brachen auch aus den Blattstielen der jüngeren Blätter hervor. Die lange vorhergehende Kultur in der feuchten Luft hatte die inneren Bedingungen für die Wurzelbildung günstig verändert; der plötzliche Übergang aus niederer in höherer Temperatur hatte dann die Neubildungen hervorgerufen. Es eröffnet sich auch hier die vorhin angedeutete Möglichkeit durch eine bestimmte, längere Zeit andauernde Kulturmethode die inneren Bedingungen so zu verändern, dass man Neubildungen ohne jede Verletzung an Orten veranlassen kann, wo sie unter gewöhnlichen Umständen nie vorkommen.

In allen solchen Fällen ist der gewisse Einfluss der Polarität, den man als ständig wirksam annehmen muss, völlig bei Seite geschoben. Die z. B. aus dem Ort der Spitze sich ergebenden, hemmenden Wirkungen auf die Ausläufer- oder Rosettenbildung sind durch andere Einflüsse aufgehoben. Gehen wir von einem

bestimmten Ort, z. B. dem terminalen Vegetationspunkt eines Stengels aus, so erhält er durch seinen Zusammenhang mit der übrigen Pflanze, die unter bestimmten äußeren Bedingungen aufwächst, gewisse innere Bedingungen, die auf Grund der vorhandenen Potenzen die Art der seitlichen Neubildung festsetzen, z. B. die Bildung von Laubspossen. Durch Änderungen der Außenwelt werden jetzt die inneren Bedingungen verändert; der Vegetationspunkt muss Blütensprosse erzeugen, oder er kann bei erneuter Änderung wieder Sprosse entwickeln. Ein solcher Vegetationspunkt kann aber durch Änderungen der Außenwelt in seiner inneren Beschaffenheit so verändert werden, dass er direkt in den eines anderen Organs verwandelt wird, z. B. bei *Ajuga* aus einer Infloreszenzspitze zu einer Sprossspitze, bei *Sempervivum* aus der Spitze einer cymösen Blüte zu einer solchen der Rosette wird. Aus allem folgt, dass das Problem von dem Entstehungsort eines Organs bei Pflanzen zusammenfällt mit dem Problem seiner Entstehungsbedingungen. Den richtigen Weg zu der Erforschung aller solcher Probleme der Gestaltung oder Entwicklung gibt der die ganze Arbeit durchziehende Grundgedanke, nach welchem die uns noch so unbekanntere Innenwelt der Zellen geändert und willkürlich reguliert werden kann mit Hilfe der bekannten, direkt oder indirekt, plötzlich oder stetig, einzeln oder in mannigfachsten Kombinationen wirkenden Faktoren der Außenwelt.

Literatur.

- Borge, O. Über die Rhizoidenbildung bei einigen fadenförmigen Chlorophyceen. Upsala 1894.
- Driesch, H. Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Leipzig 1899.
— Die organischen Regulation. Leipzig 1901.
- Fitting, H. in einem Referat über Kretschmar. Über Entstehung und Ausbreitung der Plasmastörung infolge von Wundreiz. Bot. Zeitg. 1903 S. 361.
- Goebel, K. Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Centralbl. XXII, 1902.
— Morphologische und biologische Bemerkungen 15: Regeneration bei *Utricularia*. Flora 1904.
- Klebs, G. Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
- Mattiolo, O. Sulla influenza che la estirpazione dei fiori esercita sui tubercoli radicali. Malpighia Vol. XIII, 1900.
- Noll, Fr. Über den Einfluss der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphonocen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg III, 1888.
— Über die Umkehrungsversuche mit *Bryopsis*. Ber. d. bot. Gesellsch. 1900.
- Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. Bd. II, 1. Hälfte, Leipzig 1901.
- Vöchting, H. Über Organbildung im Pflanzenreich. Bonn, Bd. I, 1878.
— Über die Bildung der Knollen. Kassel 1887.
- Wakker, J. H. Onderzoekingen over adventive Knoppen. Proefschrift Haarlem 1885.
- Winkler, H. Über Polarität, Regeneration und Heteromorphose. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXV, 1900.

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 Entwicklung. 601-614](#)