

- Beispielhafter Auszug aus der digitalisierten Fassung im Format PDF -

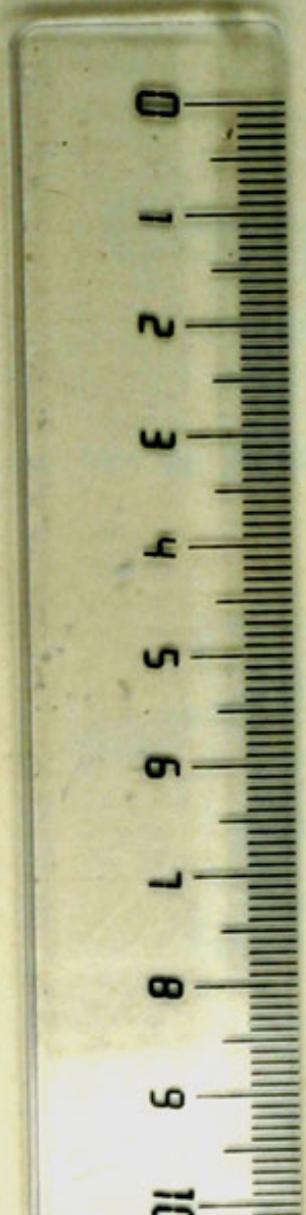
Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen

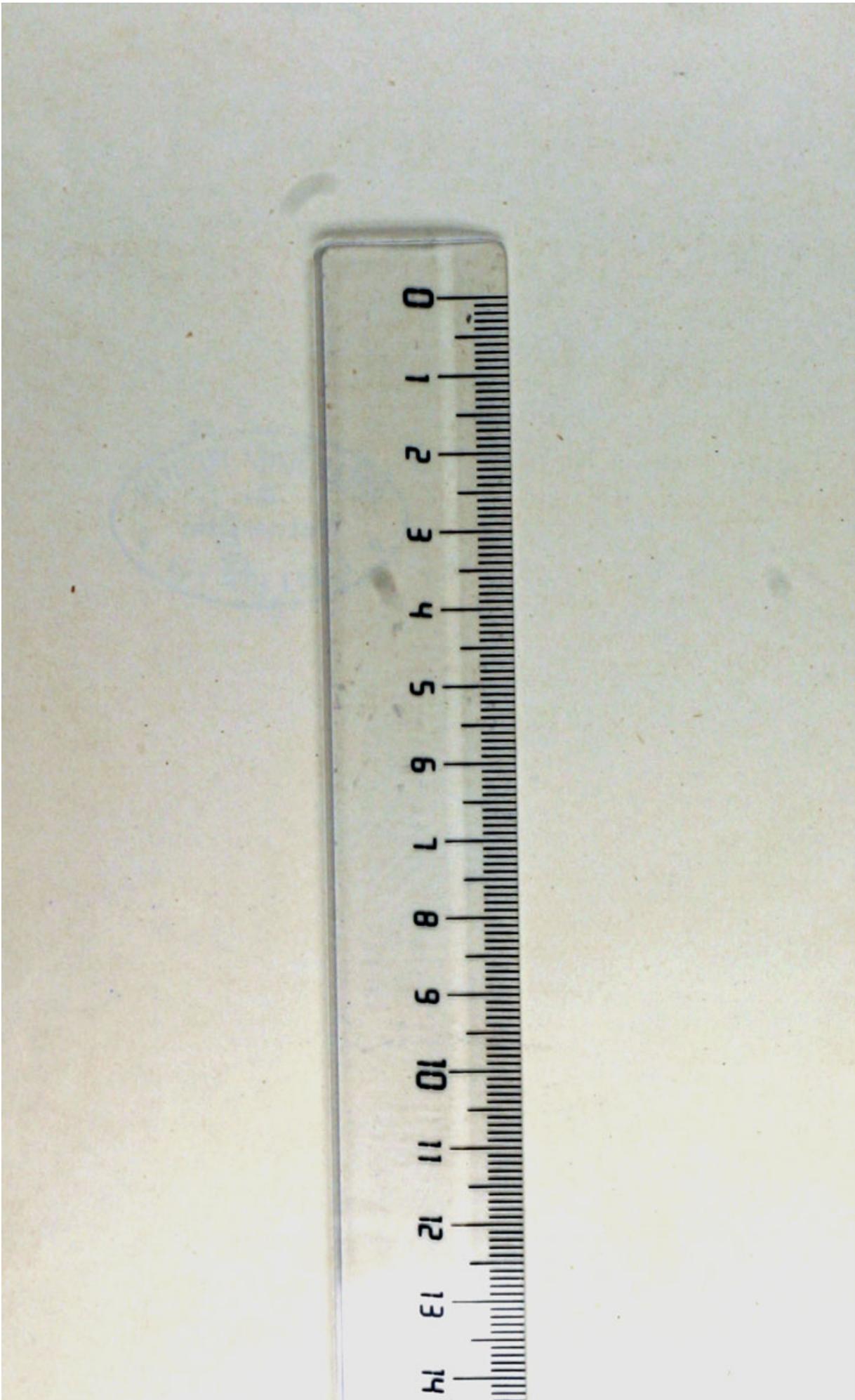
Georg Klebs

Die Digitalisierung dieses Werkes erfolgte im Rahmen des Projektes BioLib (www.BioLib.de).

Die Bilddateien wurden im Rahmen des Projektes Virtuelle Fachbibliothek Biologie (ViFaBio) durch die [Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg \(Frankfurt am Main\)](#) in das Format PDF überführt, archiviert und zugänglich gemacht.

J. N. 86/23.





IIIa

36a

59

~~Prof Pfeffer~~

*Gilt nicht
Pfeffer*

Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen.

Ein Beitrag zur Physiologie der Entwicklung

von

Georg Klebs

in Halle.

— Mit 28 Abbildungen im Text. —



*Pädagogische Hochschule Köthen
Forschungskollektiv angeleitet von
- Naturwissenschaftler
Werner Plese d. PH Köthe
Köthen 1990 -*

Werner Plese
Stresemannstr. 17
Köthen
4370
Telefon 3223

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

1903.

~~Prof. P. P. P.~~
Prof. P. P. P.
Prof. P. P. P.

Willkürliche
wicklungsänderungen
bei Pflanzen
tag zur Physiologie der Entwicklung

Alle Rechte vorbehalten.

Pädagogische Hochschule Kassel
Forschungskollektiv
Philosophie - Naturwissenschaften

Von Prof.
Kassel
1970
Kassel 3223

Inhaltsübersicht.

	Seite
I .Einleitung	1— 23
Geschichtliche Entwicklung der experimentellen Morphologie .	1
Voraussetzungen, spezifische Struktur, Kausalität	4
Innere und äußere Bedingungen	7
Teleologische Betrachtungsweise	11
Vitalismus von Driesch	15
Kritik seiner Versuche	19
Kritik des Autonomie-Beweises	21
Aufgabe der Untersuchung	23
II. Ueber Wachstum und Fortpflanzung	24—38
Regelmäßigkeit der Entwicklung	24
Unterschied von Wachstum und Fortpflanzung	26
Fortdauer des Wachstums bei Pilzen und Algen	28
Einwürfe von Driesch und Pfeffer	29
Das Problem bei den Blütenpflanzen	34
Fortdauerndes Wachstum bei <i>Glechoma hederacea</i>	35
III. Ueber Umänderungen des Entwicklungsganges	39—59
Entwicklungsgang von <i>Saprolegnia</i> und seine Umänderung .	39
Entwicklungsgang von <i>Vaucheria</i> und seine Umänderung .	42
Entwicklungsgang von <i>Ajuga reptans</i>	45
Seine Umänderungen	47
Äußere Ursachen der typischen Entwicklung von <i>Saprolegnia</i> etc.	54
Allgemeine und spezielle Bedingungen	55
Formative Reize	56
Veränderungen des Reizzustandes	58
IV. Ueber Metamorphosen von Pflanzenorganen	60—95
Begriff der Metamorphose, funktionellen Anpassung	60
Korrelationen	63
Einfluß des jugendlichen Zustandes	66
Unterdrückung der Blütenbildung bei <i>Moehringia</i> , <i>Myosotis</i> .	68
Die Inflorescenzen von <i>Veronica chamaedrys</i>	69
Ihre Metamorphose	72
Metamorphosen der Inflorescenzen anderer Pflanzen	76

	Seite
Blattknospen an Inflorescenzen (Ver. anagallis, Cochlearia)	78
Metamorphose der Inflorescenz bei <i>Lysimachia ciliata</i>	81
" " " " " <i>Epilobium hirsutum</i>	82
Winterknospenbildung bei <i>Lys. ciliata</i>	83
Metamorphosen bei <i>Ranunculus lingua</i> etc.	87
Verticibasalität	88
Aenderung des Geotropismus ohne Metamorphose bei <i>Glechoma</i>	92
Morphoaesthesie (Noll)	94
V. Ueber Regeneration	96—124
Begriff der Regeneration, Restitution	96
Vöchtings Versuche, Hypothesen von Sachs	97
Versuche von Wakker, Goebel	99
Eigene Versuche mit Weidenstecklingen	101
Bedeutung des Wassers für die Wurzelbildung	107
Polarität	110
Die Stecklingsmethode	112
Die Methode des Abschneidens einzelner Teile	113
Korrelationen von Wurzel und Sproß	115
Selbständig wachsende Inflorescenz von <i>Veronica anagallis</i>	117
X Kausale Auffassung des Organismus	120
VI. Ueber die Lebensdauer	125—138
Der Tod aus äußeren Ursachen	125
Das unbegrenzte Wachstum der Vegetationspunkte	127
Der Wechsel von Ruhe und Bewegung	128
Die perennierenden Stauden	129
Die ein- und zweijährigen Gewächse	131
Die Aufhebung der Ruheperiode	135
VII. Ueber Variation und Mutation	139—162
Definition der Variation	139
Bedeutung der Queteletschen Gesetze	140
Umfang der Variation	146
Kritik des Lamarckismus	140
Mutation und Heterogenesis	154
Die Frage nach der Erbllichkeit	156
Charakteristik der Mutationen	157
Die Frage nach ihren Ursachen	159
Literatur	163



I. Einleitung.

Die Entwicklung eines pflanzlichen Organismus besteht in der regelmäßigen Aufeinanderfolge von verschiedenartigen Gestaltungsvorgängen, die ihren Anfang in dem ersten Wachsen einer Keimzelle oder einer Knospe nehmen, ihren Endpunkt in der Bildung von Fortpflanzungszellen erreichen. Die Morphologie sucht zunächst die kontinuierlich verlaufenden Veränderungen, soweit sie sichtbar sind, möglichst genau zu beschreiben. Für die Erklärung der Vorgänge begnügte man sich lange Zeit mit der auf Aristoteles zurückzuführenden Annahme, nach der die im fertigen Organismus erreichte Form schon von Beginn der Entwicklung ab die eigentliche Ursache des Werdens und Veränderns sei. Im Zusammenhang mit dieser Auffassung stand das ausschließliche Interesse an der rein formalen Betrachtung der Pflanzen, die in den Arbeiten von Al. Braun, Celakovsky, Eichler u. a. ihre höchste Blüte erreichte. Indessen waren Anfänge einer experimentellen Behandlung der Morphologie schon bei den älteren Physiologen im 18. und am Anfang des 19. Jahrhunderts aufgetreten, und in erster Linie ist Knight (1759 bis 1838) zu nennen, der als ausgezeichneter Praktiker in der Kultur von Gartenpflanzen zugleich es verstand, die wissenschaftlichen Probleme richtig aufzufassen und auf dem Wege des Experimentes zu prüfen. Unter seinen bahnbrechenden physiologischen Arbeiten interessieren hier besonders diejenigen, welche sich mit der experimentellen Morphologie beschäftigen, in denen er die Entstehung von Knollen an den Laubtrieben der Kartoffelpflanze und ebenso die Umwandlung der unter-

Unser Ziel/Bedingung
daß man "richtig" er-
reicht, wie "richtigen"
Zeit die "richtigen"
Zellen entfordern.

irdischen Ausläufer in Laubtriebe nachwies. Die Arbeiten von Knight fanden bis weit über die Mitte des Jahrhunderts hinaus keine Nachfolge. Die rein formale Morphologie beherrschte die Wissenschaft. Erst mit dem neu erwachten Interesse für die Physiologie, in Verbindung mit dem Siege der Darwinschen Theorie, wandte man sich den physiologischen Bedingungen der Pflanzenformen zu. Als einer der ersten hat Hofmeister in seiner „Allgemeinen Morphologie“ (1868) die Bedeutung dieser Forschungsrichtung erkannt; er hat den mächtigen Einfluß äußerer Kräfte, besonders der Schwerkraft und des Lichtes auf die Gestaltung der Pflanzenorgane hervorgehoben, wenn auch seine Ansichten bei den damals noch sehr geringen Kenntnissen uns heute vielfach irrtümlich erscheinen. Von einer ganz neuen Seite griff Vöchting in seinem Werk über Organbildung (1878 und 1884) das Problem an. Indem er die weitgehende Teilbarkeit und Regenerationsfähigkeit der Pflanzen feststellte, führte er den wichtigen Nachweis, daß eine Gruppe von gleichartigen Cambiumzellen ganz ungleichartige Organe wie Sprosse und Wurzeln zu bilden vermag. Bei der Entscheidung, an welchem Orte solche Organe entstehen, sind nach Vöchting in erster Linie innere Ursachen, vor allem der von ihm entdeckte polare Gegensatz von Spitze und Basis wirksam, während äußere Kräfte, wie Schwerkraft und Licht, erst in zweiter Linie in Betracht kommen.

Durch die Darlegungen Vöchtings zum Widerspruch veranlaßt, veröffentlichte Sachs (1880 und 1882) seine Aufsätze über Stoff und Form der Pflanzenorgane. In der Polemik gegen Vöchting wenig überzeugend, hat Sachs aber in ausgezeichneter klarer Form die ganze weittragende Bedeutung der experimentellen oder kausalen Morphologie gegenüber der immer noch herrschenden, rein formalen Betrachtung hervorgehoben. Die lebhaft geistvolle Behandlung des Themas durch Sachs hat unstreitig sehr anregend und fördernd gewirkt. Den Grundgedanken spricht Sachs in dem Satz aus: „dass die Form der Pflanzenorgane, welche von der Morphologie als etwas für sich Bestehendes betrachtet wird, nur der Ausdruck ihrer materiellen Beschaffenheit sei und daß, worauf

es hier speziell ankommt, Veränderungen der organischen Formen auf Veränderungen in den Ernährungsvorgängen (dies Wort im weitesten Sinne genommen) beruhen“.

Die Möglichkeit zu einer kausalen Erforschung der Pflanzenformen liegt in ihrer sicher festzustellenden Abhängigkeit von der Aussenwelt; das führte unmittelbar zu der Anwendung der experimentellen Methode. Auf dem Gebiete der Tierkunde ist die kausale Erforschung seit den Arbeiten von W. Roux ebenfalls in lebhaften Fluß geraten. Aber man sollte nicht vergessen, einer der wesentlichsten Förderer der ganzen Forschungsrichtung ist indirekt der große Darwin gewesen; durch dessen kühnen Versuch, die Zweckmäßigkeit der Organismen mechanisch zu erklären, wurde der seit so langer Zeit auf der Morphologie lastende Bann einseitigster Teleologie gebrochen. Erst dadurch wurde die Bahn ganz freigelegt für die Entwicklung der kausalen oder physiologischen Morphologie. Die ganze Fragestellung Darwins ist nur aus der zu seiner Zeit herrschenden Teleologie zu verstehen. Er betrachtet die Zweckmäßigkeit selbst als den wesentlichsten Faktor der Artbildung, indem nach seiner Meinung die natürliche Zuchtwahl aus der Menge der richtungslos auftretenden Variationen nur die zweckmäßigen Merkmale zur Ausbildung und weiteren Entfaltung bringt. Daher stammt die früher so verbreitete und heute uns sonderbar erscheinende Meinung, daß die Deutung eines Merkmales als eines zweckmäßigen schon als eine Erklärung für sein Entstehen und seine Ausbildung angenommen wurde. Die Geltung der Darwinschen Theorie muß seit den Arbeiten Naegelis, de Vries u. a. jedenfalls eingeschränkt werden. Das eigentliche Problem der Artbildung muß, wie wir später sehen werden (Schlußkapitel), in anderer Weise formuliert werden.

Seit den Arbeiten von Vöchting und Sachs haben neben diesen beiden zahlreiche Forscher, wie Pfeffer, Goebel, Stahl, Bonnier u. a. die experimentelle Morphologie mit Erfolg in Angriff genommen. Eine der ersten zusammenfassenden Darstellungen verdankt man Herbst (1895), der unter den Bedingungen eines Gestaltungsprozesses die ihn

wirklich veranlassenden formativen Reize auszusondern strebte. In neuester Zeit findet sich eine umfassende, kritisch durchgearbeitete Darstellung in dem bekannten Handbuch von Pfeffer (1901, II); hier ist die kausale Morphologie in den Rahmen der allgemeinen Physiologie aufgenommen.

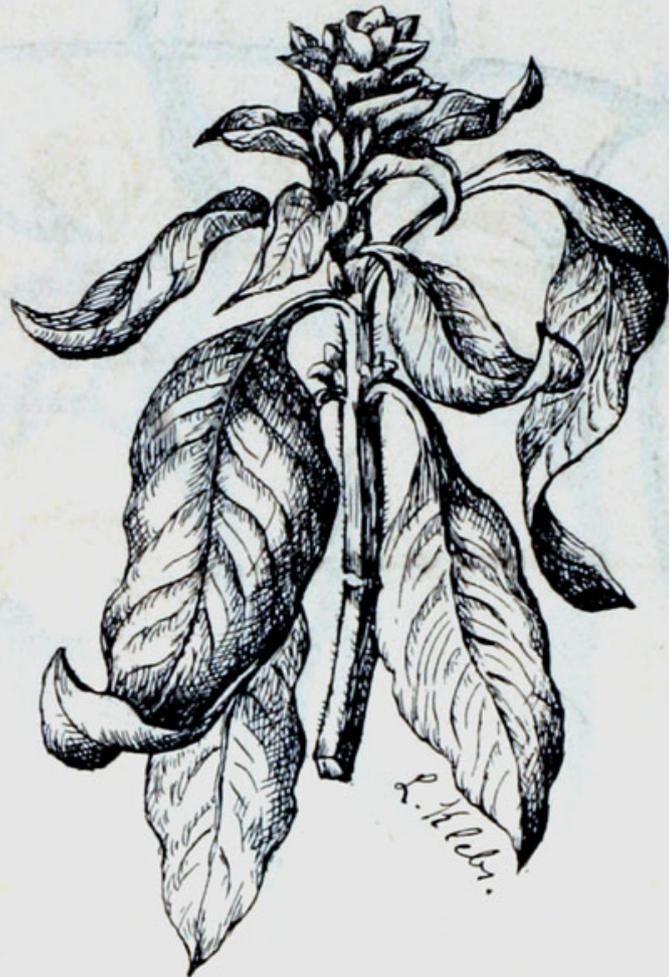
Während die ersten Arbeiten über die Ursachen der Formbildung sich auf Vorgänge des vegetativen Lebens beschränkten, habe ich seit 1889 mir die Aufgabe gestellt, die Fortpflanzung der Gewächse auf die sie bedingenden Faktoren zu untersuchen und damit zugleich die Bedingungen des normalen Entwicklungsganges zu erkennen. Die Untersuchung begann mit einfachen Algen (Hydrodictyon, Vaucheria), erstreckte sich auf andere Algen, schließlich auf die Pilze. Mit besonderer Rücksicht auf solche Pilze gab ich 1900 eine Uebersicht der allgemeinen Ergebnisse. Mein Wunsch, eine zusammenfassende Darstellung der Fortpflanzungs-Physiologie der niederen Organismen zu geben, wurde wieder zurückgedrängt, als ich meine Forschungen auf die Blütenpflanzen ausdehnte. Bevor ich zu einer eingehenden Bearbeitung der hierhin gehörigen Erscheinungen komme, will ich in vorliegender Arbeit einen kurzen Abriß der wesentlichen Tatsachen und allgemeinen Folgerungen geben, wobei ich einige der wichtigsten Fragen der Entwicklungs-Physiologie streifen will.

Bei allen solchen Untersuchungen wird man von gewissen prinzipiellen Voraussetzungen ausgehen, die wohl zu unterscheiden sind von hypothetischen Annahmen. Die Voraussetzungen, die den Gang meiner Untersuchung geleitet haben, sind dieselben, die jede Naturforschung bestimmen und überhaupt erst möglich machen: die Grundbegriffe menschlichen Denkens — der Begriff der beharrlichen Substanz und der Begriff der die Veränderungen beherrschenden Kausalität.

Als Untersuchungsobjekt für die Forschung stehen die einzelnen Pflanzenarten zur Verfügung; ich verstehe darunter die letzten systematischen Einheiten, die von de Vries als elementare Arten bezeichnet werden. Sie sind durch eine Reihe von Merkmalen charakterisiert, die bei jeder Vermehrung auf die Nachkommen übertragen werden. Bei Bakterien, Pilzen

... und die nächsten 10 Seiten ...
... and the next 10 pages ...

diesem schon seit dem Sommer stehende Kulturen, so beobachtet man mit der im Spätherbst eintretenden Lichtverminderung vielfach Umgestaltungen der Laubtriebe auch selbst dann, wenn sie bereits Blüten gebildet haben. An einem Exemplar zählte ich 30 von der Basis bis zur unveränderten Spitze verteilte Laubtriebe, deren Enden sich horizontal einstellten und dicht mit schmalen Blättern und jungen Wurzelanlagen bedeckt waren. Aber alle starben ab, weil die in der Erde befindlichen Ausläufer unter solchen Bedingungen zu stark wuchsen und die oberirdischen zum Absterben brachten. Durch höhere Temperatur trieb ich jetzt die Ausläufer an; ihre Enden entwickelten sich zu orthotropen Laubtrieben, die eine Höhe von 40 bis 50 cm erreichten. Dann aber trat wieder die Umgestaltung in Ausläufer ein, und dieses Mal ebenso an der Hauptachse, wie an den Seitenzweigen. Das



Ende eines solchen metamorphosierten Haupttriebes stellt die Figur 19 dar; wegen des Lichteinflusses war er mit bleichgrünen Blättern besetzt, die von den typischen Blättern etwas verschieden waren.

Fig. 20. *Lysimachia ciliata*. $\frac{1}{8}$ nat. Gr.
Ein beblätterter Trieb, seit Oktober als Steckling im Wasser im warmen Gewächshaus kultiviert, an der Spitze eine Ueberwinterungsknospe bildend, deren Niederblätter infolge der Wärme etwas locker abstehen.

Bei der vorhin erwähnten *Lysimachia ciliata* treten im Herbst die Winterknospen an der Basis der fruchttragenden Triebe auf, die dann zum Absterben kommen. Durch besondere Kultur-

weise hatte ich von dieser Art kräftige Pflanzen, die erst im Oktober überhaupt zum Blühen gelangten, in welchem Falle

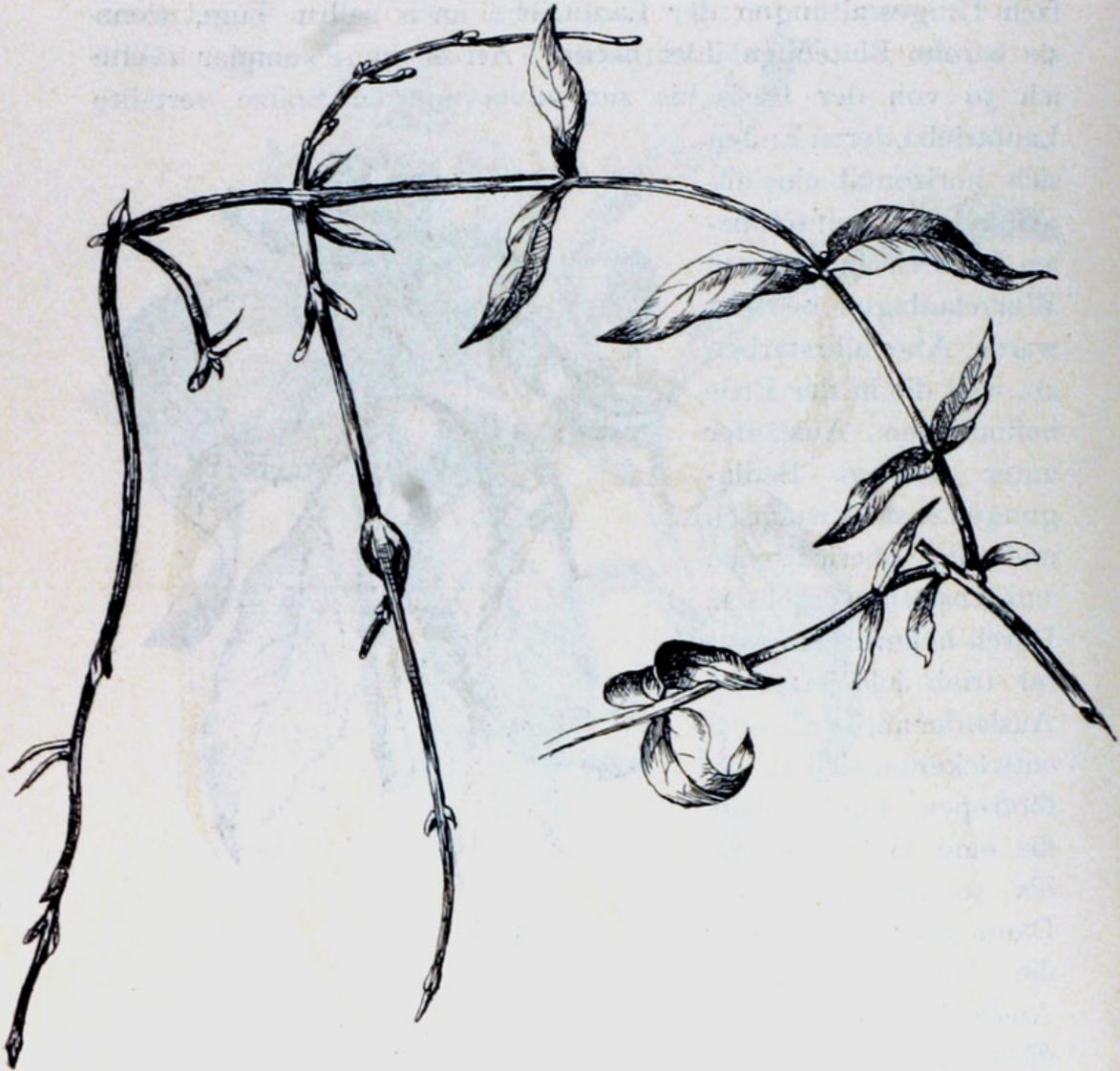


Fig. 21. *Lysimachia vulgaris*. $\frac{4}{5}$ nat. Gr.

Seitenzweig aus einem Inflorescenz-Steckling, der in feuchter Erde im Viktoriahaus kultiviert wurde, dem Boden anliegend und in ein Rhizom umgewandelt.

die Blüten in den Achseln gewöhnlicher Laubblätter saßen. Solche Triebe setzte ich im Oktober als Stecklinge in mein Gewächshaus. Sie wurzelten und bildeten im Laufe des Winters aus ihren Vegetationspunkten direkt Winterknospen, die dicht mit kurzen, schuppigen Niederblättern besetzt waren.

Sie lagen aber nicht, wie bei den typischen Knospen, schuppenförmig aufeinander, sondern waren infolge des Einflusses der Wärme etwas blattartig entwickelt (Fig. 20). Ein Vegetationspunkt eines solchen *Lysimachia*-Triebes kann demnach ent-



Fig. 22. *Ranunculus lingua*. $\frac{5}{6}$ nat. Gr.

Aufrechter Trieb, als Steckling im Herbst 1901 im warmen Mistbeet feucht kultiviert, an der Spitze in einen abwärts sich krümmenden Ausläufer umgestaltet. Am 20. Nov. 1901 gez.



Fig. 23. *Teucrium scordium*. $\frac{1}{6}$ nat. Gr. Pflanze im Herbst 1901 in einem Graben bei Passendorf gefunden. Aus den Achseln der Blätter, in denen zum Teil noch offene Blüten sitzen, entspringen dunkelviolette Ausläufer mit Niederblättern; einige hatten an der Basis noch den Charakter von Laubzweigen. Am 30. Sept. 1901 gez.

weder nach der Bildung einer Anzahl Blüten untätig werden und absterben, oder er kann von neuem zur Bildung eines Laubsprosses oder zu der einer Winterknospe veranlaßt werden.

Nur kurz will ich einiger anderer Pflanzen, bei denen ich entsprechende Resultate erhalten habe, erwähnen, um eben darzulegen, wie die verschiedenartigsten Gewächse zu solchen Metamorphosen genötigt werden können. *Lysimachia vulgaris*, die im feuchten Viktoriahause während des

Sommers kultiviert wurde, bildete Laubtriebe, die auf der warmen feuchten Erde lagen, zum Teil in typische Ausläufer um. In den beiden letzten Jahren habe ich auch die Umwandlung der Stengel von *Ranunculus lingua* regelmäßig erhalten, als ich im September die Enden nicht blühender Triebe als Stecklinge im warmen Mistbeet kultivierte. Die Figur 22 zeigt ein solches Exemplar, aus dessen Ende ein abwärts sich krümmendes Rhizom entstanden ist. Solche Vorgänge können auch in der freien Natur, namentlich im Herbst, eintreten. Ich beobachtete in der Umgebung von Halle an dem beschatteten Ufer eines Grabens viele Pflanzen von *Teucrium scordium*, deren Stengel, während sie noch blühten, aus den Achseln der Blätter sich abwärts neigende, dicht mit kleinen Niederblättern besetzte Ausläufer entwickelten; man beobachtete auch hier charakteristische Mittelformen zwischen Ausläufern und Laubtrieben (Fig. 23.)

Die besprochenen Metamorphosen der verschiedenen sproßformen gehören in die gleiche Gruppe von Erscheinungen, wie die Umwandlungen verschiedener Blattformen (Goebel), oder die von Knollen und Laubtrieben der Kartoffel (Vöchting). Hier interessieren noch Beobachtungen von Vöchting (1889) an einigen anderen Pflanzen. Er brachte aus Stecklingen gezogene Pflanzen von *Stachys tuberosa* und *palustris* im Herbst in das Zimmer und bemerkte, daß sowohl die Spitzen der Triebe wie auch Seitenknospen sich zu knollenartigen Rhizomen umgestalteten. In seinen Arbeiten über solche Metamorphosen legt Vöchting ein sehr großes Gewicht auf die Tatsache, daß allgemein die unterirdischen Organe, wie Knollen, Rhizome, ferner auch die Wurzeln an den basalen Teilen des Stengels entstehen, während die Laubtriebe an den oberen apikalen Teilen hervorgehen. Dieser Einfluß des Ortes auf die formale Gestaltung der Organe prägt sich besonders dann aus, wenn solche Stengel z. B. in Form von Stecklingen in umgekehrter Stellung kultiviert werden. Auch dann beobachtet man wesentlich die gleiche Verteilung der neu entstehenden Organe. Vöchting bezeichnet diese Eigenschaft der Stengel mit einem Ausdruck von Pfeffer als Verticibasalität (1887, S. 22); in ihr drückt sich der von Vöchting



zuerst erkannte polare Gegensatz von Spitze und Basis solcher Organe aus. Die Ursachen, welche den Ort der Rhizom- oder Knollenbildung bestimmen, sind innere; „sie beruhen auf der Konstitution des Organismus und sind mit dieser gegeben“ (1889, S. 1). Diesem allgemeinen Satz kann man zustimmen; es fehlt nur eine Hauptsache, was unter der Konstitution zu verstehen ist. Nach meiner Auffassung muß eben, wie ich in der Einleitung auseinandergesetzt habe, zwischen der spezifischen, konstanten Struktur und den variablen, inneren Bedingungen unterschieden werden. Die Verticibasalität, ganz allgemein die Polarität, gehört nicht zu den konstanten Eigenschaften; sie kann, wie Pfeffer (1901, S. 187) hervorhebt, nicht im Urmeristem „inhärent“ sein. Das geht übrigens unzweifelhaft aus Vöchtings eigenen Versuchen, wie aus den meinigen hervor. Jede Seitenknospe, gleich an welchem Ort sie entsteht, kann zu einem Laubtrieb oder zu einem Rhizom werden; selbst wenn diese in einer bestimmten Richtung bereits entwickelt ist, so kann diese Entwicklung nach einer anderen umgeändert werden. Die inneren Bedingungen des Ortes sind demnach höchst veränderlich. Wir kennen sie leider nicht näher bis jetzt, wir können nur vermuten, daß sie eine Folge der vorhergehenden Entwicklung sind, durch die die Gewebe eine bestimmte Ausbildung erfahren haben, durch die die Stoffwanderung z. B. von organischen Stoffen eine andere nach der Basis als nach der Spitze ist; das bedingt den tatsächlichen Unterschied im Verhalten von Spitze und Basis. Der günstige Einfluss z. B. der Basis für die Entstehung von Knollen und Rhizomen kann um so stärker hervortreten, je länger die Entwicklung gedauert hat. Die Spitze eines blühenden Triebes von *Epilobium hirsutum*, der $1\frac{1}{2}$ m hoch ist, wird äußerst schwierig zur Umwandlung in einen Ausläufer gebracht werden können. Läßt man aber einen solchen Haupttrieb unter Verhältnissen wachsen, die von Anbeginn seine inneren Bedingungen in der wünschenswerten Richtung verändern, so kann man seine Spitze ohne Schwierigkeiten in einen Ausläufer umwandeln. Man kann, wie Vöchting selbst gezeigt hat, noch weiter gehen, man kann von den

Vegetationspunkten, wie sie in den „Augen“ der Kartoffel vorliegen, ausgehen und nun mit Hilfe äußerer Bedingungen direkt entscheiden, was aus ihnen werden soll. Hier hat die Polarität eine ganz nebensächliche Bedeutung, weil sie noch gar nicht zur Ausbildung hat kommen können.

Ueberblickt man die bisher besprochenen Beobachtungen, so muß man die Ueberzeugung gewinnen, daß Umwandlungen der Organe, die einer Kategorie, wie der des Blattes oder Sproßes angehören, bei allen Pflanzen nicht bloß möglich sind, sondern später auch zu verwirklichen sein werden.* Zu dieser Ueberzeugung drängen auch die Resultate der Experimente, welche die Natur mit ihren Objekten angestellt hat. Der besondere Zweig der Botanik, die Teratologie oder Lehre von den Mißbildungen, liefert ein überreiches Material von Metamorphosen der mannigfachsten und merkwürdigsten Art (vergl. z. B. das Werk von Penzig über die Teratologie). Allerdings hat de Vries durch seine Versuche festgestellt, daß solche Mißbildungen, wie z. B. die Vergrünungen der Blüten, die Fasciationen u. dergl., vielfach konstante Merkmale gewisser Varietäten oder Rassen sind. Daraus folgt aber nicht, daß die gleichen Erscheinungen nicht auch durch äußere Einflüsse veranlaßt werden können. Gerade für die Vergrünungen hat Peyritsch (1882) den Nachweis geführt, daß sie durch äußere Reize von gewissen Milben hervorgerufen werden. Das Gleiche kann später für alle solche Mißbildungen nachgewiesen werden.

Sehr viel schwieriger liegt die Frage, ob Organe, die verschiedenen Kategorien angehören, ineinander umgewandelt werden können. Goebel (1898, S. 154) hebt die Tatsache hervor, daß niemals ein Blatt sich in einen Sproß oder eine Wurzel (oder umgekehrt) umwandelt. Wenn man aber an der Anschauung festhält, daß jede Zelle die Potenzen für die Entwicklung aller Organe in sich schließt, so muß man theoretisch die Umwandlung so heterogener Organe für möglich halten (vergl. Pfeffer 1901, S. 166). Wir kennen auch bereits, wie Pfeffer darlegt, Tatsachen, die dafür sprechen, wie die normale Umwandlung der Wurzel von *Neottia* in einen Sproß, wie die

Beobachtungen Beyjerincks (1886, S. 42) an *Rumex acetosella*, bei der Knospenanlagen an Wurzeln sich wieder in Wurzeln umwandeln können. Philippi (1901, S. 96) will bei *Crocus* sogar die Metamorphose einer Wurzel in ein grünes, blattartiges Gebilde beobachtet haben. Es ist daher zu hoffen, daß solche Metamorphosen ganz verschiedenartiger Organe später auf dem Wege des Experimentes gelingen. Das große Gebiet der Metamorphose, einst der Tummelplatz naturphilosophischer Träumereien, wird immer mehr einer der wichtigsten Abschnitte der kausalen Morphologie werden.

Nach der Feststellung der praktisch erreichbaren Metamorphose erhebt sich auch hier die Frage nach dem Einfluß der verschiedenen Bedingungen, die hier wie bei jedem Gestaltungsvorgang zusammenwirken müssen. Sachs (1880 u. 1882) hat für alle solche Umwandlungen eine bequeme, anschauliche Formel gegeben, indem er sich die Bildung eines Organs durch spezifische, chemische, fermentartig wirkende Stoffe veranlaßt denkt. Im allgemeinen hat man sich ablehnend (vergl. z. B. Pfeffer 1901, S. 234, ferner die eingehende Kritik von Driesch 1901, S. 114) gegen diese Annahme der Bildungsstoffe verhalten, weil sie zu augenscheinlich nur eine einfache Umschreibung des Problems darstellt. Der Gedanke, daß bei allen formativen Prozessen auch die Qualität der Stoffe eine Rolle spielt, ist gewiß richtig; aber ebenso wirken die Quantität der Stoffe, der Wassergehalt, der damit zusammenhängende osmotische Druck und andere noch unbekannte Einflüsse mit; die entscheidenden inneren Faktoren einer Metamorphose kennen wir in keinem einzigen Falle. Die Kenntnis aller äußeren Bedingungen für die Metamorphose eines Organs, wie eines Sprosses oder einer Inflorescenz, kann auch im besten Falle nicht genügen, weil jedes Organ, das uns als etwas Einheitliches erscheint, tatsächlich aus einer ganzen Reihe von verschiedenen morphologischen, anatomischen und physiologischen Merkmalen besteht. Ich halte es für eine der wichtigsten Aufgaben der Entwicklungsphysiologie, die besonderen Bedingungen für ein jedes solcher Merkmale aufzusuchen — eine Aufgabe, die aber bisher noch nie wirklich in Angriff genommen worden ist.

Die Möglichkeit, es zu tun, liegt indessen vor. Bei der Besprechung der Metamorphosen der Veronica-Inflorescenz machte ich bereits aufmerksam, daß während dieses Vorganges sich die einzelnen Merkmale, Blattform, Blattstellung, Behaarung, verschieden verhalten. Die interessanten Mittelbildungen, die Charaktere zweier verschiedener Organe zeigen, wie sie z. B. von Vöchting bei den Kartoffelsprossen, sehr häufig bei den Metamorphosen der Blütenteile beobachtet worden sind, lehren unzweifelhaft, daß die einzelnen Merkmale eines Organs sich sondern, sich mit denen eines anderen Organs in verschiedenster Weise kombinieren können. Diese relative Selbständigkeit nötigt zu der Auffassung, daß die Merkmale von verschiedenartigen, für jedes charakteristischen Bedingungen abhängen. So hat auch Vöchting (1887, S. 45) an Knollen der Kartoffel, die an vergeilten Laubtrieben im Dunkeln entstanden waren, den Mangel der Stärkebildung beobachtet; die Entstehung wie das Wachstum der Knollen lassen sich also von der Stärkeablagerung trennen.

Ein besonders deutliches Beispiel geben gewisse Reaktionsweisen gegenüber äußeren Reizen, wie der Schwerkraft und dem Licht. Nachdem Sachs in seinen grundlegenden Untersuchungen den positiven und negativen Geo- und Heliotropismus kennen gelehrt hatte, wurde ein weiterer Fortschritt durch Frank (1870) angebahnt, der auf sich horizontal einstellende Organe wie: Ausläufer, Rhizome, Blätter, aufmerksam machte. Frank führte die Begriffe des transversalen Geo- und Heliotropismus ein; Sachs (1878) nannte später alle solchen Organe, die eine zur Lotrichtung geneigte Stellung einnehmen, plagiotrop, im Gegensatz zu den orthotropen Hauptachsen bei Stengeln und Wurzeln. Schon Frank zeigte, daß das gleiche Organ je nach den äußeren Bedingungen, verschiedene Stellungen einnimmt, daß z. B. die im Licht kriechenden Sprosse von *Polygonum aviculare* im Dunkeln sich aufrichten. Diese Veränderung der Stellung tritt noch viel auffallender in den wichtigen Untersuchungen von Stahl (1884) hervor, nach denen z. B. transversal-geotropische Ausläufer von *Adoxa* durch den Einfluß des Lichtes positiv geotropisch werden. Eine Reihe von

Forschern, wie Wiesner, Oltmanns, Czapek, Maige, haben sich mit diesen Umstimmungen des Geotropismus solcher plagiotropen Organe beschäftigt. An dieser Stelle will ich nicht auf die speziell physiologischen Fragen eingehen, sondern diejenige Seite der Frage berühren, in welchem Zusammenhange solche Aenderungen des Geotropismus mit der eigentlichen Metamorphose stehen. Die Antwort lautet: beides braucht nicht notwendig zusammenzuhängen; die Art des Geotropismus ist ein relativ selbständiges Merkmal, das für sich variieren kann, ohne die morphologischen und anatomischen Merkmale zu verändern. Als Beispiel nehme ich die so oft untersuchte *Glechoma hederacea* mit ihren plagiotropen Ausläufern und den orthotropen Blüentrieben. Für die Untersuchung ist die von Maige (1900, S. 300) hervorgehobene Tatsache sehr wichtig, daß bei Frühjahrstrieben neben typischen Blüentrieben und Ausläufern auch verschiedene Zwischenformen vorkommen, die bald mehr den Charakter der einen, bald mehr den der anderen Sproßform tragen.

Die Frühjahrstriebe stellen daher ein sehr ungleichartiges Material vor infolge der im vorhergehenden Jahr sehr wechselnden äußeren Bedingungen. An solchen Frühjahrstrieben beobachtete Oltmanns (1897, S. 24), daß Ausläuferenden, die in einen dunklen Kasten eingeführt wurden, sich vertikal aufrichteten und dann am Licht zu einem völlig normalen, orthotropen Triebe wurden. Höchst wahrscheinlich waren die betreffenden Ausläufer ihrer Anlage nach orthotrope Organe. Denn im Sommer gelang der Versuch nicht. Sowie man typisch ausgebildete Ausläufer für den Versuch benutzt, so tritt weder im Frühjahr, noch sonst zu einer Zeit eine solche Umwandlung ein. Ich habe einen Ausläufer einer im übrigen beleuchteten Pflanze von Januar bis März fast drei Monate im Dunkeln wachsen lassen, ohne eine Aenderung zu beobachten. Wenn man ganze Pflanzen ins Dunkle stellt, so können junge Ausläufer sich etwas aufrecht erheben, aber sie werden dadurch niemals zu orthotropen Trieben. Nach den Untersuchungen von Maige (1900, S. 349) an *Stachys silvaticus* wirkt das direkte Sonnenlicht ähnlich wie Dunkelheit. „La