Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
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, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXXIV. 20. Oktober 1914. № 10.

Inhalt: **Munk**, Theoretische Betrachtungen über die Ursachen der Periodizität, daran anschließend: weitere Untersuchungen über die Hexenringbildung bei Schimmelpilzen. — **Mast**, Orientation in *Euglena* with some Remarks on Tropisms. — **v. Buttel-Reepen**, Dysteleologen in der Natur.

Theoretische Betrachtungen über die Ursachen der Periodizität, daran anschliefsend: weitere Untersuchungen über die Hexenringbildung bei Schimmelpilzen.

Von **Max Munk**, Kiel.

Die verschiedenen periodischen Erscheinungen auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie haben zu allen Zeiten die Botaniker beschäftigt, doch ist erst in neuerer Zeit eine planmäßige Erforschung dieses Gebietes angebahnt, resp. durchgeführt worden. Zunächst ist es Pfeffer gewesen, der in seinen „Physiologischen Untersuchungen 1873 (2. Untersuchungen über das Öffnen und Schließen der Blüten) und später in seinen „Periodischen Bewegungen der Blattorgane“ 1875 die Mechanik und die Ursachen dieser periodischen Bewegungen dargetan hat. Außer Pfeffer ist vor allem Klebs[1]) zu nennen. Klebs hat die Rhythmik in der Entwicke-

1) Klebs, G. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pflanzen. Jena 1896.

Ders. Zur Physiologie der Fortpflanzung der Pilze. Jahrb. f. w. Bot., I. 1898, II. 1899, III. 1900.

Ders. Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

Ders. Probleme der Entwickelung. Biolog. Centralbl., 1904.

Ders. Über die Rhythmik in der Entwickelung der Pflanzen. Heidelberger Akademie 1911.

Ders. Über die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen. Biolog. Centralbl., 1912.

lung der Pflanzen untersucht und in einer großen Reihe von Arbeiten nachgewiesen, dass die Faktoren der Außenwelt allein den jeweiligen Entwickelungsgang eines Organismus bestimmen, natürlich in den durch die spezifische Struktur des Organismus gegebenen Grenzen.

Neuerdings hat nun Küster[2]) versucht, die verschiedensten periodischen Strukturen, wie Gefäßverdickungen, Panaschierung von Blättern, Zonenbildung in Rinde und Holz u. a. m. mit Diffusionserscheinungen zu analogisieren. Nur für eine solche periodische Erscheinung, für die Hexenringe bei Schimmelpilzen[3]) ist die Bedeutung der Diffusion klargelegt worden und soll in folgendem an einem speziellen Beispiel noch eingehender demonstriert werden. Diese Küster'schen Ausführungen veranlassten Klebs[4]), in seiner letzten Arbeit gegen den schon früher von Pfeffer hervorgehobenen und auch von Küster vertretenen Gegensatz zwischen autonomen und aitionomen Vorgängen Front zu machen. Wie in seinen älteren Arbeiten (1904), so sucht auch in dieser neuen Abhandlung Klebs die „autonomen" und „aitionomen" Vorgänge unter einem einheitlicheren Gesichtspunkt aufzufassen. Klebs geht dabei aus von dem, auch von Pfeffer immer wieder hervorgehobenen, allgemeingültigen Satz: „Jedes Geschehen, d. h. im speziellen jeder physiologische Vorgang, ist abhängig von den jeweils bestehenden Außenbedingungen." Wenn dem so ist, dann muss auch jede Veränderung in diesem Geschehen in letzter Linie von diesen Außenbedingungen abhängen. Diese Abhängigkeit von den äußeren Faktoren ist dann sehr einleuchtend, wenn einer Veränderung der Außenwelt eine Änderung im physiologischen Geschehen entspricht. Doch auch wenn die Außenfaktoren konstant bleiben, ja gerade dadurch, dass sie konstant bleiben, ist in bestimmten Fällen die Möglichkeit einer Änderung im physiologischen Geschehen gegeben. Klebs hat diese Auffassung bei der Besprechung des Liesegang'schen Systems angedeutet und dann in Abschnitt: „5. Der Entwickelungsgang von Pilzen und Algen" an zwei Beispielen, *Saprolegnia* und *Vaucheria*, des weiteren ausgeführt und begründet. Da gerade die periodischen Erscheinungen zeigen, wie bei Konstanz von Außenbedingungen rhythmisches Geschehen möglich ist, soll an der Hand von diesen auf die von Klebs begründete Auffassung näher eingegangen werden.

---

2) Küster, E. Über Zonenbildung in kolloidalem Medium. Jena 1913.

3) Munk, M. Bedingungen der Hexenringbildung bei Schimmelpilzen. Centralbl. f. Bakteriolog., II. Abt., 1912.

4) Klebs, G. Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwickelung der Pflanzen. Heidelberger Akademie, 1913.

I. Entstehen der Periodizität.

Periodische Erscheinungen irgendwelcher Art können hervorgerufen werden:

Erstens infolge rhythmischer Beeinflussung eines konstant vor sich gehenden Geschehens durch die Außenwelt.

Zweitens infolge Beeinflussung eines stetigen Vorgangs durch einen oder mehrere neu hinzukommende Außenfaktoren, die nicht periodisch, sondern konstant wirken.

In der bisherigen Literatur herrscht allgemein die Auffassung vor, dass ein periodischer Vorgang eben stets durch einen zweiten periodischen Prozess bedingt sei, dass dem nicht so ist, d. h. dass auch der zweite Teil des obigen Satzes Gültigkeit hat, soll an einigen einfachen Beispielen gezeigt werden.

Eine periodische Erscheinung ist z. B. der tägliche Wechsel von Licht und Dunkelheit. Würden wir uns dauernd am selben Punkt des Weltalls befinden, dann wäre die Lichtintensität und Lichtmenge, die wir empfangen würden, eine konstante (die Konstellation der Gestirne und vor allem die der Sonne als konstant angenommen). Aber die tägliche Umdrehung der Erde um ihre Achse ist der Rhythmus, der die Zu- und Abnahme der Beleuchtungsintensität verursacht.

Dies ist ein Beispiel für den ersten Teil des obigen Satzes, für den zweiten sei folgendes angeführt: Denken wir uns einen Punkt im Raum und geben wir diesem Punkt einen Stoß, so wird sich dieser in einer geraden Linie mit konstanter Geschwindigkeit fortbewegen. Dies ist ein stetiges Geschehen, das niemals aus sich heraus, selbstregulatorisch, periodisch werden wird. Nehmen wir aber zu dem Massenpunkt noch ein Attraktionszentrum und geben jetzt dem Punkte wieder einen Stoß, der senkrecht zur Linie: Punkt—Attraktionszentrum gerichtet sein soll, so wird der Punkt das Attraktionszentrum mit konstanter Geschwindigkeit umkreisen. Dies ist ein periodisches Geschehen, wie es der zweite Teil des obigen Satzes ausdrückt. Der konstant wirkende Außenfaktor ist das Attraktionszentrum. Auch die Pendelbewegung ist ein Beispiel dafür, wo eine konstant wirkende Außenkraft, die Anziehungskraft der Erde, den Rhythmus bedingt.

Aus diesen Beispielen können wir entnehmen, dass die durch konstante Außenbedingungen hervorgerufene Periode ein primärer Rhythmus ist. Alle durch sie bedingten periodischen Erscheinungen sind sekundärer Natur. Im ersten Beispiel ist also der tägliche Wechsel von Licht und Dunkelheit ein „sekundärer Rhythmus", während die Umdrehung eines Punktes der Erdoberfläche um die Erdachse höchstwahrscheinlich eine primäre Periode darstellt.

Einen solchen „primären Rhythmus“ haben wir auch im Liesegang'schen System vor uns. Bringt man in Wasser gelöstes Kaliumbichromat und Silbernitrat im Reagenzrohr zusammen, so wird so lange Silberchromat ausfallen, bis das System: Silberchromat-Kaliumnitrat resp. Kaliumbichromat-Silbernitrat im Gleichgewicht ist. Dies ist ein stetiges Geschehen. Wenn man aber einen Silbernitratkristall auf die Kaliumbichromatgelatine bringt, so erhalten wir ein periodisches Geschehen, den Rhythmus der Chromatringe. Die diesen Rhythmus hervorrufenden konstanten Faktoren sind vor allem die kolloidale Struktur der Gelatine, die Konzentration und die Lokalisation des Silbernitrats resp. des Kaliumbichromats.

Wie sehr die Entstehung der Silberchromatringe von der Konzentration der reagierenden Stoffe abhängt, zeigen folgende Versuche: Steigern wir z. B. die Konzentration des Kaliumbichromats in der Gelatine mehr und mehr, so werden die Chromatringe enger und enger und schließlich erhalten wir beim Auftragen eines Silbernitrattropfens überhaupt keine Ringe mehr, sondern einen gleichmäßigen relativ eng begrenzten Silberchromatniederschlag, der allerdings an der Peripherie meist stärker ist als in der Mitte. Das Kaliumbichromat ist im Überschuss vorhanden, so dass fast alles Silbernitrat sofort in Silberchromat umgewandelt wird und nur noch eine minimal geringe Diffusion von Silbernitrat nach außen stattfindet. Auch die dargebotene Menge Silbernitrat ist von großer Bedeutung für das Entstehen von Ringen. Geben wir auf eine 5%ige Kaliumbichromatgelatine einen Silbernitratkristall, so sehen wir, dass zunächst eine Kreisfläche von 5—10 mm Durchmesser aus Silberchromat entsteht und dann erst die Rhythmik der Chromatringe beginnt. Es diffundiert zu Beginn des Versuchs Silbernitrat im Überschuss, so dass Silberchromat sofort ausfällt. Erst nachdem Silbernitrat in geringerer Menge hinausdiffundiert, dauert es nach dem ersten Niederschlag einige Zeit, bis Silberchromat wieder in übersättigter Lösung vorhanden ist und ausfällt, und so den ersten Ring erzeugt.

Es liegt nahe, die primäre Periodizität der oben beschriebenen Beispiele als autonome Periodizität aufzufassen. Definiert man nämlich das System: „Massenpunkt, Attraktionszentrum, Stoß auf den Massenpunkt senkrecht zur Linie-Punkt-Attraktionszentrum“ als Einheit, so ist die Bewegung des Massenpunktes ein innerer Rhythmus eine autonome Periode, wie dies ja auch Küster für die Chromatringe des Liesegang'schen Systems hervorhebt. Die Ursachen, die diesen Rhythmus hervorrufen, sind, wenn wir obige Definition als Grundlage wählen, innere Bedingungen.

Fragen wir uns aber, wer diese inneren Bedingungen geschaffen hat, so erkennen wir ohne weiteres, dass nicht infolge des vorher konstant verlaufenden Geschehens, resp. aus diesem konstant ver-

laufenden Geschehen heraus die Bedingungen für den Rhythmus entstanden sind, sondern dass es die Außenwelt war, in diesem Falle der Experimentator, welcher diese Bedingungen für den Rhythmus zu dem sonst konstant verlaufenden Geschehen hinzugefügt hat. „Die Außenfaktoren wirken entweder zeitlich vorher oder durch ihren Intensitätsgrad" sagt Klebs (1913, p. 22). Mit anderen Worten, das, was wir oben als einheitliches System definiert haben, ist gar kein konstanter Vorgang, sondern stellt bereits ein periodisches Geschehen dar, das dauernd periodisch bleiben wird, so lange die durch die Definition gegebenen Bedingungen dieselben bleiben. Weiter unten werden wir noch einmal auf den Begriff „innerer Rhythmus" zurückkommen; hier handelte es sich vor allem um die Frage, ob aus einem konstanten Geschehen ohne Hinzutreten neuer äußerer Bedingungen, selbstregulatorisch, ein Rhythmus entstehen kann; dass dem nicht so ist, dass also der eingangs aufgestellte Satz vollauf zu recht besteht, haben diese Beispiele gezeigt. Kurz zusammenfassend können wir folgendes festhalten:

Ein konstant vor sich gehendes Geschehen kann nicht aus sich heraus, selbstregulatorisch, ein periodisches werden. Nur durch Hinzutreten neuer Außenfaktoren kann aus einem konstanten Geschehen ein neuer Rhythmus entstehen.

Im Anschluss daran sei hervorgehoben, dass die Einteilung in „äußeren und inneren Rhythmus", wie Küster sie aufgestellt (Naturwissenschaften, 1914, p. 74) besser ersetzt wird durch: „**primären und sekundären Rhythmus**", wie ich es in den obigen Zeilen definiert habe. Küster bezeichnet als äußeren Rhythmus einen solchen, der durch rhythmische Beeinflussung von außen zustande kommt, und als inneren Rhythmus einen solchen, der ohne rhythmische Beeinflussung von außen entsteht. Er legt das Hauptgewicht der Einteilung auf rhythmische und nichtrhythmische Beeinflussung von außen und übersieht hierbei, dass auch durch einen neu hinzugetretenen konstanten Außenfaktor ein vorher stetig verlaufendes Geschehen zu einem periodischen werden kann. Eine solche durch einen konstanten Außenfaktor bedingte Periode ist aber doch bestimmt als ein äußerer Rhythmus anzusehen. Dieser durch einen konstanten Außenfaktor erzeugte Rhythmus lässt sich nicht unter die Küster'sche Nomenklatur rubrizieren. Es ist daher zweckmäßig, die Einteilung in „primären und sekundären" Rhythmus als Haupteinteilung zu wählen. Als Unterabteilungen können dann wohl die äußeren und inneren Rhythmen beibehalten werden, je nachdem die Ursache der Periode außerhalb resp. innerhalb dessen liegt, was wir als einheitliches System definiert haben.

Bei unseren bisherigen Betrachtungen haben wir nur die den Rhythmus direkt bestimmenden Faktoren im Auge gehabt und still-

schweigend vorausgesetzt, dass die diese Faktoren mitbestimmende Außenwelt von keiner Bedeutung für den Vorgang sei. Welch wichtige Rolle aber gerade diese „mitbestimmende Außenwelt“ bei dem Ablauf der Reaktion spielt, soll in folgendem klargelegt werden[5]).

Bei der Kreisbewegung des Massenpunktes um das Attraktionszentrum sind es die Stoßkraft und die Attraktionskraft, die miteinander in Wechselwirkung treten. Nur wenn keine weiteren Kräfte auf den sich bewegenden Punkt einwirken, wird die Kreisbewegung ungestört bleiben. Die „mitbestimmende Außenwelt“ für diesen periodischen Vorgang ist also der absolut leere Raum, in welchem keine weiteren Kräfte als die die Bewegung hervorrufenden vorhanden sind. Nur durch das Konstantbleiben dieser „Außenwelt“, resp. gerade durch das Konstantbleiben, wird der Rhythmus ermöglicht.

Auch beim Liesegang'schen System sind es in letzter Linie zwei Prozesse, die den Rhythmus bedingen: der chemische Prozess, die Entstehung des Silberchromats, und der physikalische, die Diffusion der reagierenden und entstandenen Stoffe. Durch die Wechselwirkung dieser beiden Vorgänge entsteht der Rhythmus der Chromatringe. Nur wenn diese beiden Prozesse von der „mitbestimmenden Außenwelt“ nicht beeinflusst werden, kann der Rhythmus ungestört ablaufen. Betrachten wir hier nur die den Diffusionsvorgang „mitbestimmenden Faktoren“, so sind es vor allem die Temperatur und die absolute Ruhe, die während der Dauer des Versuchs herrschen muss. Wähle ich die Temperatur etwa so hoch, dass die Gelatine flüssig wird, und beeinflusse den Diffusionsvorgang so, dass durch dauerndes Umschütteln und Umrühren in jedem Zeitmoment die Konzentration des Silberchromats in der ganzen Gelatine gleich und konstant ist (natürlich ist dann in den verschiedenen Zeitmomenten die Konstanz eine verschiedene, denn das Diffusionszentrum lasse ich ungestört), dann werde ich nie einen Rhythmus von Silberchromatringen erhalten. Das Silberchromat wird, wenn es die Grenzkonzentration erreicht hat, gleichmäßig in der ganzen Gelatine ausfallen, wie es ja auch im Reagenzrohr geschieht, wo der die Periodizität bestimmende Faktor „Diffusion“ aufgehoben ist.

Aus diesen Beispielen geht zur Genüge hervor, dass wir irgendein Geschehen eben nur im Zusammenhang mit der Außenwelt verstehen können. Wenn also Küster hier von „Selbstdifferenzierung“

---

5) Vergl. Oskar Hertwig. Allgem. Biologie, 1906, p. 138—140. Oskar Hertwig hebt dort hervor, dass es nie eine einzige Ursache einer Wirkung geben kann und dass es stets dialektische Kunstgriffe seien, die eine solche einzige Ursache herausheben.

und „autonomem „Rhythmus“ spricht, so will er offenbar nichts weiter als darauf hinweisen, dass auch die beim Organismus als „autonom“ oder als „Selbstdifferenzierung“ bezeichneten Vorgänge mit chemisch-physikalischen Reaktionen in Zusammenhang gebracht werden können[5a]). Nun wird aber der Chemiker, resp. Physiker, um das Liesegang'sche System zu erklären, niemals den Begriff „Selbstdifferenzierung“ oder „autonomer Rhythmus“ schaffen, denn obwohl Roux[6]) den Begriff „Selbstdifferenzierung“ und Pfeffer[7]) den Begriff „autonom“ in rein mechanistischer Weise definiert haben, so haftet ihnen eben doch noch eine Spur vitalistischer Auffassung an. Die Hauptbedingung, welche diesen beiden Definitionen zugrunde liegt: „Die Konstanz der Außenwelt“, kann zu leicht missverstanden werden. Man läuft Gefahr, dass diese konstante Außenwelt überhaupt nicht das Geschehen im Organismus beeinflusst, so dass man glaubt, einen von der „mitbestimmenden Außenwelt“ absolut unabhängigen „autonomen“ Prozess vor sich zu haben. Um diesen Missverständnissen auszuweichen, ist es am zweckmäßigsten, Begriffe wie „autonom“ und „Selbstdifferenzierung“ überhaupt zu vermeiden. Wenn wir einmal den Organismus als chemisch-physikalisches System auffassen, so dürfen wir auch keine anderen Kräfte als die, welche der Chemiker und Physiker kennt, in dieses System hineinlegen.

Es liegt nun allerdings in der Natur unseres Untersuchungsmaterials und an den uns zur Verfügung stehenden Methoden, dass wir scheiden müssen zwischen inneren und äußeren Bedingungen. Es ist deshalb sehr wichtig, dass wir uns stets bewusst bleiben, dass diese Trennung eine rein künstliche ist, dass sie abhängig ist von dem, was wir als einheitliches System definiert haben. Im Grunde genommen ist für irgendeinen beliebigen Einzelvorgang in der Kette des Geschehens beim Organismus das vorhergehende Glied der Kette auch äußere Ursache für das nächstfolgende, wie die Temperatur oder die Orientierung im Raum etwa es ist. Aber all diese Ursachen und Wirkungen sind chemisch-physikalischer Natur; nirgends dürfen wir, wenigstens beim Stand unserer heutigen Erkenntnis, zur Erklärung dieses Geschehens im Organismus von Selbstdifferenzierung oder gar von einem ordnenden Prinzip von

---

5a) Küster. Über rhythmische Strukturen im Pflanzenreich. Die Naturwissenschaften, 1914, p. 73 und 74.

Jost. Referat über: „Klebs: Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwickelung der Pflanzen.“ Zeitschr. f. Botanik, 1914, Bd. 6, p. 171.

6) W. Roux. Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Zeitschr. f. Biologie, 1885, Bd. 21, p. 423.

Ders. Die Entwickelungsmechanik ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Vorträge und Aufsätze über Entwickelungsmechanik, Heft I, p. 172 und 179—182.

7) W. Pfeffer. Pflanzenphysiologie, 1904, II, p. 161 und p. 388.

Entelechie (Driesch) sprechen. Diese chemisch-physikalische Auffassung des Organismus ist natürlich nur unter dem Gesichtspunkt berechtigt: für unsere Forschung ein Prinzip zu schaffen, mittels welchem wir durch exakt experimentelle Methoden die Lebensvorgänge studieren können. Dabei lassen wir die Frage offen, ob dies restlos möglich ist oder nicht.

Was nun die Forschungsmethoden selbst anbelangt, so müssen wir uns heute noch mehr oder weniger darauf beschränken, die Einwirkung der als „äußerer Faktoren" bezeichneter Bedingungen auf den Organismus zu studieren. Doch auch das, was man allgemein als „innere Bedingungen" bezeichnet, ist zum Teil schon untersucht und in Angriff genommen. Ich weise hier nur auf das große Gebiet der Korrelationen hin. Ferner verspricht uns das Studium der Gallen[8]) und organoiden Missbildungen noch manch unerwarteten Aufschluss zu geben. Auch die vergleichende experimentelle Morphologie zeigt uns vielfach Wege, auf welchen wir zu einer tieferen Einsicht in die Struktur der „inneren Bedingungen" gelangen können. So hebt Goebel[9]) in seiner Organographie hervor, dass viele spezifisch gestaltete Organe, die heute ohne eine direkt-erkennbare Einwirkung der Außenwelt auftreten, erblich fixierte einstmals durch äußere Faktoren veranlasste Bildungen sind. Auch das ganze Forschungsgebiet über Vererbung erworbener Eigenschaften (Hansen, asporogene Rasse von Hefen; Klebs, Variation von *Sempervivum*) geht darauf hinaus, einen Einblick in die Konstellation der inneren Bedingungen zu erhalten.

Wir haben die Folgerungen, die wir aus dem Liesegang'schen System entnehmen konnten, übertragen auf den Organismus, indem wir diesen als ein chemisch-physikalisches System definierten. Es bleibt uns hier noch die Aufgabe, die speziell für das Liesegang'sche System erwiesene Wirkung einer konstanten Außenwelt auf den Reaktionsverlauf auch auf den Organismus zu übertragen. Beim Liesegang'schen System haben wir gesehen, dass nicht nur für ein stetiges Geschehen, sondern auch für einen primären Rhythmus eine gewisse konstante Konstellation der „mitbestimmenden Außenfaktoren" notwendige Bedingung zum Bestehen dieses Rhythmus ist.

Fragen wir uns also ganz allgemein: Wie haben wir uns die Veränderungen beim Organismus zu erklären, die bei relativer Konstanz der Außenbedingungen eintreten? Als konkretes Beispiel, an der Hand dessen wir die folgenden Deduktionen machen wollen, wählen wir etwa eine Pilzhyphe. Diese stellt ein sehr kompliziertes

8) Küster, E. Pathologische Pflanzenanatomie, 1903.
Ders. Die Gallen der Pflanzen, 1911.
9) Goebel. Organographie, 1898, p. 186, Beeinflussung der äußeren Reize.

chemisch-physikalisches System vor, in welchem die verschiedensten Prozesse nebeneinander herlaufen und ineinander übergehen. Es sind vor allem zwei Kategorien von Vorgängen, die wir in der lebenden Zelle antreffen: aufbauende und abbauende Prozesse. All diese chemischen und physikalischen Reaktionen sind in letzter Linie abhängig von der Außenwelt: Es gelingt daher mit Hilfe gewisser Konstellationen der Außenbedingungen die Vorgänge innerhalb der Zelle zu regulieren und zu bestimmen, natürlich immer in den durch die spezifische Struktur der Pflanze selbst gezogenen Grenzen. Vor allem hat hierfür Klebs und seine Schule eine Menge von Beispielen und Beweisen erbracht. So gelingt es bei unserer Pilzhyphe, z. B. durch ständige Zufuhr einer bestimmt gearteten Nährlösung, diese dauernd bei vegetativem Wachstum zu erhalten. Erst eine Änderung in den Außenfaktoren kann sie zur Fruktifikation bringen. Bleiben diese Außenfaktoren in der Folgezeit konstant, so hält auch die Fruktifikation an, so lange die aufgespeicherte Nahrung ausreicht (Beispiel: gut ernährtes Mycel von *Saprolegnia* in Wasser gebracht).

Wir sehen daraus, dass durch Konstanthalten einer gewissen Konstellation der Außenbedingungen das Geschehen innerhalb eines Organismus ebenfalls in einer konstanten Weise bestimmt werden kann. Da wir aber die chemischen und physikalischen Vorgänge innerhalb der Zelle so gut wie gar nicht kennen, so ist es mehr oder weniger Zufall, wenn wir eine solche Konstellation der Außenfaktoren gefunden haben, deren Konstanz eine Konstanz der Innenbedingungen nach sich zieht. In vielen Fällen ist uns dies noch gar nicht oder nur teilweise gelungen, und so sehen wir, dass trotz konstant bleibenden Außenbedingungen eine allmähliche Änderung in den Innenbedingungen stattfindet, so dass wir in dem bisher relativ gleichförmigen Geschehen plötzlich bei voller Konstanz der Außenwelt eine Änderung eintreten sehen.

Ein Vergleich mit dem Liesegang'schen System liegt nahe. Dort sahen wir, dass gerade die Konstanz der Außenbedingungen eine Änderung in den Innenbedingungen verursacht hat, die dann plötzlich das Ausfallen des Silberchromatringes hervorrief. Auch für das sehr komplizierte System einer Pflanzenzelle können wir uns diese Wirkung konstanter Außenfaktoren, welche eine Veränderung der inneren Bedingungen hervorrufen, auf ähnliche Weise klar machen. Es ist z. B. denkbar, dass infolge einer bestimmten, konstanten Konstellation der Außenbedingungen die Eiweißproduktion in der Zelle relativ mehr gefördert wird, als die Produktion all der übrigen die Zelle zusammensetzenden Stoffe, so dass wir eine allmähliche Änderung in dem Verhältnis: „Eiweiß: Rest der die Zelle zusammensetzenden Stoffe“ erhalten. Anfangs mag diese Veränderung noch so gering sein, dass sie sich in der Form und in den

physiologischen Prozessen des Organismus noch nicht zu erkennen gibt. Erst nach einiger Zeit, vielleicht nach Jahren erst ist dies Verhältnis ein solches geworden, dass jetzt der Organismus auf die sich konstant gebliebenen Außenfaktoren plötzlich anders reagiert. Vielleicht ist auf diese oder ähnliche Weise das plötzliche Auftreten von Mutationen, der eigentümliche geotropische Stimmungswechsel der Blüten- resp. Fruchtstiele von *Papaver* und *Tussilago* und andere analoge Erscheinungen mehr zu erklären. Jedenfalls lässt sich auf diese Art noch eine Menge von Beispielen ausspinnen, die alle das eine zeigen: dass gerade infolge der Konstanz der Außenbedingungen eine Entwickelungsänderung hervorgerufen wird. Umgekehrt ist es ebenso leicht denkbar, dass eine Veränderung in den Außenbedingungen keine Veränderung im organischen Geschehen nach sich zieht, wie etwa die Schwankungen des Luftdrucks auf das Liesegang'sche System von keiner Bedeutung sind.

Wir erkennen daraus, dass die Schlussfolgerungen, die wir aus dem Liesegang'schen System gezogen haben, auch für den Organismus von voller Gültigkeit sind. Wollen wir also bei der Erforschung der Lebenserscheinungen in den Schranken bleiben, die uns das Kausalprinzip weist, so dürfen wir in Zukunft nicht mehr von „selbsttätig geschaffenen" Bedingungen reden, denn es ist, wie die obigen Ausführungen zeigen, jedes Geschehen der Pflanze auf die Wirkung von Außenfaktoren, welche diese auf die „Inneren Bedingungen" ausüben, zurückzuführen. Aus diesem Grunde ist der Begriff „autonom" von keiner allgemeinen Bedeutung, sondern ein relativer Begriff und als solchen hat ihn auch Pfeffer[10]) definiert. Pfeffer sagt in seinen Untersuchungen über die Schlafbewegungen der Blattorgane[11]): „Nur zur Kennzeichnung, dass sich ein uns entgegentretendes Geschehen bei voller Konstanz der Außenbedingungen abspielt, habe ich, ohne irgendeine andere Voraussetzung, die Bezeichnungen „autonom" oder „autogen" benutzt. Dabei ist zudem nachdrücklichst betont, dass es eine von der Außenwelt unabhängige Tätigkeit überhaupt nicht gibt, dass ferner durch die selbstregulatorische Änderung der inneren Konstellationen wiederum die Wechselwirkungen mit den Außenbedingungen fortwährend modifiziert werden, so dass diese hierdurch eine andere Wirkung und Bedeutung für den Organismus erhalten." Pfeffer benützt also den Begriff „autonom" nur zu Zwecken der Einteilung, um Vorgangsänderungen, die bei konstanten Außenfaktoren eintreten, von solchen zu trennen, die durch Verschiebungen in den Außenkonstellationen hervorgerufen werden. Klebs verwirft den Begriff „autonom" und

10) Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie, 1904, II, p. 161, 388.

11) Ders. Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. 1907, p. 450, Kgl. sächs. Ges. d. Wiss.

fasst die Wirkung der Außenfaktoren auf die Entwickelung der Pflanzen viel allgemeiner auf, und zwar vor allem deshalb, „um die Probleme in eine experimentell angreifbare Form zu bringen“ (Klebs, 1913, p. 45). Im Grunde genommen berühren sich hier die Anschauungen von Pfeffer und Klebs, nur ist die Fragestellung bei Klebs eine viel einfachere, indem er Begriffe wie „autonom“, „selbstregulatorisch“, Selbstdifferenzierung vermeidet und zwar deshalb vermeidet, weil diese Begriffe zu leicht missverstanden und dann in vitalistischem Sinne gedeutet werden. Auch wir stellen uns hier auf den Boden der Klebs'schen Anschauung, denn nur dadurch gelingt es, das ganze Gebiet der autonomen Vorgänge und vor allem zunächst das Gebiet der primären periodischen Erscheinungen auf exakt, experimentelle Weise zu untersuchen. Unter Berücksichtigung der obigen Ausführungen sind zwei Möglichkeiten vorhanden, unter denen im Organismus ein primärer Rhythmus entstehen kann:

1. Die Bedingungen für den Rhythmus sind schon von vornherein im System des Organismus (der Zelle) enthalten:

a) Die Konstellation der Außenwelt ist derart, dass diese Bedingungen nicht sofort in Wirkung treten. Erst nachdem die konstante Außenwelt eine gewisse Veränderung in den inneren Bedingungen hervorgerufen, beginnen die den Rhythmus bedingenden Faktoren ihre Tätigkeit aufzunehmen. (Vielleicht kann hierfür der Rhythmus der Zell- und Kernteilung als Beispiel angesehen werden?)

b) Die den Rhythmus erzeugenden inneren Bedingungen werden dadurch zur Wirksamkeit angeregt, dass eine Änderung in den Außenfaktoren eintritt, die dann in der Folgezeit konstant anhält. (Vielleicht ist die Wirkung der Schwerkraft auf die Zirkumnutationen der Sprosse von Schlingpflanzen, der Ranken, der Stolonen von *Mucor stolonifer* auf diese Weise zu erklären?)

2. Die Bedingungen für den Rhythmus sind von vornherein nicht im System des Organismus enthalten.

a) Die Außenfaktoren bleiben konstant, die Folge dieser Konstanz ist eine Veränderung der Innenbedingungen, welche dann den Rhythmus verursachen.

b) Die Außenfaktoren ändern sich, bleiben aber nach der Änderung konstant, dann ist es der neu hinzugetretene Außenfaktor, welcher die Periode hervorruft (Beispiel hierfür sind die Hexenringe.)

Die unter 1. angeführten Beispiele sind rein hypothetischer Natur und die unter Rubrik a und b ausgeführten Möglichkeiten

---

11a) S. V. Simon. Studium über die Periodizität der Lebensprozesse der in dauernd feuchten Tropengebieten heimischen Bäume. Jahrb. f. w. Botanik, 1914, Bd. 54, p. 71.

zeigen deutlich die Abhängigkeit dieser Rhythmen von der Außenwelt. Was zunächst die Zellteilung anbelangt, so ist es für die Erforschung der Ursachen der Zellteilung vielleicht günstiger anzunehmen: die Zelle besitzt die Fähigkeit, eine Zellwand zu bilden, wann und wo dies geschieht, bestimmt die Außenwelt; und bei den Zirkumnutationen der Schlinggewächse hat der Spross die Fähigkeit zu wachsen, dass dieses Wachstum einseitig geschieht, bestimmt die Schwerkraft. Mit anderen Worten: Es hat den Anschein, als ob der Fall, dass die den Rhythmus bedingenden Faktoren schon im Organismus enthalten sind, gar nicht verwirklicht ist. Zu einem ähnlichen unentschiedenen Resultat ist Simon[11a]) gekommen auf Grund seiner Studien an Tropengewächsen. Simon glaubt einerseits gefunden zu haben, dass der Rhythmus zwischen Ruhe- und Vegetationsperiode ein „autonomer Rhythmus" sei, in der spezifischen Struktur des Organismus begründet, andererseits hebt er aber deutlich hervor: „Die spezifische Struktur entscheidet aber offenbar nicht darüber, wann die Pause in der Entwickelung eintritt und wie lange Zeit sie währt. Dies bestimmen einerseits die äußeren Faktoren, andererseits die Korrelationen innerhalb der Pflanzen, sowie vielleicht die von Klebs als innere Bedingungen bezeichneten intrazellulären Vorgänge." Dies ist aber eine inkonsequente Beurteilung der periodischen Vorgänge. Denn, wenn die Periodizität in der spezifischen Struktur begründet liegt, so tritt sie mit derselben Bestimmtheit ein, wie etwa ein Pendel nach Beendigung des einen Ausschlags seine Bewegungsrichtung umkehrt und nach der anderen Seite ausschlägt, ohne dass ich ihm dabei einen Stoß nach dieser anderen Richtung geben muss (äußerer Faktor). Wenn Simon aber durch die Außenfaktoren die Zeit bestimmen lässt, zu welcher z. B. die Ruheperiode eintritt, so stellt er sich damit auf den Klebs'schen Standpunkt, der für diesen speziellen Fall etwa lauten würde: Es liegt in der spezifischen Struktur und in den inneren Bedingungen der Pflanzen, dass sie die Fähigkeit besitzt, das Laub abzuwerfen. Wann dies Abwerfen geschieht, wird durch die Außenwelt bestimmt. Wir sehen also, eine Vereinigung der Anschauungen von Schimper und Klebs, wie sie Simon anstrebt, lässt sich schwerlich konsequent durchführen.

Jedenfalls zeigen diese Ausführungen so viel, dass wir für den Fall, für den die den Rhythmus bedingenden Faktoren innerhalb des Organismus zu suchen sind, keine festen Belege haben, ja dass die unter diesem Fall bei 1 angeführten Beispiele sich ebenso gut, wenn nicht noch besser unter 2 einordnen lassen, d. h. dort, wo die den Rhythmus bedingenden Faktoren äußere sind. Die weitere Forschung muss diese Unsicherheit zu klären suchen. Soviel wir heute von diesen Vorgängen kennen, hat es den Anschein, als ob

innerhalb des Organismus von vornherein keine Bedingungen vorhanden seien, die einen primären Rhythmus hervorrufen.

II. Über das Wesen der Periodizität.

Wir müssen uns nun fragen: Worin besteht der Unterschied zwischen periodischen und nichtperiodischen Vorgängen. Fassen wir zunächst das Endresultat ins Auge, so erkennen wir, dass sowohl beim periodischen wie beim konstanten Geschehen das Endergebnis dasselbe ist. Im ersten Beispiel, der Bewegung eines Massenpunktes, ist für die Zeit $= \infty$ die zurückgelegte absolute Raumstrecke dieselbe auf der geraden Linie sowohl wie auf dem Kreis. Dasselbe gilt für das Liesegang'sche System. Setzen wir wieder die Zeit $= \infty$, so ist das Ergebnis eine bestimmte Menge Silberchromat, die sowohl im Reagenzrohr wie auf der Gelatineplatte entstanden und ausgefallen ist. Nicht im Endergebnis, sondern in der Art und Weise des Geschehens liegt der Unterschied zwischen periodischen und nichtperiodischen Vorgängen.

Bei der Bewegung des Massenpunktes um ein Attraktionszentrum besteht die Periode darin, dass der sich bewegende Punkt einen beliebig herausgegriffenen Punkt der Bahn mehrmals nach bestimmten, in unserem Falle gleichen Zeiten berührt, d. h. dass er sich von diesem Punkt nach der einen Richtung hin entfernt, um sich ihm von der anderen Seite wieder zu nähern. Die Periode ist hier also eine sich wiederholende Zu- und Abnahme der Entfernung des sich bewegenden Punktes von einem bestimmten, beliebig herausgegriffenen, festen Punkt der Bahn. Soll dies noch anschaulicher gemacht werden, so projiziere man das Ganze auf einen Durchmesser der Bahnkurve (Kreis), wodurch man das mathematische Pendel erhält.

Im zweiten Falle, dem Liesegang'schen System, besteht die Periode in der Zu- und Abnahme der Konzentration des Silberchromats (Klebs, 1913, p. 41).

Kurz, der Unterschied zwischen nichtperiodischen und periodischen Erscheinungen besteht darin, dass zur Erreichung eines bestimmten Endresultats das eine Mal ein stetig fortlaufendes, resp. stetig zu- oder stetig abnehmendes Geschehen vorliegt, das andere Mal, im Falle der Periode, eine Aneinanderreihung von Zu- und Abnahme des Geschehens mehrere Male auf dem Gesamtwege der Reaktion eintritt.

III. Hexenringe.

Die physiologische Forschung muss bei der Erklärung der periodischen Erscheinungen den umgekehrten Weg gehen, den wir hier gegangen sind. Sie hat zunächst das Wesen der Periodizität festzustellen, hernach hat sie nachzusehen, ob diese Periode eine

sekundäre oder primäre ist. Ist es eine sekundäre, so ist mit der Periode der Außenfaktoren der Rhythmus des physiologischen Prozesses erklärt. Ist es eine primäre Periode, so ist nachzusehen, welcher von den oben angeführten Fällen vorliegt.

Dieser Weg soll nun gegangen werden bei der Erklärung der Hexenringe, die Schimmelpilze auf Agar- oder Gelatineplatten bilden.

Aus früherem[12]) ist bekannt, dass die verschiedensten Schimmelpilze auf Temperatur-, Licht- und Transpirationswechsel mit der Bildung von Hexenringen reagieren. Dies ist eine Periodizität sekundärer Natur und soll uns deshalb hier nicht weiter beschäftigen. Doch gelang es auch bei relativ konstanten Außenbedingungen Hexenringe hervorzurufen. Diese primäre Periodizität an einem speziellen Beispiel des Näheren zu erläutern, wird vor allem die Aufgabe der folgenden Untersuchung sein.

Schon in meiner ersten Untersuchung über die Bedingungen der Hexenringbildung habe ich auf die Ähnlichkeit dieser mit dem Liesegang'schen System hingewiesen[13]). Die dort gegebene Erklärung der Entstehung der Hexenringe bei relativ konstanten Außenbedingungen (Munk, 1912, p. 359—60) wird in ihren Grundzügen auch in folgendem aufrecht erhalten, und neue experimentelle Beweise sollen die Wahrscheinlichkeit ihres Bestehens vergrößern. Eine Vermutung nur, nämlich die, dass die Ausscheidungsprodukte von geringer Bedeutung für die Hexenringbildung sind, muss auf Grund späterer Untersuchungen[14]) als unrichtig angesehen werden. Diese damalige Vermutung stützte sich auf einen Versuch, der mit einer 12 Wochen alten gebrauchten Nährlösung gemacht wurde. Offenbar waren in dieser Nährlösung die in Frage kommenden Ausscheidungsprodukte schon zersetzt und umgewandelt, daher der negative Erfolg des Versuchs. Neuere Untersuchungen[15]) haben nun für eine koremienbildende *Penicillium* spec., für *Penicillium variabile* ad.

12) Munk, M. Bakteriolog. Centralbl., 1912. II. Abt. Bedingungen der Hexenringbildung bei Schimmelpilzen.

13) Es war ein Zufall, welcher mich auf diese Erklärungsmöglichkeit brachte. Zurzeit meiner Untersuchungen machte Buder, damals Assistent am botan. Institut zu Heidelberg, Versuche über Chemotropismus der Wurzeln. Diese stellte er an so, dass er die Wurzeln in Gelatine eingoss. In der Gelatineplatte befand sich eine zylindrische Höhlung zur Aufnahme der chemotropisch wirksamen Substanz. Brachte er hier hinein etwa $(NH_4)_2HPO_4$, so diffundierte dieses hinaus in die Gelatine und bildete dort mit den Ca-Salzen der Gelatine Liesegang'sche Ringe. Buder, der diese Erscheinung auch noch nicht kannte, wies mich auf diese „anorganischen Hexenringe" hin und Herrn Prof. Dr. Bredig verdanke ich die freundliche Aufklärung und Literaturangabe über diese Zonenbildung. Beiden Herrn sei auch hier wiederholt mein aufrichtigster Dank ausgesprochen.

14) Munk, M. Über die Bedingungen der Koremienbildung bei *Penicillium*. Mycolog. Centralbl., 1912, Bd. I, 387.

15) Munk, M. L. c. Mycolog. Centralbl., 1912.

int. (Wehmer)[16]) dargetan, dass es bestimmte Ausscheidungsprodukte, vielleicht Alkohole sind, welche die Koremienbildung hervorrufen. Schon Küster[17]) hat die Vermutung ausgesprochen, dass es event. Ausscheidungsprodukte sein könnten, die die Koremienbildung bedingen. Wie diese Ausscheidungsprodukte wirken und ob die Alkohole die einzigen Stoffe sind, welche den Pilz zur Koremienbildung veranlassen, ist bis heute noch unaufgeklärt.

In folgendem wollen wir absehen von den sich hier aufwerfenden Fragen über die spezifische Wirkung von Stoffen auf die Formbildung und nur die nackten Befunde über die Ursachen der Koremienbildung verwenden, um die Entstehung der Hexenringe bei konstanten Außenbedingungen eingehender zu erklären.

Lassen wir bei konstanter Temperatur von 25° C. im Dunkelkasten *Penicillium variabile* auf einem relativ guten Nähragar (0,2% KNO_3 + 0,1% $MgSO_4$ + 0,2% K_2HPO_4 + 3—5% Glukose + 2% Agar) von einem zentralen Impffleck aus in einer Kreisfläche wachsen, so erhalten wir folgendes Bild: Im Innern der Kreisfläche werden ausschließlich Konidien gebildet, je älter aber die Kulturen werden, d. h. je mehr wir nach der Peripherie der Petrischale rücken, um so häufiger treten anfangs noch höckerförmige, später aber ganz deutlich sich abhebende Koremien auf. In manchen Kulturen, allerdings sehr selten, kann man sogar an der Peripherie der Mycelfläche eine gewisse ringförmige Anordnung der Koremien beobachten. Wie schon oben hervorgehoben, beruht diese Entstehung und Anordnung der Koremien auf der Produktion von Ausscheidungsprodukten, deren Wirksamkeit erst bei einer bestimmten Konzentration und beim Wegfallen gewisser hemmender Faktoren (Säure) sich deutlich zeigt.

Zunächst versuchte ich eine größere Menge dieser Ausscheidungsprodukte herzustellen. Ich kultivierte das *Penicillium variabile* auf der oben angegebenen Nährlösung während der Dauer von 3 Wochen. Hierauf destillierte ich die von der Pilzdecke abfiltrierte Lösung. Nach 10 Minuten langem Sieden wurde die Destillation abgebrochen. Das so erhaltene Destillat wurde einer 3 Tage alten Agarkultur zugegeben. Zu diesem Zwecke wurde am Rande der Agarscheibe ein Stück Agar steril herausgeschnitten und in die so entstandene Vertiefung das Destillat hineingegossen. Die im Destillat enthaltenen Ausscheidungsprodukte konnten auf diese Weise durch den Agar hindurchdiffundieren und auf das Wachstum der Pilzdecke einwirken. Der Erfolg dieser Versuche war ein sehr geringer. Erstens war es sehr schwierig steril zu arbeiten, so dass

16) Wehmer, C. Über Variabilität und Speziesbestimmung bei *Penicillium*. Mycolog. Centralbl., 1913, p. 195.

17) Küster, E. Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen, 1907, p. 118.

oft die Versuchsplatten durch Neuinfektion verunreinigt wurden. Beim Öffnen und Schließen der Petrischalen wurden, auch im Impfkasten, von der bereits vorhandenen Sporendecke einzelne Sporen auf die Agarplatte geweht und störten so durch ihre Keimung und Entwickelung die Versuche. Zweitens waren offenbar die Ausscheidungsprodukte nur in sehr geringer Menge im Destillat enthalten, so dass auch in den rein gebliebenen Kulturen kein großer Unterschied von den nicht mit Ausscheidungsprodukten versehenen Agarplatten zu konstatieren war. Vielleicht waren auch die zur Koremienbildung nötigen Ausscheidungsprodukte überhaupt nicht im Destillat enthalten. Zwar lassen die oben angeführten Untersuchungen vermuten, dass die in Betracht kommenden Ausscheidungsprodukte Alkohole sind, deshalb versuchte ich mittels der Jodprobe im ersten Destillat der gebrauchten Nährlösung Alkohol nachzuweisen, und in der Tat zeigte der charakteristische Jodoformgeruch geringe Mengen von Alkohol im Destillat an. Gab ich nun statt den Ausscheidungsprodukten Äthylalkohol den Agarkulturen zu, so entstanden schon nach kurzer Zeit die schönsten Koremien, die in allen Versuchen in deutlichen Ringen angeordnet waren. Der zugegebene Äthylalkohol hatte eine Konzentration von 20—25%. Eine einmalige Zugabe dieses genügte stets, um mehrere Ringe hervorzubringen.

Um die Bedeutung der Ausscheidungsprodukte noch weiter zu demonstrieren, ließ ich zwei Mycele desselben Pilzes einander entgegen wachsen. Während diese bis zur Stelle ihres Zusammentreffens die Mycelfläche gleichförmig mit Konidien bedeckten, geschah dies von hier an fernerhin in Ringen, die fast ausschließlich aus Koremien bestanden. Die Abstände der einzelnen Ringe nahmen in zentrifugaler Richtung zu. Auch dauerte es oft sehr lange (1 Woche), bis nach dem letzten Ring der nächste sich anlegte.

Außer dem *Penicillium variabile* hatte ich noch andere koremienbildende Penicillien in Kultur. Herr Prof. Dr. C. Wehmer hatte die Freundlichkeit, mir diese zu übersenden, wofür ihm auch an dieser Stelle der herzlichste Dank ausgesprochen werden soll. Auch bei diesen anderen koremienbildenden *Penicillium*-Formen, ferner bei *Botrytis* und *Hypocrea rufa* konnte durch Zusammenwachsen von Mycelien Ringbildung hervorgerufen werden. Ob beim Entstehen der Fruchtringe die Ausscheidungsprodukte die entscheidende Rolle spielen, ist durch obige Versuche nicht erwiesen. Eine größere Wahrscheinlichkeit besitzt die Annahme, dass durch den gegenseitigen Nahrungsentzug die Frucht und damit auch die Ringbildung verursacht wird[18]). Nur bei den koremienbildenden *Penicillium*-Formen wirkt wahrscheinlich der Reiz zur Koremienbildung mit

18) Munk, M. Bacteriol. Centralbl., II. Abt., 1912, p. 364.

bei der Anlage der Fruchtringe. So dass wir uns also die Koremienringe folgendermaßen entstanden denken müssen: der Nahrungsentzug bewirkt erhöhte Fruktifikation, bedingt also die Anlage des Ringes, die Ausscheidungsprodukte veranlassen, dass die Form der Früchte Koremien sind.

Bei der Untersuchung über die Bedingungen der Koremienbildung von *Penicillium variabile* hat sich weiter ergeben, dass die vom Pilz produzierte Säure die Koremienentwickelung hemmt. Zusatz von Alkali hebt diese Wirkung der Säure auf und fördert somit indirekt die Koremienbildung.

Impft man daher das *Penicillium variabile* auf den üblichen Nähragar und umfährt nach 3 Tagen etwa, am Glasrand der Petrischale entlang, die Agarplatte mit einer Stange Ätznatron oder Ätzkali 1—2mal, so wird zentripetal, d. h. der Wachstumsrichtung des Pilzes entgegen ein Diffusionsstrom von Alkali stattfinden. Die Folge davon ist, dass die Wirkung der Säure allmählich aufgehoben wird. Es entstehen typische Koremien, die sich nacheinander in mehreren Ringen anordnen. Um festzustellen, wie die Stelle im Agar reagiert, an der die Ringe und die Koremien angelegt werden, wurde dem Agar Lackmus beigemengt. Es zeigte sich hierbei, dass stets an der Grenze zwischen roter und blauer Farbe, also in der neutralen Zone, die Ringe und die Koremien sich bilden.

Wurde eine solche *Penicillium*-Kultur ungleich stark mit dem Ätznatronstifte umfahren, so dass wir auf der einen Hälfte der Agarplatte etwa doppelt so viel KOH als auf der anderen hatten, so waren die Ringe auf der Seite, wo sich mehr Natronlauge befand, weniger zahlreich und dichter als auf der anderen Seite. Die Folge davon war ein Anastomosieren der Ringsysteme, wie es ähnlich auch Küster[19]) bei seinen Diffusionsversuchen mit Silbernitrat auf der Chromatplatte beschreibt.

Auch die anderen koremienbildenden *Penicillium*-Spezies bildeten bei der gleichen Behandlung mit Alkali Koremienringe. Ebenso bildeten *Aspergillus niger*, *Hypocrea rufa* und *Botrytis* typische Fruchtringe, wenn man vom Rande der Agarplatte her zentripetal Alkali diffundieren lässt. Bei *Hypocrea* konnte sogar auf diese Weise ein exzentrischer Fruchtring hervorgerufen werden, d. h. ein Fruchtring, der nicht konzentrisch war mit der Mycelperipherie.

Gibt man bei den Kulturen von *Penicillium variabile* dem Agar von vornherein Alkali zu, so entstehen infolge der Säureproduktion des Pilzes ähnliche Diffusionsverhältnisse, wie oben beschrieben, so dass wir auch in diesem Falle stets deutliche Ringbildung erhalten[20]).

19) Küster, E. L. c., 1913.
20) Vergl. Munk, M. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., 1912, p. 360.

In all den eben beschriebenen Versuchen wurde durch Hinzufügen eines weiteren Außenfaktors das vorher regelmäßige und konstante Entstehen von Fruchtkörpern plötzlich zu einem Rhythmus, so dass jetzt vegetative Zonen und Fruchtringe miteinander abwechseln. Der die Periodizität hervorrufende Außenfaktor ist in dem einen Falle Äthylalkohol, im anderen Ätznatron resp. Ätzkali. Die Außenfaktoren selbst wirken nicht periodisch, sondern stetig. Der Äthylalkohol resp. das Alkali würden, wenn kein Pilz ihnen auf der Agarplatte entgegenwächst, mit allmählich abnehmender Geschwindigkeit in einer stetigen Weise nach dem Zentrum der Agarplatte hindiffundieren. Erst durch die Wechselwirkung zwischen dem Wachstum des Pilzes und dem Diffusionsstrom ergibt sich der Rhythmus der Hexenringe. Wie dies im einzelnen vor sich geht, ist natürlich noch nicht vollständig aufgeklärt, kennen wir ja nicht einmal für den Rhythmus des Liesegang'schen Systems eine endgültige Erklärung. Es kann deshalb in folgendem nur angedeutet werden, wie man sich die Wechselwirkung zwischen Diffusion und Wachstum des Pilzes etwa denken kann.

1. Wirkung der Alkalidiffusion.

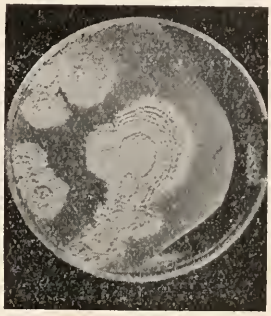
Lässt man auf einer Agarplatte, die mit Glukose und den üblichen Nährsalzen versehen ist, das *Penicillium variabile* einige Zeit wachsen, so wird ein großer Teil des Traubenzuckers in Säure umgewandelt. Bringt man jetzt am Rande der Agarplatte Alkali zu, so dass dieses von der Peripherie nach dem Zentrum hindiffundiert, so wird die vom Pilz gebildete Säure allmählich neutralisiert. Damit fällt aber von den Außenbedingungen, die für die Koremienbildung in Betracht kommen, diejenige weg, die die Koremienentwickelung hemmt. Diese Neutralisation schreitet von außen nach innen zentripetal fort, wird also den Pilz in seinen peripher gelegenen Hyphen zuerst treffen und ihn dort zur Koremienbildung anregen. Die Folge davon ist erhöhter Nahrungsverbrauch und deshalb neue Säureproduktion: die Neutralisationszone wird zentrifugal ein Stück nach außen geschoben. In der Folgezeit wird der Pilz also in saurem Medium wachsen. Die Produktion von Koremien hört auf. Der Pilz wächst in der nächsten Zeit meist nur vegetativ, bis er wieder die Neutralisationszone erreicht hat. Ist sehr viel Alkali zugegeben worden, so wird dies dicht hinter dem ersten Koremienring eintreten, ist sehr wenig Alkali vorhanden, so wird der zweite Ring vom ersten ziemlich weit entfernt sein. In der Tat kann sehr leicht die Entfernung der einzelnen Ringe voneinander durch die zugefügte Menge Alkali reguliert werden. Die infolge von Koremienbildung erhöhte Säureproduktion kann bei den Kulturen auf Lackmusagar sehr deutlich beobachtet werden. Die zugefügte Alkalimenge darf nicht zu klein, aber auch nicht zu groß

sein. Im ersteren Falle tritt überhaupt keine vollständige Neutralisation in der Nähe der Pilzhyphen ein, im zweiten Falle wirkt die Alkaleszenz hemmend auf Wachstum und Fruktifikation ein, ja tötet sogar den Pilz, wenn eine gewisse Grenze überschritten wird. Unter dem Pilzrasen selbst muss der Agar stets rot gefärbt sein, damit eine Schädigung des Pilzes nicht eintritt.

2. Wirkung der Alkoholdiffusion.

Weniger leicht ist die Periodizität zu erklären, welche durch die Wirkung des Äthylalkohols hervorgerufen wird, zumal wir eben von seiner Wirkung auf das Pilzmycel nur so viel wissen, dass er die Koremienbildung fördert.

Fig. 1.



Koremienringe von *Penicillium variabile* erhalten durch einmaliges Hinzufügen von 20%igem Äthylalkohol.

Diese Photographie verdanke ich der Freundlichkeit von Herrn cand. rer. nat. Leonhardt, Leipzig, welchem auch an dieser Stelle der herzlichste Dank ausgesprochen sei.

Um eine Erklärungsmöglichkeit dieser Periodizität hier anzuführen, gehen wir aus von einer etwa 3 Tage alten Agarkultur des *Penicillium variabile*. Das Mycel hat in dieser Zeit nur Konidien abgeschnürt und den Lackmusagar infolge starker Säureproduktion bis zu einer bestimmten Diffusionszone hin gerötet. Diese Säure verhindert den Pilz, der ja in der Zwischenzeit auch Alkohol gebildet hat, an der Produktion von Koremien. Wird jetzt am Rande der Agarplatte Äthylalkohol zugesetzt, so diffundiert dieser, zentripetal auf die Kultur zu. Dadurch wird das Verhältnis der die Koremienbildung fördernden Stoffe (Alkohol) zu den die Koremienbildung hemmenden Stoffen (Säure) verändert, bis die Wirkung der ersteren die Wirkung der letzteren übertrifft. Dies wird am Rande des Hyphengeflechts zuerst eintreten. Die Folge hiervon ist die Entstehung eines Koremienrings. Dadurch wird aber wieder die Stoffwechseltätigkeit und damit die Säuremenge gesteigert. Erst nach einiger Zeit, nachdem der Pilz schon wieder eine bestimmte Strecke zentrifugal nach außen gewachsen ist, wird wieder, infolge erneutem Überwiegen des Alkohols über die Säure, die Koremienbildung ermöglicht und ein neuer Hexenring angelegt etc.

Die Ringbildung, die durch Zusatz von Alkali resp. Äthylalkohol verursacht wird, hält nicht dauernd an, sondern hört nach einer

bestimmten Zeit wieder auf. Durch die fortdauernde Produktion von Säure wird einerseits das Alkali allmählich aufgebraucht, andererseits das Verhältnis $\frac{\text{Alkohol}}{\text{Säure}}$ so verändert, dass die Säure dauernd die Wirkung des Alkohols aufhebt.

Ergebnis.

Es ist schwierig, all das oben Ausgeführte kurz zusammenzufassen: Die folgenden Sätze stellen nur die Hauptdaten der Untersuchung dar. Um diese zu vervollständigen, müsste jedem der Sätze noch eine Reihe von Erläuterungssätzen angeschlossen werden. Dadurch aber würde die Übersicht notleiden, deshalb seien nur die wichtigsten Punkte hervorgehoben.

I. Theoretischer Teil.

1. Aus einem konstanten, d. h. stetig vor sich gehenden Geschehen kann nur durch Hinzufügen von für dieses Geschehen neuen Außenfaktoren ein Rhythmus entstehen.
2. Diese Außenfaktoren sind
   a) selbst periodisch, dann erzeugen sie einen sekundären Rhythmus,
   b) selbst nichtperiodisch, dann erzeugen sie einen primären Rhythmus.
3. Damit ein primärer Rhythmus ungestört ablaufen kann, ist eine gewisse konstante Konstellation der „mitbestimmenden Außenfaktoren“ notwendig.
4. Es ist sehr wohl denkbar, dass gerade eine gewisse konstante Konstellation der Außenfaktoren Ursache für eine Änderung im physiologischen Geschehen wird.
5. Begriffe wie „autonom“, „selbstregulatorisch“, „Selbstdifferenzierung“ sind relative Begriffe. Sie sind im Interesse einer einheitlichen Auffassung der Lebensvorgänge am besten zu vermeiden.

   Die Außenwelt liefert nicht nur den Anstoß zur Auslösung eines sog. „selbstregulatorischen“ Geschehens, sondern muss auch während des Ablaufs dieses Geschehens eine dauernde Einwirkung auf dieses Geschehen ausüben.

II. Experimenteller Teil: Hexenringe.

1. Die Periodizität der Hexenringe kann sowohl ein sekundärer, wie ein primärer Rhythmus sein.
2. Für den primären Rhythmus der Hexenringe bei *Penicillium variabile* konnten als die ihn hervorrufenden, neu hinzuge-

tretenen Außenfaktoren: Alkali und Äthylalkohol aufgefunden werden.

Zum Schluss will ich nicht versäumen, Herrn Geheimrat Klebs meinen herzlichsten Dank auch hier auszusprechen. Bei einer mündlichen Besprechung dieser Arbeit hat Herr Geheimrat Klebs mir vielfach Anregung und Anhaltspunkte gegeben, die zum großen Teil in obiger Untersuchung verwertet und festgehalten worden sind.

Orientation in Euglena with some Remarks on Tropisms.

By S. O. Mast.

From the Zoological Laboratory of the Johns Hopkins University.

In two very interesting papers Bancroft (1913) and Torrey have taken exception to some of the conclusions reached by Jennings and myself regarding the process of orientation, especially in *Euglena*. The points of controversy raised by these authors refer however only to matters of interpretation. Bancroft says (p. 414), "The facts of light reactions of Euglena described by Jennings and Mast have been confirmed in all cases in which they were reinvestigated. No differences of opinion exist as regards these facts"; and Torrey does not question the accuracy of our observations. We may then assume that the processes of orientation in so far as they have been actually observed occur as we have described them (Jennings 1904, p. 49–59; 1906, p. 134–141; Mast 1911, p. 80–112).

The points at issue may be treated unter three heads: A. The nature of the stimulating agent which induces orientation; B. The trial and error theory; C. The definition of tropism.

A. The Nature of the Stimulating Agent which induces Orientation.

Jennings and the writer maintain that the orienting stimulus in *Euglena* is dependent upon the time ratte of change of the intensity of light on the sensitive tissue. Bancroft asserts that he has proved that this is not true, and he holds that all of the evidence at hand favors the idea that the stimulus in question is dependent upon the continuous action of light in accord with the Bunsen-Roscoe law. I shall demonstrate that if the experimental evidence which Bancroft brings forth against our theory is valid, it completely overthrows his own theory in so far as it has any bearing on the process of orientation in *Euglena*. Before entering upon this demonstration it will be necessary, however, to present the chief characteristics of the theories in question.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: 34

Autor(en)/Author(s): Munk Max

Artikel/Article: Theoretische Betrachtungen uÌˆber die Ursachen der Periodizität, daran anschließend: weitere Untersuchungen uÌˆber die Hexenringbildung bei Schimmelpilzen. 621-641